УНИВЕРЗИТЕТ У НОВОМ САДУ
ПОЉОПРИВРЕДНИ ФАКУЛТЕТ

Проф. др Мирјана Љубојевић

ОПЛЕМЕЊИВАЊЕ ХОРТИКУЛТУРНОГ БИЉА



1

ОПЛЕМЕЊИВАЊЕ ХОРТИКУЛТУРНОГ БИЉА

проф. др Мирјана Љубојевић

УНИВЕРЗИТЕТ У НОВОМ САДУ
ПОЉОПРИВРЕДНИ ФАКУЛТЕТ

Нови Сад, 2026.

ЕДИЦИЈА „ОСНОВНИ УЏБЕНИК”

Оснивач и издавач Едиције

Универзитет у Новом Саду, Пољопривредни факултет
Трг Доситеја Обрадовића 8, Нови Сад

Година оснивања
1954.

Главни и одговорни уредник едиције

др Ненад Магазин, редовни професор
декан Пољопривредног факултета

Чланови комисије за издавачку делатност

др Марица Петровић, ванредни професор – председник
др Зорица Срђевић, редовни професор – члан
др Ивана Давидов, редовни професор – члан
др Дејан Беуковић, ванредни професор – члан
др Ксенија Мачкић, ванредни професор – члан

CIP - Каталогизација у публикацији
Библиотека Матице српске, Нови Сад

58(075.8)
635(075.8)

ЉУБОЈЕВИЋ, Мирјана, 1984-
Оплемењивање хортикултурног биља / Мирјана Љубојевић. - Нови Сад : Пољопривредни факултет, 2026 (Аранђеловац : Три О). - 288 стр. : илустр. ; 30 cm. - (Едиција Основни уџбеник / Пољопривредни факултет, Нови Сад)

Доступно и на: http://polj.uns.ac.rs/sr/udzbenici. - Тираж 20. - Библиографија.

ISBN 978-86-7520-659-0

a) Ботаника b) Хортикултура

COBISS.SR-ID 198869513

Аутор
др Мирјана Љубојевић, редовни професор

Главни и одговорни уредник
др Ненад Магазин, редовни професор
декан Пољопривредног факултета у Новом Саду

Уредник
др Драгослав Иванишевић, редовни професор,
директор Департмана за воћарство, виноградарство, хортикултуру и пејзажну архитектуру

Рецензенти
др Велимир Младенов, ванредни професор
Универзитет у Новом Саду, Пољопривредни факултет

др Вера Ракоњац, редовни професор
Универзитет у Београду, Пољопривредни факултет

др Срђан Стојнић, научни саветник
Институт за низијско шумарство и животну средину, Нови Сад

Издавач
Универзитет у Новом Саду, Пољопривредни факултет, Нови Сад

Забрањено прештампавање и фотокопирање. Сва права задржава издавач.
Штампа: Три О д.о.о. Краља Петра I 77а, Аранђеловац

Штампање овог уџбеника одобрило је Наставно-научно веће Пољопривредног факултета у Новом Саду на седници од 10.7.2026. године.

Тираж: 20
Место и година штампања: Нови Сад, 2026

Предговор

Уџбеник „Оплемењивање хортикултурног биља“ представља основно наставно средство за стицање знања и припрему испита из истоименог предмета који похађају студенти четврте године студијског програма Хортикултура (план и програм 2014) и студијског програма Воћарство, виноградарство и хортикултура у оквиру модула Орнаментална хортикултура и Производња садног материјала (план и програм 2021). Као додатна литература приликом спремања испита, али и практични водич током студирања и запослења, уџбеник може бити од користи студентима истог студијског програма, модула Воћарство и виноградарство. Студентима мастер и докторских студија на студијским програмима Орнаментална хортикултура, Пејзажна архитектура и Агрономија уџбеник пружа део знања на предмету Генетички ресурси и биодиверзитет хортикултурног биља, као и Биотехнологија у оплемењивању хортикултурног биља. Настао је захваљујући безмало двадесетогодишњем раду на оплемењивању већег броја хортикултурних врста и вишегодишњем искуству у одржавању практичне и теоријске наставе аутора на студијским програмима Воћарство и виноградарство, Хортикултура и Пејзажна архитектура.

Уџбеник је написан према плану и програму предмета „Оплемењивање хортикултурног биља“ за студенте дипломских академских студија, са жељом да наведену материју што лакше и успешније савладају, као и да стечена сазнања практично примене током свог будућег рада.

Будући да је оплемењивање хортикултурног биља од давнина развијано захваљујући великом броју анонимних аматерских оплемењивача – хобиста, написано штиво такође може послужити и као практични водич заљубљеницима у генетику и оплемењивање како би самостално и успешно могли планирати и спроводити унапређење одређених карактеристика хортикултурног биља у свом окружењу.

Изузетну захвалност аутор дугује рецензентима Вери Ракоњац, редовном професору, за ужу научну област Генетика, Пољопривредног факултета у Земуну, Велимиру Младенов, ванредном професору за ужу научну област Генетика, оплемењивање и семенарство, Пољопривредног факултета у Новом Саду и Срђану Стојнић, научном саветнику за ужу научну област Генетика и оплемењивање шумског и украсног дрвећа, Института за низијско шумарство и животну средину у Новом Саду, за савете и сугестије који су унапредили уџбеник. Такође, хвала мом ментору проф. др Владиславу Огњанов, који ми је отворио врата фантастичног света оплемењивања биљака.

У Новом Саду, 30.6.2026. године Аутор

Садржај

Увод 1
Историјат, значај и циљеви оплемењивања хортикултурног биља 4
Еволуција и етапе оплемењивања биљака 4
Историјски развој хортикултурних наука 8
..... 10
Задатак и циљеви оплемењивања хортикултурног биља 11
Оплемењивање хортикултурног биља у 21. веку 16
Фитогеографска диференцијација биљних генетичких ресурса и њихово очување .. 21
Биљни генетички ресурси 21
Манипулација (сакупљање, конзервација и управљање) биљним генетичким ресурсима 24
Банке гена 27
Ботаничке баште 30
Економски, еколошки и социјални допринос очувања ресурса орнаменталних биљака 33
Очување биљних генетичких ресурса 35
Зашто чувати генетичке ресурсе 39
Инвазивне врсте као претња биљним генетичким ресурсима 42
Управљање инвазивним врстама 44
Генетичка манипулација у циљу смањења инвазивности орнаменталних врста 50
Дистрибуција биљних генетичких ресурса 52
Флорни елементи Србије 54
Полазни материјал у оплемењивању хортикултурног биља 55
Извори генетичке варијабилности 69
Генетички ток – системи опрашивања и оплодње хортикултурног биља 70
Морфолошке карактеристике цвета скривеносеменица 73
Рекомбинација и ефекти гена 80
Својство, генотип и фенотип 86
Фенотип и компоненте фенотипске варијабилности 87
Принос грожђа као резултат генотипа и екосредине 89
Анатомија припадника рода *Prunus* као резултат генотипа и екосредине 91
Мутације гена и генома 95
Епигенетика – некодиране наследне информације 97
Епигенетички механизми 98
Метилација ДНК 99
Модификације хистона 100
Некодирајуће РНК (ncRNA) 100
Начини планског оплемењивања биљака 102
Селекција из природних и доместификованих популација 105
Селекција из природних популација 105
Селекција из домаћих (гајених, доместификованих) популација 109
Оплемењивање биљака хибридизацијом 111
Планска међуврсна хибридизација 113
Интергенус планска хибридизација 119
Техника хибридизације 122
Емаскулација и изолација у планској хибридизацији 124
Стерилност и инкомпатибилност код хортикултурног биља 126
Полна инкомпатибилност 130
Стерилност при међуврсној хибридизацији – цитогенетичка стерилност 135

Превазилажење инкомпатибилности 136
Избор родитељских парова и комбинациона својства 138
Трансгресија гена приликом хибридизације 139
Оплемењивање биљака мутацијама 143
Мутације према јачини дејства 146
Хромозомске аберације 150
Соматске (вегетативне мутације) 152
Химере 153
Реверзибилне мутације и репарација 156
Клонска селекција 159
Култура ткива 163
Услови гајења 166
Стерилизација и изолација биљног материјала 166
Стерилизација хранљивих подлога, прибора, судова 167
Хранљиве подлоге 168
Типови култура 169
Култура ембриона 170
Микропропагација 171
Култура антера и микроспора 173
Молекуларни маркери, ин витро и маркер помогнута селекција 174
Примена молекуларних маркера у оплемењивању хортикултурног биља 177
AI-помогнута селекција у орнаменталној хортикултури 180
Генетички инжењеринг и биотехнологија 183
Поступак генетичког инжењеринга 185
Генетичка манипулација бојом цвета 188
Примена CRISPR-Cas9 технологије у оплемењивању хортикултурног биља 192
Селекција на специфична својства 195
Оплемењивање биљака на отпорност према биотичком стресу 196
Отпорност биљке према патогенима 198
Пасивна отпорност 198
Однос патогена према биљци домаћину 201
Активна отпорност 201
Генетички механизми активне отпорности на патогене 203
..... 206
Толерантност 206
Отпорност према инсектима (штеточинама) 207
Специфичности извора отпорности код украсног биља 210
Отпорност биљака према абиотичким факторима 213
Температура и инсолација 214
Водни дефицит и стратегије ефикасности коришћења воде (WUE) 223
Отпорност и толерантност урбане вегетације на присуство тешких метала и соли
..... 227
Оплемењивање подлога за калемљење хортикултурног биља 232
Пут воде и минералних материја кроз биљку 232
Аксијални пут воде кроз биљку 233
Главни селекциони циљеви приликом оплемењивања подлога 234
Дугорочна компатибилност 234
Регулација бујности и архитектуре круне 235
Генеративни потенцијал и плодоношење 237
Лакоћа умножавања 237

Интегрисана биотичка и абиотичка отпорност 240
Одсуство коренових изданака 240
..... 241
Признавање сорти (култивара), интродукција и компаративни огледи 242
Признавање сорти 243
Поступак признавања сорти 249
Интродукција и адаптабилност хортикултурног биља 255
Компаративни огледи 256
Стогодишњи огледи 258
Специјално оплемењивање хортикултурног биља 260
Оплемењивање на специфичан хабитус и форму (архитектуру биљке) 263
Патуљасти раст 263
Стубаст и пирамидални раст 265
Жалосни и кишобранасти раст 267
Лоптасте (глобоза) форме 269
Од линеарног ка циркуларном моделу – нова парадигма оплемењивања 271
Литература 274

Увод

Оплемењивање хортикултурног биља је агробиолошка научна дисциплина која се бави изучавањем принципа, метода и техника стварања нових варијетета (сорти) и подлога. Теоријска основа ове научне дисциплине је генетика иако се истраживачки рад у великој мери ослања и на статистику и планирање експеримента, физиологију биљака, биохемију, фитопатологију, ентомологију, хербологију, репродуктивну биологију, селекцију, компјутерску технику и даљинску детекцију. Оплемењивање биља може се дефинисати као уметност, наука и технологија стварања побољшаних генотипова, са становишта потреба човека и економског напретка. Са практичног становишта ова дисциплина се може дефинисати као сврсисходна манипулација биљним материјалом са циљем стварања жељених гено- и фенотипова за потребе хортикултуре, пејзажне архитектуре и шумарства. Самим тим термин „оплемењивање биљака“ може се поистоветити са „унапређењем биљака“ и то у правцу пожељних особина са становишта људске цивилизације. Оплемењивање има задатак да у хортикултурно биље унесе особине које ће омогућити биљкама отпорност на сурове услове средине (салинитет, присуство тешких метала, високе и ниске температуре ваздуха и земљишта, ваздушну и земљишну сушу), као и отпорност на патогене и толерантност на пестициде. Као научна дисциплина, ово је модерна верзија природне еволуције која укључује вештачку селекцију жељених карактеристика и планско генерисање жељене генетичке варијабилности, а све у сврху задовољења човекових потреба и потреба тржишта. Уплитање човека само је допринело убрзавању еволуције јер човек својим радом на сакупљању и укрштању жељених генотипова уједно брише и просторне и временске границе између њих.

Орнаментално биље данас представља један од највреднијих сектора у оквиру пољопривредне производње, са глобалном економском вредношћу која премашује 45 милијарди америчких долара. Ипак, упркос великом значају, за релативно мали број украсних врста доступни су детаљни подаци о генетичким ресурсима, геномици и методама оплемењивања. Ово је пре свега последица доминације приватног сектора у процесу стварања нових сорти, где подаци често остају унутар компанија и нису јавно доступни. У последњим деценијама приметан је пораст интересовања јавних научноистраживачких институција за учешће у пројектима који се односе на генетичка истраживања и развој нових сорти орнаменталних врста. Са снижавањем трошкова секвенцирања генома, све већи број не-модел организама (традиционално *Arabidopsis thaliana* и *Zea mays*), укључујући и украсне биљке, постаје предмет геномских анализа. Оплемењивање орнаменталног биља подразумева примену широког спектра метода – од класичних приступа као што су укрштање и селекција, до савремених биотехнолошких и молекуларних техника. Савремени трендови укључују примену секвенцирања нове генерације у циљу идентификације гена повезаних са пожељним особинама и њиховог преношења у нове генотипове. Трагање за новим врстама погодним за декоративну употребу подстакло је развој алата и технологија које омогућавају проширење генетичке разноврсности. Посебно су значајни покушаји добијања међуврсних и међуродних хибрида, чиме се стварају иновативни облици и боје, отпорнији организми и сорте са јединственим декоративним својствима.

Оплемењивање биљака старо је колико и сама пољопривреда. Од самог постанка света човек је несвесно или свесно одабирао позитивне карактеристике биљака, али је овакво оплемењивање углавном било усмерено на биљне врсте које

се користе у исхрани. Најранији почеци оплемењивања хортикултурног биља везани су за доместификацију дивљих форми и почетак развоја пољопривреде пре око 10 000 година. Ово доба назива се „Неолитском револуцијом“, а представља период када су такозвани ловци-сакупљачи прешли на нови начин живота – бављење пољопривредом и изградњу сталних насеља. Изградњом сталних насеља потреба за „приближавањем биљака“ човековом окружењу постајала је све већа, а селекција супериорних генотипова све израженија. Како је храна потреба, биљне врсте које се користе у исхрани заокупљавале су највећу пажњу праисторијског човека. Украсне биљке одабиране су спорадично и у малим количинама. Ако би и биле преношене на окућнице, заузимале би веома мали простор, како би остајало што више места за гајене културе. Преласком са сакупљача на земљорадника, човек одабира биљке са најбољим плодовима, преноси их из природних асоцијација садњом или сетвом њиховог семена око својих станишта. Тако је добијао биљке са квалитетнијим и крупнијим плодовима што је обезбедило више хране него само сабирање плодова у природи. Од тада до данас пољопривредна производња вршила је притисак на природни диверзитет, резултирајући линијама које су боље прилагођене самој пољопривреди. Тако су циљеви природне и планске селекције, „еволуције“ и човека често потпуно супротстављени. Код житарица, на пример, дивље врсте су склоне пуцању зрна и распршивању семена на што веће удаљености у циљу ширења потомства када су зрела, док од стране човека доместификоване житарице остају компактне, не пуцају и не распршују се, како би жетва била што лакша. Код воћних врста је селекција под утицајем човека текла у правцу што мањег броја или одсуства семена (бесемене лубенице, бесемено грожђе, банане), док би природна селекција фаворизовала плодове са што више семена, а тиме и више потомства, како би врста наставила своје постојање. Бестрне селекције појединих жбунастих и дрвенастих врста имају велику вредност за човека, док би припадници исте врсте са трновима у природним условима имали веће шансе да преживе и дају своје потомство, бранећи се бодљама од дивљих животиња. Код цветно-декоративних култура, оплемењивање је ишло у правцу стварања „дуплих“, пуних цветова што за биљку представља велики недостатак – немогућност стварања потомства, будући да се додатни кругови круничних листића формирају на уштрб прашника и тучка.

Први оплемењивач цветних врста је остао непознат јер је то процес који је текао у свакодневном животу, а није имао значаја као повећање приноса пшенице, кукуруза и сличних врста које се као водеће користе у исхрани. Највише чуди податак да су прва истраживања у оплемењивању спроведена на врстама као што су зевалице и украсни дуван, а сва будућа истраживања у агрономији засенила су ове битне и велике догађаје. Нажалост оплемењивачи цветних врста врше опсежна истраживања, обилазе велики број терена, скупљају много узорака дивљих сродника, доместификују сејанце и вегетативно потомство, производе хиљаде нових потомака од значаја за тржиште, а остају сасвим ван јавности. Већина цветних врста се и данас репродукује семеном и чува у виду гермплазме дивљих сродника и веома слабо користи у програмима оплемењивања. Док за оплемењивање ратарских и воћарских врста постоји велики број монографија и публикација, јако је мало оних које су посвећене појединим декоративним врстама. Недостатку информација доприноси и већ споменута чињеница да већина оплемењивачких програма хортикултурног биља припада приватним компанијама, које нису вољне да са јавношћу деле информације како су дошле до новог или побољшаног култивара или сорте.

Оплемењивање биљака значи константну потрагу за савршенством, а оплемењивањем хортикултурног биља трајно се унапређује и оплемењује простор у ком се оне примењују (слика 1).



Слика 1: Компаративни огледи на јавним зеленим површинама – истраживање у функцији декоративности (*фото: Љубојевић, М.*)

Историјат, значај и циљеви оплемењивања хортикултурног биља

Хортикултурне биљне врсте уско су повезане са цивилизацијама и културама од самог постанка света. Поред својих традиционалних употребних вредности као храна, одећа и медицинска средства, оне су служиле и као скровиште праисторијским људима. Како су се развијале људске цивилизације (кинеска, египатска, сумерска, грчка, римска...), развијала се и хортикултура, нарочито захваљујући унапређењу техника гајења биљака, али и трговини и поморству, који су заслужни за размену материјала, интродукцију нових врста и суб-спонтану хибридизацију (напланско оплемењивање).

Хортикултура није нова научна дисциплина, која се развијала од нуле претходних деценија, него наука и пракса заснована на принципима постављеним током векова. Будући да су те теоријске основе и на њима базирано оплемењивање (оно које данас називамо конвенционално) били доминантни до половине прошлог века, те и да се и данас у значајној мери примењују, неговање и конвенционалног и савременог правца присутно је широм светских оплемењивачких програма. Из наведеног се закључује да је разумевање савремених токова оплемењивања немогуће без претходног упознавања са њиховом историјом.

Еволуција и етапе оплемењивања биљака

Оплемењивање биљака представља најбољу стратегију да се повећа продуктивност и испуне услови одрживог развоја и очувања животне средине. Колики је значај оплемењивања биља за развој друштва најбоље показује мисао да је "***Оплемењивање биља еволуција у рукама човека***", коју је изрекао велики руски генетичар и селекционер Николај Иванович Вавилов (1887–1943). Упознавши законитости наслеђивања и примењујући разне методе хибридизације и селекције, човек је током неколико деценија и столећа створио низ нових варијетета за које би у природи биле потребне хиљаде и милиони година, или уопште не би ни настали.

Оплемењивање биљака директно може бити проглашена као најстарија мултидисциплинарна активност позната човеку. Најранији почеци оплемењивања културних биљака везани су за доместикацију дивљих форми и почетак развоја пољопривреде. Воћке и винова лоза, као извор хранљивих материја, су од искона најприсније повезане са човеком. У вечитој борби за опстанак, човек их је најпре истраживао у природним асоцијацијама, да у њиховим плодовима нађе преко потребну храну. Када је постао земљорадник одабирао је биљке са најбољим плодовима, преносио их из шумске дивљине садњом око својих станишта или сетвом њиховог семена добијао биљке са квалитетнијим и крупнијим плодовима. Тиме је осигурао више хране него самим сабирањем плодова у природи. Овакву селекцију Чарлс Дарвин је означио именом „несвесно одабирање" што значи да човек скоро није ни знао шта треба да добије од започете селекције или да се у том послу није служио никаквим планом и добро смишљеном намером. Постигнут напредак био је изненађујуће велик. Постоји преко 250000 биљних врста на земљи од којих 5000 се култивише, а само стотинак се сматра значајним гајеним биљкама. Највећи број културних биљака је резултат ране доместификације и селекције јестивих биљака које је вршено у праисторијском периоду. Процес селекције и побољшања услова гајења биљака, који је доводио до стварања културних биљака, текао је веома споро. Сматра се да су јабука и крушка у култури од млађег каменог доба (неолита). О томе сведоче цртежи јабуке на споменицима старог Египта, угљенисани остаци плодова јабуке из времена сојеница у Швајцарској и многи споменици културе Далеког истока и Индије.

Тропске и суптропске воћке (маслина, смоква, урма, манго, банана и нар), гаје се више од 4000 година. Међутим, рачуна се да су културне биљке учествовале са преко 50% у исхрани људи тек око два столећа пре наше ере (Харлан, 1970). Човек се захваљујући способности мишљења све више трудио да продре у тајанствени и загонетни живот биљке, да схвати и разуме та чудотворна бића, која кореном и зеленим лишћем стварају мирисне и слатке плодове тако потребне за одржавање његовог здравља и живота.

Свесно оплемењивање биљака у смислу стварања нечег новог, што се није могло наћи у природним популацијама, новијег је датума, јер се раније нису познавали полни органи биљака и није се знало како се може плански укрштати. Ипак, за потребу вештачког опрашивања и оплодње знало се девет векова пре нове ере, када се полен урме, као дводоме врсте, плански наносио на тучкове, али искључиво како би се побољшало заметање и повећао број плодова. Прва истраживања у Европи у вези са полом биљака описао је Caesalpinus, 1583. године, а објавио Camerarius, 1694. године као есеј под насловом "*De sexo plantarum*" – белешке о полу код биљака. Чињеница да се биљке размножавају сексуално прихваћена је тек после радова шведског ботаничара Карла Линеа 1760. године, у којима је описао полне органе многих биљних врста и експериментално произвео хибриде укрштајући разне варијетете. Оснивачем хибридизације (полног укрштања) код биљака сматра се Немачки ботаничар Ј.Г. Келројтер (1760) који је извео и описао велики број укрштања унутар и између разних врста биљака. Важан догађај у пре-менделовом периоду представљају истраживања Томаса Ферчајлда у Енглеској (1760 – 1766). Већ тада успешно је извршена међуврсна хибридизација и то између *Dianthus barbatus* и *Dianthus caryophyllus* (слика 2).



Слика 2: Турски (лево) и баштенски карафил (десно), врсте код којих је успешно изведена међуврсна хибридизација од стране Томаса Ферчајлда у осамнаестом веку (*Фото: Ђукић, К.*)

Употребу вештачих укрштања још у овом „пре-Менделевом" периоду доказује стварање хибрида *Fragaria* × *annanassa* у ботаничкој башти Париза од стране Duchesne-a у XVII веку, који ју је створио укрштајући *F. chiloense* са *F. virginiana*. У исто време, Томас Ендру Најт (1759-1835) је у Британији започео стварање бољих сорти јабуке, јагоде, малине, рибизле и огрозда увођењем метода планске хибридизације у оплемењивање воћака. У исто време Јан Батист ван Монс (1765 –

1842) је у Белгији интензивно радио на оплемењивању воћака и створио око 400 сорти јабуке и крушке. Неке од њих су до скора гајене у Западној Европи. Снажан подстицај оплемењивању биљака дала су истраживања Чарлса Дарвина, која је објавио 1859. године у својој чувеној књизи „*О пореклу врста помоћу природног одабирања"*. Убрзо затим долазе открића до којих је дошао Грегор Мендел 1865. године на основу експеримената укрштања сорти грашка са разним особинама. Међутим, тадашња јавност није сагледала значај ових открића ни за генетику, а камоли за оплемењивање биљака. Заједничко за сва наведена истраживања јесте то што тадашње основне методе оплемењивања воде порекло у емпириским, често несвесним, пре-Менделевским системима. Са друге стране, модерно оплемењивање биљака базира се на законима генетике (наслеђивању својстава из генерације у генерацију), за чије разумевање је најзаслужнији био Грегор Мендел са својим истраживањима, спроведеним у оквиру свог манастирског комплекса.

Као комерцијална активност, оплемењивање биљака егзистира у последња два века. Тек крајем XIX века, масовна вештачка укрштања, педигре метода и анализа потомства коришћени су у приватним и друштвеним оплемењивачким програмима. Педесет година касније, почетком XX века, указано је на епохални значај Менделевих закона не само за развој генетике као самосталне научне дисциплине, него и за оплемењивање организама засновано на законима генетике (пост-Менделов период), када су његов рад оживели фон Чермак, Коренс и де Врис. Затим следе истраживања Вилхелма Јохансена који је развио теорију чистих линија, што се поклапало са нешто ранијим опажањима да продукти укрштања – хибриди, често надјачају своје родитеље у погледу многих особина. Ова хибридна снага, названа хетерозис касније је послужила као основа за унапређење великог броја пољопривредних култура. За оплемењивање хортикултурног биља (цветних и повртарских култура) важно је и откриће фотопериодизма од стране Гарнера и Аларда, двадесетих година прошлог века. Негде у исто време отпочиње и примена мутагена у оплемењивању биљака, након открића да излагање биљног материјала X зрацима доприноси развоју нове варијабилности.

Руски научници су такође имали значаја у развоју оплемењивања биљака. Иван Владимирович Мичурин (1855-1935) је својим великим делом задужио воћарску праксу и науку увођењем оригиналних принципа и метода оплемењивања (избор родитељских парова, удаљена хибридизација и др.) и подстакао потрагу за новим методама. Новим сортама воћака, а нарочито јабука, крушака и вишања, отпорним према ниским температурама, омогућио је да се границе распрострањења питомих воћака помакну далеко на север. Николај И. Вавилов (1887-1942), руски ботаничар и оплемењивач, указује на постојање „центара порекла културних биљака", данас коректније именованих као центри дивергентности у којима се налази највећа генетичка варијабилност датих врста. Та варијабилност, која се у природи ствара мутацијама, спонтаном хибридацијом и реконбинацијом гена, интрогресијом у гајене сорте доноси жељене особине. Николај Вавилов је свој з***акон хомологних серија у наследној варијабилности*** формулисао почетком 20. века (Vavilov, 1922), што се сматра једним од најважнијих догађаја у генетици након Менделових открића. Овај закон гласи да генетички блиске врсте и родови имају сличне низове наследне променљивости, што значи да се одређене карактеристике (попут хабитуса или облика листа) које постоје код једне врсте, са великом вероватноћом могу наћи и код сродних врста. За биологију и оплемењивање је ово имало изузетан значај јер је омогућило научницима да предвиде постојање још неоткривених форми биљака на основу особина њихових сродника.

Током Другог Светског рата долази до експанзије истраживања везаних за излагање биљака алфа, бета и гама зрацима, протонима, неутронима и другим физичким и хемијским агенсима, нарочито колхицину, чије је дејство откривено 1934. године. Тадашња истраживања су била увод у етапу синтетског оплемењивања, базираног на индуковању мутација (нарочито полиплоида), хетерозису, наслеђивању квантитативних својстава и очувању и карактеризацији генетичких ресурса. У годинама после Другог Светског рата, поред конвенционалних метода хибридизације, у оплемењивању примењује се и низ нових метода која у основи имају достигнућа у цитологији, систематици, физиологији, патологији, ентомологији, хемији и статистици. Етапа синтетског оплемењивања убрзо је створила основу за развој и примену културе ткива и молекуларне биологије у оплемењивању биљака, те тако долази до значајног помака у примени фузије протопласта, маркер помогнуте селекције, клонирања гена и генетичких трансформација.

У току етапа синтетског оплемењивања и примене културе ткива и молекуларних маркера, долази до такозване „Зелене револуције“, 1943. године, када је Рокфелер Фондација суфинансирала пројекат повећања производње хране у Мексику. Основни принципи зелене револуције су оплемењивање на повећан принос водећих житарица и примена великих количина хемијских ђубрива и заштитних средстава. Зелена револуција уводи нове хибриде, агро-хемикалије, механизацију, али са собом доноси многе нове проблеме: новим биљкама недостаје природна отпорност на штеточине, потреба за вештачком хемијском заштитом се повећава, трошкови се увећавају, фармери постају зависнији од експерата, земљиште и површинске воде се загађују, а здравље људи угрожава. Тада виђена као напредак, зелена револуција је условила моносортне засаде, једноличну обраду земљишта, одсуство плодореда и велику примену хемијских средстава. Деценијама касније, последице зелене револуције осећају се свакодневно на глобалном и локалном нивоу – загађеност воде, ваздуха и земљишта услед прекомерне употребе пестицида и ђубрива, као и повећана заслањеност некада плодних површина и значајно нарушена структура и састав земљишта.

Данашњи истраживачки рад налази се у етапи културе ткива и молекуларне биологије у оплемењивања биљака, а обухвата културу ткива и фузију протопласта, развијање молекуларних маркера, маркер помогнуту селекцију, клонирање гена и генетичке трансформације. Иако ће методе генетичке манипулације у будућности омогућити да се створе нове сорте или синтетичке врсте које до данас нису постојале, конвенционално оплемењивање код хортикултурног биља још увек даје огромне резултате. Границе света оплемењивања хортикултурног биља, поред свег напретка и стотина хиљада култивара, именованих до сада, знатно се шире свакодневно. Професионални истраживачи и оплемењивачи хобисти, уз адекватно претходно знање и обуку, способни су да селекционишу унапређене култиваре хортикултурног биља, захваљујући бескрајном броју комбинација укрштања, како унутар, тако и између врста. Оплемењивање биљака историјски је дало одговоре на многа фундаментална питања из генетике, али и поставило многа будућа.

Оплемењивање биљака је данас на раскрсници. У прошлости допринос генетике производњи хране и приносу је био други најзначајнији фактор узимајући у обзир повећање приноса кроз употребу минералних и органских ђубрива, наводњавања и широкој примени хемијских средстава. У последњих 50 година сматра се да је половина приноса биљака код већине културних биљака резултат оплемењивачког рада тј. интродукције нових сорти. У исто време, расте забринутост и потреба да се сачува природна средина за будуће генерације, заједно са новим економским и социјалним ограничењима, што води ка циркуларној и интегралној пољопривреди, где принос неће бити најзначајнији селекциони циљ. Стварање и селекција генотипова толерантних или отпорних на главне биотичке и абиотичке стресне факторе, који често делују истовремено, представља и представљаће главни циљ у будућим програмима оплемењивања. Остварење тог циља зависи од извора специфичних гена и генетичке варијабилности, као и могућности обједињавања конвенционалних метода са данашњим новим ДНК техникама (генском манипулацијом).

Историјски развој хортикултурних наука

Истовремено са развојем природних наука и открића у области генетике и оплемењивања биљака дошло је до промене свести у области гајења хортикултурног биља, од једноставног „баштованства“ ка гајењу и оплемењивању заснованом на научним принципима. Уздизање и развијање хортикултурних наука проистиче из три веома битна догађаја: формирање научних друштава у седамнаестом веку, стварање пољопривредних и хортикултурних друштава осамнаестог века и успостављање државе која подржава пољопривредна истраживања у деветнаестом веку.

Два исконска хортикултурна друштва била су “The Horticultural Society of London” (касније названо Краљевско хортикултурно друштво “The Royal Horticulture Society”) основано 1806 и “The Society for Horticultural Science” (касније Америчко друштво хортикултурне науке “The American Society for Horticultural Science") основано 1903, а три научника се могу сматрати зачетницима хортикултурних наука – Томас Ендру Најт (Thomas Andrew Knight), Џон Линдли (John Lindley) и Либерти Хајд Бејли (Liberty Hyde Bailey).

Thomas Andrew Knight (1759-1838) био је посвећен „унапређењу знања о природи“ те је прихватао и објављивао бројне радове из области ботанике и 1795 године објавио своје дело о калемљеним биљкама. Најт је био први научник посвећен питањима хортикултуре, залажући се подједнако за ботаничка питања али и примену тих сазнања у хортикултурној пракси. Био је изврстан посматрач, али и истраживач. Његова су интересовања обухватала бројне области – анатомију, физиологију, размножавање и многе друге. Својим истраживањима утицаја полена на баштенски грашак описао је доминацију и сегрегацију својстава те тако предухитрио Грегора Мендела чак 40 година, али за разлику од Мендела он ове појаве није повезао и објаснио генима. Био је заговорник унапређења карактеристика биљака кроз укрштање и селекцију и дословно иницијатор оплемењивања воћа и поврћа у оквиру чега је селекционисао бројне сорте јабука, крушака, вишања, јагода, шљива, нектарина, грашка, купуса и кромпира. Поред воћа и поврћа пажњу су му заокупљивале украсне врсте попут амарилиса, камелија, папрати, бршљана, љиљана, палме и ружа. Бавио се практичним проблемима везаним

за асцендентни и десцендентни ток у биљкама, као и физиологију и функцију камбијума.

Џон Линдли (John Lindley) је био један од најизванредијих научника 19. века (Hershey, 1992). Његова књига „Теорија Хортикултуре“ штампана је 1840 године, са другим допуњеним издањем 1855. „Теорија и пракса хортикултуре”, је један од класика у овој области и једна од најбољих икада написаних књига у области хортикултурне физиологије. Линдли се истакао неколико различитих поља истраживања. Био је зачетник истраживања на таксономији орхидеја, аутор књиге о медицинској сврси биљака, опште ботанике, генералне хортикултуре, па чак и фосилних биљака. Ботанику је задужио као један од најангажованијих научника у систематици и таксономији будући да је именовао безброј нових врста донетих са путовања широм света, а у систем именовања унео је новину – завршетак именовања фамилија са *-aceae*.

Liberty Hyde Bailey (1858–1954) се у почетку своје каријере интересовао за колекционисање биљака и животиња као и испитивање њихових међусобних односа. Образовање је стекао на Мичигенском пољопривредном факултету (данашњем Мичигенском Државном Универзитету) под менторством истакнутог ботаничара Вилиема Бела, који га је увео у Мичигенско помолошко друштво и заинтересовао за оплемењивање. Усавршавање је наставио на Хардварду, под менторством ботаничара Еша Греја, са ким је врло брзо дошао у сукоб мишљења. У ово доба хортикултура и ботаника су биле неспојиве области, будући да се хортикултура сматрала декоративном уметношћу, а ботаника истинском науком, чега је Грej био велики заговорник. Тако је Бејли наредне године свога живота и истраживања посветио савлађивању граница између ботанике и хортикултуре, чисте науке и узгајања биљака, уводећи све више експерименталног и лабораторијског рада у хортикултуру. Ово је резултирало његовим ангажовањем на Корнел Универзитету као професора Практичне и експерименталне хортикултуре. Будући да је Бејли био невероватан визионар испред свог времена, његово наслеђе, које припада нечему што се данас назива стара хортикултура – „Old Horticulture“, се и данас може применити у савременим токовима праксе и оплемењивања биљака. На слици 3 приказано је старо здање Департмана за хортикултуру – „Old Horticulture“, Мичигенског Државног Универзитета, док се савремени Департман за хортикултуру, где се у главном примењује маркер помогнута селекција и савремене *in vitro* методе налази у новој згради, заједно са осталим биотехничким гранама. На слици 4 приказан је сегмент ботаничке баште Мичигенског Државног Универзитета, посвећене изванредном ботаничару и Бејловом ментору – Вилиему Белу („William Beal Botanical Garden“).

Почетком двадесетог века значајан напредак хортикултурним наукама дају сазнања су да генетички механизми одговорни за отпорност/толерантност биљака на напад патогена и да реакција биљке домаћина може бити предмет селекције (Janick, 2007). Одмицањем XX века све је већи успех постизан, како у оплемењивању јестивих, тако и украсних хортикултурних биљака. Приватни и државни програми, професионални и аматерски оплемењивачи учествовали су у креирању нових боја и облика листова и цветова, начина гранања и хабитуса целих биљака, унапређујући опште естетске карактеристике и вредности. Последњих деценија посебан фокус је на дивљим сродницима, чијом се конзервацијом и одговорном употребом ствара база за очување генетичких ресурса, од значаја за побољшање визуелних, адаптивних и нутритивних карактеристика хортикултурног биља. Последње имају све већи значај, будући да савремено друштво захтева вишенаменске производе – биљке које су у исто време лепе и корисне за људско здравље. Управо ови захтеви

усмеравају садашње и диктираће будуће правце оплемењивања хортикултурног биља током текућег, 21. века.



Слика 3: Прећашња зграда Департмана за хортикултуру „Old Horticulture“ (*фото: Љубојевић, М.*)



Слика 4: Сегмент ботаничке баште посвећене ботаничару Вилијаму Белу у оквиру Мичигенског државног универзитета (*фото: Љубојевић, М.*)

Иако у Републици Србији не постоје државне институције, нити оплемењивачки програми посвећени искључиво хортикултурном биљу, важно је поменути име које је за сва времена задужило оплемењивање биљака. Наш истакнут генетичар и оплемењивач био је академик проф. др **Славко Ј. Бороjевић**, редовни професор за научну област Генетика. Био је руководилац програма оплемењивања пшенице и јечма у оквиру Одсека за оплемењивање биља од 1958. до 1961, а формирањем Завода за пшеницу 1962. постаје управник, све до 1975. године. Славко Бороjевић је био продекан (1959-60) и декан (1960-62) Пољопривредног факултета и ректор Универзитета у Новом Саду (1975-77). Ангажован је као експерт УН за оплемењивање биља у Египту (1969-70) и гостујући професор у САД-у (Davis, California, 1979). Дао је значајан допринос образовању научних кадрова и теорији оплемењивања ратарских врста, нарочито пшенице. Аутор је капиталног дела „Принципи и методи оплемењивања биљака“, књиге која је преведена на енглески језик и штампана од стране престижног европског издавачког друштва „Elsevier“ из Холандије. Поменуто дело заједно са уџбеником „Генетика“ представља непревазиђено штиво и основну литературу за оплемењивање било које категорије биљака, па и хортикултурних.

Задатак и циљеви оплемењивања хортикултурног биља

Шта чини оплемењивање хортикултурног биља специфичним у односу на друге пољопривредне културе? Хортикултурне биљке су оне које људима служе за удовољавање посебним потребама исхране и естетике. То су културе које не само што омогућавају живот, већ попут уметности чине живот вредним живљења (Janick, 2005). Приликом оплемењивања хортикултурног биља и постављања циљева оплемењивања, важно је тежити високим естетским вредностима (привлачном спољашњем изгледу крајњег продукта), високом квалитету који се може огледати у боји, мирису, укусу или биохемијском саставу. За узврат може се очекивати добро позиционирање на тржишту, потражња од стране високоплатежног сталежа друштва (јер хортикултурне биљке нису потреба, него избор) и константан напредак и допуњавање сортимента новом варијабилношћу. Хортикултурно биље обухвата веома велики број фамилија, различитих по својој грађи, функцији и употреби, са представницима зељастих (једногодошњих, двогодишњих и вишегодишњих), полудрвенастих и дрвенастих биљака (жбунови и дрвеће првог, другог и трећег реда), класификованих као поврће, цвеће, зачинско, ароматично и лековито биље, декоративне дендролошке врсте, воћне врсте и винова лоза. Поред бројности група хортикултурног биља, мноштво је и функција које свако зеленило треба да испуни – санитарно-хигијенске, инжењерско-техничке, архитектонско-урбанистичке и естетско-декоративне функције (Anastasijević, 2002). Код свих наведених категорија естетска вредност представља императив, што их потпуно разликује од типичних пољопривредних њивских култура, где је принос (као резултат унутрашње генетике биљке и адаптабилности на биотичке и абиотичке факторе спољашње средине) главна детерминанта. Хортикултурно биље се „купује очима“ и у многоме зависи од потрошачких афинитета.

Оплемењивање хортикултурног биља представља широку научну област будући да она обухвата неколико великих група гајених биљака – цветно и лисно декоративне, лековите, повртарске и дендролошке, где спадају воћке и винова лоза. Одатле проистиче комплексност и специфичност циљева оплемењивања, који су често чак сортно специфични.

Приликом покретања новог оплемењивачког процеса дефинишу се јасни циљеви базирани на потребама произвођача, навикама или новим захтевима потрошача, али и измењеним односно новонасталим условима спољашње средине којима су зелене површине изложене. Ослушкујући потребе тржишта, оплемењивачи се на различите начине труде да произвођачима олакшају процес производње са крајњим циљем смањења трошкова и повећања добити. Динамичност тржишта и променљивост афинитета потрошача диктира циљеве које оплемењивачи морају константно да прате и испуњавају. Савремено друштво се под притиском стреса и великог броја болести све више окреће природи и здравој исхрани, биљкама и као визуелној и као нутритивној терапији. У том светлу хортикултурна производња захтева вишенаменске генотипове који поред декоративног изгледа и високе адаптабилности, поседују плодове високе нутритивне вредности и велики број биолошки активних материја. Простор са таквим зеленилом, била то окућница или само балкон, представља уточиште које у исто време тражи човекову пажњу, али и пружа низ добробити за човека – подстиче креативност и хоби, умирује, лечи и храни.

Као што је наведено, хортикултура поседује и одређену ноту уметности, те циљеви оплемењивања често зависе од **маште**, али и **интуиције** самог оплемењивача, који поседује довољно претходног знања и вештина, да комбинацијом науке и маште дефинише будуће правце оплемењивања.

Упркос сложености хортикултурног биља, на генералном нивоу могу се издвојити три основна циља оплемењивања било које биљне врсте: повећање производње, побољшање квалитета производа и смањење трошкова производње (Мишић, 1987).

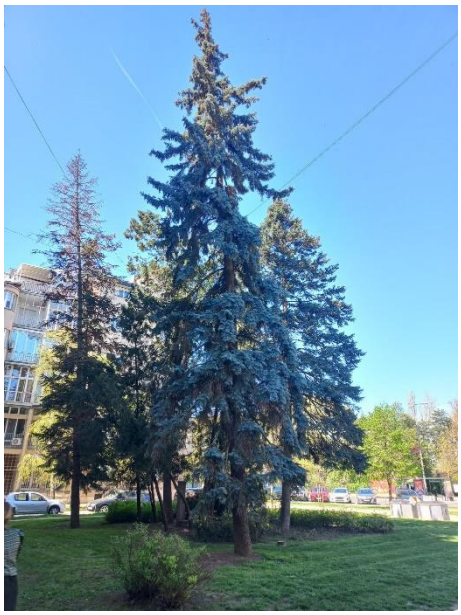
1. Повећање производње хортикултурног биља може се остварити **интензивирањем** – повећањем производње по јединици површине или **екстензивирањем** – проширењем површине гајења.

Производња хортикултурног биља, која се одвија у заштићеном простору – високим тунелима, пластеницима и стакленицима, сама по себи представља веома интензивну грану пољопривреде, услед високе искоришћености простора, већег броја циклуса производње током године и великог приноса по јединици површине. Насупрот наведеном, производња која се одвија на отвореном пољу (расадничка производња, воћарство и виноградарство), може да се интензивира захваљујући оплемењивању сорти и култивара, као и подлога на које се они калеме. Интензификација производње се постиже оплемењивањем биљака на већи принос, селекцијом култивара различите архитектуре биљака и/или смањењем бујности (и уједно површине коју поједине биљке заузимају).

Проширењем ареала гајења хортикултурног биља може знатно де се повећа укупна производња у свету пре свега кроз боље прилагођавање различитим условима средине и земљишта. Нове сорте хортикултурног биља треба да поседују такву адаптабилност, која ће им омогућити да се подједнако успешно гаје у различитим климатским зонама. Тешко се може очекивати да се нове сорте пореклом из тропских крајева успешно могу гајити у субполарној зони, али границе између суседних зона се најчешће губе захваљујући бољој адаптабилности. Тако најчешће срећемо суптропске и субполарне врсте на подручју умерене зоне, и обрнуто. Изузетак су космополитске врсте (најчешће корови) које настањују подручја од суптроске до поларне климе. Космополитске врсте (родови, фамилије) са великим ареалима, често су присутне готово на свим континентима и климатским зонама, али не и на свим стаништима. Типичан пример космополита су родови и врсте фамилије *Ericaceae* (*Erica*, *Rhododendron*, *Vaccinium*), али настањују искључиво кисела земљишта. Космополитске дендролошке врсте које се могу срести у Србији су црни бор, бели бор, смрча, јавор, храст лужњак, крупнолисна липа, брест, бреза. Насупрот космополитским, постоје ендемске врсте – ендемити који представљају таксоне малих ареала. Ендемске врсте (или неки други таксони – род, фамилија) су оне које имају више или мање просторно ограничен ареал, налазе се у једној већој или мањој области и ван те области се више нигде више не могу наћи. Ендемске врсте Србије од изузетног значаја за хортикултуру су *Crocus scardicus* – шафран (Шар планина) (слика 5), *Picea omorica* – Панчићева оморика (Тара) (слика 6), *Nepeta rtanjensis* – ртањска метвица (Ртањ), *Paeonia officinalis* L. subsp. *Banatica* – банатски божур (Делиблатска пешчара).



Слика 5: *Crocus scardicus* као обележје од националног значаја (интернет извор [1])



Слика 6: *Picea omorica* – Панчићева оморика (*Фото*: *Наранџић, Т.*)

Са циљем проширења ареала гајења одређене врсте, оплемењивачи на пример стварају подлоге за калемљење отпорне на заслањеност или превлаживање и појаву водолежи, односно недостатак кисеоника у земљишту. Нове подлоге треба да се прилагођавају мање повољним земљишним условима. Постоје у свету, а и код нас, знатне површине песковитих, заслањених, киселих и мочварних земљишта која су врло мало искоришћена или се уопште не користе (Боројевић, 1991). За подручја где долази до стресова, као што су земљишна или ваздушна суша, дуготрајне голомразице, изразито јаки ветрови, висока заслањеност и сл. потребно је стварати сорте чије ће гајење бити економски исплативо у тим условима. У оваквим истраживањима морају се узети у обзир молекуларни, морфолошки, физиолошки и генетички аспекти отпорности/толератности као елемената стратегије оплемењивања – избора родитеља, концепта и метода оплемењивања. Треба истаћи да у овом правцу оплемењивање биљака пружа огромне могућности, али и изазове. Са константно растућом индустријализацијом и експлоатацијом земљишта од стране човека и измењеним климатским приликама, ово су проблеми који ће се драстично повећавати како 21. век буде одмицао.

2. *Побољшање квалитета производа* је један од најкомплекснијих и најдинамичнијих циљева. Дефинисање квалитета код хортикултурног биља зависи од крајње намене. Уколико се ради о оплемењивању дрвенастих врста за ветрозаштитне појасеве, оплемењивање на квалитет би значило стварање или селекцију врста са брзим висинским порастом, са довољно механичког ткива које ће пружити неопходну потпору. Квалитет истих врста за дрвореде у градским условима, захтевало би селекцију и умножавање индивидуа са отпорношћу на већи број негативних абиотичких фактора. Код цветних врста, побољшање квалитета често је везано за стварање култивара са стабилном израженом обојеношћу, интересантном бојом или обликом листова, интересантном архитектуром у различитим и често не оптималним условима за раст и развој. Дакле, приликом оплемењивања на квалитет издваја се један специфичан захтев, који се поставља пред биљни материјал – стабилност. Стабилност, према старијим дефиницијама (Roemer, 1917), представља способност

сорте да даје уједначен принос без обзира на деловање услова спољне средине. Неоспорно је да је циљ сваког оплемењивачког рада минимализација реакције култивара или сорте на спољашње услове. Међутим, потребно је разликовати биолошки од агрономског концепта стабилности. **Биолошки** концепт (мања варијанса на више испитиваних локалитета) подразумева екстензивне сорте, за шири ареал гајења, које слабо реагују на побољшане услове агротехнике или екосредине. **Агрономски** концепт (мања варијанса самог локалитета) подразумева да су сорте интензивне, за један локалитет, и реагују повећањем приноса на побољшане услове агротехнике. Једина дефиниција, која избегава упросечавање дефинише стабилност као што мању девијацију од просека самог генотипа, у току сезона, на локалитету. Приликом разумевања материјала који се користи у оплемењивању, треба разликовати његову адаптабилност од стабилности. Адаптабилност је део одговора генотипа на разлике између локалитета, док је стабилност одговор на разлике између година (Lin and Binns, 1994).

Побољшање квалитета производа код цветних врста, нарочито резаног цвета, значи унапређење дуготрајности цвета након одсецања са матичне биљке, док је код саксијских и баштенских врста то најчешће случај са дужином трајања цветања и бројем цветних пупољака по једној биљци. Квалитет хортикултурног биља зависи и од њихове отпорности/толерантности према патогенима, што чини овај сегмент оплемењивања изузетно важним приликом стварања нових култивара и сорти. Оплемењивање воћака и винове лозе је такође незамисливо без праћења потрошачких очекивања и захтева тржишта од глобалног до националног нивоа. Квалитет плода је дефинисан атрактивношћу, величином, обликом, укусом, мирисом, аромом, чврстином, хрскавошћу, сочношћу, а у новије време све више присуством биолошки активних и минералних материја, антиоксиданата, витамина итд. Као пример код нас, могу се навести нове крупноплодне селекције виноградарске бресквe, бресквe и нектарине пљоснатог облика плода, стубасте јабуке, бресквe и нектарине црвеног мезокарпа, украсне и патуљсте форме јабуке, крушке, трешње, вишње и кајсије. Хибридизација малине у току последњих деценија даје посебан нагласак стварању сорти, које ће благодарећи својим биолошким особинама омогућити масовну производњу квалитетних плодова ван сезоне (у току јесени и зиме) првенствено у заштићеном простору.

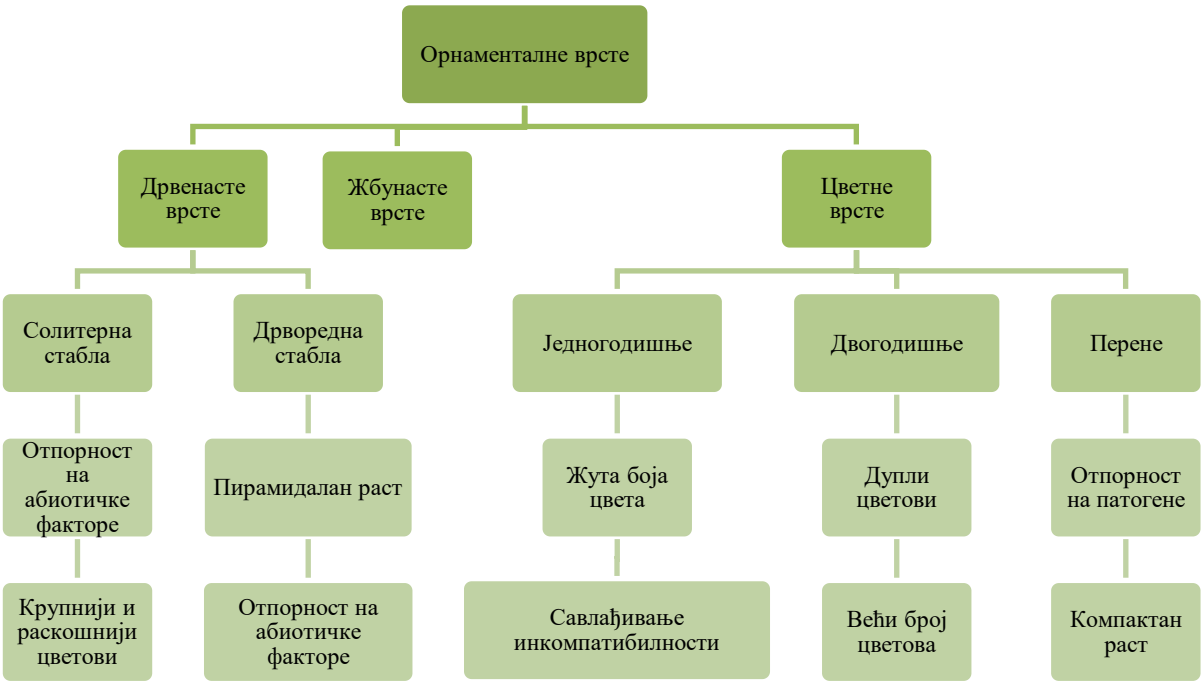
3. Смањење трошкова производње хортикултурног биља постиже се између осталог и оплемењивањем на претходно наведена својства. Стварањем висококвалитетних култивара, са израженом стабилношћу особина и отпорношћу/толерантношћу на патогене постижу се значајне уштеде приликом производње. Додатно, фокус се ставља на стварање генотипова са повећаном ефикасношћу усвајања хранљивих материја и воде, чиме се редукује потреба за инпутима попут минералних ђубрива и наводњавања. Такође, оплемењивање на специфичну архитектуру биљке – попут слабије бујности или 'spur' типа раста, омогућава прелазак на концепт високе густине садње уз минималне трошкове ручног рада или пак потпуно уклапање у урбано воћарство. Смањење трошкова производње код воћака и винове лозе постиже се стварањем сорти које имају рану, високу и редовну родност, смањене трошкове резидбе, прорeђивања плодова и заштите од проузроковача болести и штеточина. Погодност да се неке операције механизују као што је резидба или берба су од непроцењивог значаја. Нове сорте врло касног времена сазревања се врло успешно чувају, а у хладњаче улазе и до 45 дана касније од стандардних зимских сорти које се беру половином септембра месеца, што такође утиче на смањење трошкова. Да би могла да се остваре три основна циља у

оплемењивању воћака, потребно је да се систематски ради на оплемењивању сорти и подлога, проучавању њихових међусобних односа и изналажењу оптималне агротехнике за сваку комбинацију сорте и подлоге у датим условима средине.

Економска одрживост савремене хортикултуре директно је условљена способношћу оплемењивача да максимизују профит кроз стратешко позиционирање производа. Код цвећарства и декоративног садног материјала, економски ефекат се првенствено остварује кроз убрзање производног циклуса, тачније стварањем сорти које брже достижу комерцијалну фазу, чиме се повећава број обрта капитала у сезони. Такође, оплемењивање на толеранцију према нижим ноћним температурама и нижем интензитету светлости драстично смањује трошкове грејања и допунског осветљења у заштићеном простору. У глобалној трговини резаним цвећем и садницама, сваки дан дужег трајања резаног цвета (eng. „*vase life*“) или већа отпорност на транспортне услове директно смањује финансијске губитке у ланцу снабдевања. Коначно, увођење заштићених, лиценцних сорти са јединственим естетским карактеристикама омогућава произвођачима вишу тржишну цену и ексклузивност, чиме се избегава ценовна конкуренција и осигурава стабилан приход кроз наплату интелектуалне својине.

Слично Мишићу (1987), Туцовић (1979) наводи да главни задатак оплемењивања шумског и хортикултурног биља јесте стварање таквих културних облика, који при најмањем улагању пружају највише користи, док специфични задаци обухватају:
1. Повећање опште снаге хортикултурног биља;
2. Повећање природне отпорности/толерантности према патогенима;
3. Гајење садног материјала висококвалитетних технолошких особина;
4. Повећање природне отпорности/толерантности према различитим абиотичким факторима (неповољне температуре, ваздушна и земљишна суша, заслањеност, неравномерна расподела падавина) и
5. Оплемењивање биљака на декоративност – тип крошње, хабитус, обојеност и облик листе, димензије различитих биљних делова, прилагођеност условима урбаних ценоза.

Иако су генерални циљеви и основе оплемењивања сличне код свих категорија биљака, оплемењивачи су врло уско оријентисани ка одређеним врстама, а у оквиру врста на поједине њихове делове или особине. Тако се код воћних врста и винове лозе оплемењивачи могу бавити засебно сортама или подлогама, док код украсног биља они могу бити фокусирани искључиво на једну групу (цветне или дендролошке), а у оквиру њих на специфичне особине попут отпорности на патогене, нове (некарактеристичне) боје цвета, архитектуру биљке, облик листа и слично (графикон 1.)



Графикон 1: Примери специфичних циљева оплемењивања украсног биља

Оплемењивање хортикултурног биља у 21. веку

Стварање нових сорти и култивара данашњице, везано је за државне институте и факултете, ботаничке баште, приватне компаније и појединце – хобисте, повезане у одговарајућа друштва или асоцијације („World Federation of Rose Societies“, „The Daffodil Society“, „The North American Lily Society“, „Wakefield and North of England Tulip Society“, „International Clematis Society“, „American Orchid Society“ и многа друга). Поред наведеног, чести су врло успешни примери и јавно-приватног партнерства, попут белгијског програма оплемењивања калатеје (*Calathea*) од стране државног института („ILVO“) и приватне компаније („Denis-Plants“). Захваљујући финансирању од стране приватног сектора и различитим ресурсима државног института, извршена је комплетна фенолошка и морфолошка карактеризација, развијен протокол опрашивања и оплодње, а затим и протокол микропропагације и спасавања ембриона, са циљем стварања култивара атрактивног листа и цвета, регистрованих као Bicajoux®. У европским оквирима водећа земља по оплемењивању хортикултурног биља је свакако Холандија, која је уједно и прва земља по промету хортикултурним биљем. Неке од најпознатијих оплемењивачких организација и компанија су Syngenta, Van Zanten, Deliflor, Dekker, Florist Holland, Hybris, Floricultura и бројне друге. Следе је Немачка (са значајним државним али и приватним програмима – „Volmary®“, „Kiepenkerl®“ и „Soul Plants®“), Белгија (са поменутим јавно-приватним партнерством), Француска, Енглеска (са значајним учешћем асоцијација), Италија и Пољска.

Северноамерички програми подједнако укључују универзитете, институте, ботаничке баште, асоцијације и приватне компаније, међу којима су предњаче „Pan American“, „Danziger“ и „Ball“ (слика 7).



Слика 7: Варијетети украсне коприве (*Coleus* sp.) створени од стране америчке компаније „Ball“ (*фото: Љубојевић, М.*)

Потенцијал оплемењивања хортикултурног биља и експанзије нових култивара са подручја Јужне Америке је у константном успону и тек ће се показати током 21. века. Будући да земље попут Еквадора и Колумбије бележе значајан привредни раст управо захваљујући извозу резаног цвета, последњих година значајније се улаже у оплемењивачке програме и развијају се приватне оплемењивачке компаније попут „Esmeralda Breeding“ и „Progeny Breeding“. У Бразилу, Аргентини и Чилеу главни носиоци оплемењивачких активности још увек су Универзитети и Институти, а тек недавно је приватна компанија „Holambra Terra Viva“ поред производње цвећа започела и оплемењивање (van Tuyl, 2012).

Азијске земље бележе значајан допринос стварању нових култивара украсног биља. У Јапану већина Универзитета и националних Института има вишедеценијску традицију у стварању побољшаних култивара, али их одликује слаба повезаност са приватним сектором. Насупрот Јапану, Кину одликује све тешња веза између јавних и приватних ентитета попут центара KunMing и Shenyang Flower Research Centres.

Јужна Африка је изузетно значајан центар дивергентности орнаменталног биља, а кровна институција која је задужена за испитивање преко 7000 корисних биљака јесте PROTA (Plant Resources for Tropical Africa), чији се интерес протеже на велики број група биљака, од житарица, преко украсних цветних врста, до шумских генетичких ресурса овог подручја.

У Србији је оплемењивање везано за Универзитете и Институте, а значајан допринос оплемењивању хотикултурног биља новосадски Пољопривредни факулет дао је у области која спаја воћарство, хортикултуру и пејзажну архитектуру. Активношћу превасходно проф. др Владислава Огњанова током три деценије створено је шест сорти стубастих јабука декоративног хабитуса, отпорних на болести и штеточине и плода високог квалитета. Укупан сортимент поред наведеног обухвата изузетно патуљасте јабуке под именом миа и софија (слика 8), средње бујне бресквe маша и лела, отпорне јабуке ивана и искра, и крушку иванино злато. Такав сортимент је погодан за урбано баштованство или урбану хортикултурну производњу, где се поред адекватног озелењавања постиже и производња сопствене хране, што је недавно добило нов назив, кованицу „ornafruits“ (Sahin, 2020), а сам тренд је означен као „хортикултурализација“ градова (Ljubojević, 2021). Хортикултурализација бележи узлазни тренд као одговор на развојне изазове, као и на глобални друштвени и еколошки изазов. Урбана хортикултурна производња, посебно занемарено урбано воћарство, може додати вредност градском зеленилу и његовим екосистемским услугама, повећавајући индивидуално баштованство и подстичући подизање малих и

средњих изнајмљених градских башта. Иако се бројне тропске, субмедитеранске и дивље континенталне воћне врсте могу применити у затвореном и на отвореном, тренутни и будући правци оплемењивања фокусирани су на континенталне воћке традиционално великих димензија крошњи, чијим се оплемењивањем стигло до сорти и форми који у потпуности одговарају урбаним ограничењима и захтевима. Урбано баштованство базирано на врстама смањеног хабитуса или адекватних перформанси омогућиће и хоризонтално и вертикално, трајно или привремено, стационарно или мобилно озелењавање, што утиче на прилагођавање и ублажавање климатских промена, социјализацију, снабдевање храном, смањење штете и очување животне средине. Наведено поставља нове циљеве пред оплемењиваче у Србији и широм света, те се издвајају селекције и сорте са природно наслеђеном отпорношћу/толерантношћу на најважније проузроковаче болести и штеточине. Захваљујући све већем интересовању за наведеним „орнафрутс“, хортикултурализација би могла да допринесе поновној натурализацији, не само градова 21. века, него и њихових становника, чему инжењери хортикултуре и пејзажне архитектуре треба константно да стреме у свом раду. Оплемењивање воћака и других корисних биљака за потребе хортикултурализације требало би да има оријентацију ка озелењавању економије (повећана самостална производња здраве хране) и економизацији зеленила (додата вредност градском зеленилу), док би „одрживост“ коначно требало да пређе из свакодневног језичког израза у свакодневну животну рутину.



Слика 8: Патуљасте јабуке софија (лево) и миа (десно), створене на Пољопривредном факултету у Новом Саду, од стране проф. др Владислава Огњанова (*фото: Огњанов, А.*)

У погледу приватног сектора један од значајних примера модерног приступа у оплемењивању украсног биља представља компанија *Pheno Geno Roses*, која успешно комбинује традицију и иновације. Њени почеци везују се за породични расадник у Холандији, који се комерцијалном производњом ружа бави још од 1956. године. Нови облик компанија добија 2009. године, када је званично основана као истраживачко-оплемењивачка компанија са фокусом на генетичке ресурсе, развој нових култивара и изградњу јединственог бренда.

Данас *Pheno Geno Roses* има капацитете за истраживање, производњу и гајење ружа у Србији и Холандији, ослањајући се на најсавременије научне методе и биотехнолошке алате. Са циљем да створи здравије, мирисније и естетски супериорније руже, компанија спаја савремене тенденције у оплемењивању са

принципима одрживог развоја, очувања биодиверзитета и заштите животне средине. Њихове сорте не само што плене својим декоративним квалитетима, већ имају и симболичку и еколошку вредност, чинећи допринос ка здравијем и лепшем окружењу. Комплекс компаније *Pheno Geno Roses* представља живу генетичку ризницу, у којој се, поред више од 200 проверених и дуго гајених комерцијалних сорти, налази и вредан матични материјал – укључујући глобално познате и омиљене сорте као што су 'William Shakespeare', 'Papa Meilland', 'Gloria Dei' и друге, као и миришљаве форме *Rosa damascena* и дивље врсте попут *Rosa rugosa*. Овако формирана база омогућава континуирано укрштање, селекцију и стварање нових сорти, при чему се посебна пажња посвећује разноврсности, отпорности и функционалној вредности ружа. Резултат вишегодишњег оплемењивачког рада јесу јединствене колекције које обухватају различите типове ружа и задовољавају широк спектар савремених захтева у хортикултури (слика 9). Међу њима се издваја Taste of Love®, колекција **јестивих** ружа, која тренутно заузима највећу површину у огледном врту. Посебну пажњу привлаче **ведре** сорте из колекције Fashion®, **компактне** пејзажне руже груписане у Abundant Reka®, као и **патуљасте** сорте из линије Pixie®, погодне за саксијску производњу. За **резан цвет** и употребу у аранжманима развијене су сорте у оквиру колекције Art Vaza®, док Striped Fresca® представља визуелно упечатљив избор захваљујући својим шареним, пругастим цветовима. Колекције попут Winterjewel® усмерене су ка развоју **зимскоотпорних** сорти, а Frayla® обухвата руже изразито **мирисног** и нежног карактера. У оквиру еколошки оријентисаног програма, створене су и сорте из колекције Mella®, које привлаче **опрашиваче**, као и Sense of Love®, са сортама богатим **етеричним** уљима. Најновији правац развоја огледа се у линији Aurora®, која такође обухвата **јестиве** сорте, прилагођене савременим трендовима у гастрономији и одрживој производњи. Све ове колекције заједно представљају синтезу традиције и научних иновација, сведочећи о све већој важности биотехнолошки поткрепљеног приступа у оплемењивању украсног биља.

Међутим, успех оплемењивања не зависи само од развијености програма или интуиције самог оплемењивача. Он је суштински условљен познавањем и доступношћу генетичке варијабилности која чини темељ сваког напретка. Првенствено је важно прецизно мапирање генетичких ресурса, њихова детаљна карактеризација и, коначно, стратешко коришћење у селекцији. Како би се овај потенцијал ефикасно искористио, неопходно је разумети како су гени распоређени у простору и времену. Управо због тога, фитогеографска диференцијација постаје кључна дисциплина која открива природне центре диверзитета, омогућавајући да се идентификује, прикупи и трајно очува драгоцени биљни материјал пре него што заувек нестане из својих природних станишта.



Слика 9: Примери новостворених сорти од стране истраживача у компанији *Pheno Geno Roses* – ROMANA™ FRESKA®, BLUSH™ PIXIE®, ADORE™ AROMA®, BRIDGE OF ROMANCE™, YOUNG™ FASHION® и NERA™ REKA® (*фото: тим компаније Pheno Geno Roses*)

Фитогеографска диференцијација биљних генетичких ресурса и њихово очување

Биљни генетички ресурси

Богатство одређене државе не мери се искључиво бруто домаћим производом, укупним извозом или залихама новца и злата. Богатство одређене земље, региона или подручја чине земљиште, вода, ваздух и генетички ресурси биљака, животиња, гљива и микроорганизама. Најшире посматрано, биљни генетички ресурси представљају природне ресурсе од значаја за исхрану људи и животиња, или као сировина за различите гране индустрије.

Генетички диверзитет подразумева укупан број и укупну разноврсност гена, односно генетичких информација садржаних у свим појединчаним врстама биљака, животиња, гљива и микроорганизама на Земљи.

У пољопривреди, појам „биљни генетички ресурси" (БГР) означава оне пољопривредне гајене биљке, хортикултурне гајене биљке, медицинске и ароматичне биљке, воћне врсте, шумско дрвеће и дивљу флору која се користе или би могла да се користи у пољопривреди (Уредба Савета (ЕК) бр. 870/2004). Биљни генетички ресурси обухватају савремене сорте и култиваре, старе сорте и култиваре, локалне популације, дивље сроднике гајених биљака, селекционе материјале/генске фондове и друге форме биљака. Генетички ресурси хортикултурног биља поред наведеног могу обухватати и пратеће коровске врсте, инбред линије, чисте линије и други оплемењивачки материјал.

У тесној вези са генетичким ресурсима је и појам „гермплазма" – целокупан наследни материјал једне врсте. Другачије речено, гермплазма гајених биљака представља било који материјал, који се може користити у програмима оплемењивања у циљу унапређења одређене врсте. То могу бити јединке које припадају истој врсти, али неретко у хортикултури срећемо и примере када гермплазму чине друге врсте истог рода, или чак припадници различитих родова (*Rosa persica*, род *Hultemila*, са ружама из фамилије *Rosaceae*, као и орхидеје из различитих секција међусобно). Биљни генетички ресурси представљају основу напретка и развоја пољопривреде, али и непресушан извор генетичке варијабилности, која се супротставља изазовима спољашње средине. Узрок наведеног је вишевековна природна селекција диригована природним условима (биотичким и абиотичким факторима спољашње средине), али и несвесна селекција од стране човека. У садејству, ови фактори су довели до боље адаптираности локалних култивара или генотипова, чија супериорност се може огледати у већој отпорности/толерантности према антагонистима, већем садржају масти, уља, шећера, аминокиселина, интензивнијој боји или присуству мирисних материја...

Бројне дефиниције биљних генетичких ресурса представљају биљни материјал као нешто што је од користи за исхрану или привреду. Са становишта одређеног момента или тренда, дакле постоји и онај биљни материјал који није од користи и нема приоритет приликом испитивања и чувања. Са практичног аспекта ово је донекле тачно јер је немогуће сачувати и испитивати све, али са аспекта будућег развоја, свака биљка и њен ген могу представљати ресурс од значаја. Биљни генетички ресурси се могу користити директно и индиректно, у садашњости и будућности. Директна употреба подразумева да се у датом моменту убирају плодови биљних ресурса, или

други делови који се могу непосредно употребити у исхрани или прерадити у различитим гранама индустрије. Индиректно коришћење БГР подразумева употребу гена које они носе, у текућим или будућим програмима оплемењивања, инкорпорирањем истих у хибридно потомство.

Међународни институт за биљне генетичке ресурсе IPGRI (International plant genetic resources institute) дефинише гермплазму као сет генотипова који се могу колекционисати, конзервирати и употребити, а генетичке ресурсе као генетички биљни материјал, који одређује њихове карактеристике и способност да се адаптирају и преживе. Управо због способности прилагођавања на непредвидиве еколошке промене, биодиверзитет се може дефинисати и као одговор живог света на променљивост средине кроз време.

На глобалном нивоу је значај биљних генетичких ресурса препозната и увек актуелна тема, те се бележи и значајна активност бројних организација и асоцијација. Једна од највећих и најзначајнијих је „Организација за храну и пољопривреду“ или ФАО, Агенција Организације уједињених нација за исхрану и пољопривреду, успостављена 1945. године како би побољшавала производњу пољопривредних производа у планетарним размерама и исхрану читаве људске популације. У оквиру ове организације као најзначајнији истичу се „ФАО Глобални план акције за биљне генетичке ресурсе“ и „Међународни споразум о биљним генетичким ресурсима за храну и пољопривреду“. Србија је, ради испуњавања обавеза према ФАО, имала већи број пројеката сарадње са европским институцијама и фондовима, који су за циљ имали приближавање и прикључивање очувању и коришћењу биљних генетичких ресурса у свету. Један од најуспешнијих регионалних пројеката био је SEEDNet, са главним циљем интензивирања сарадње и размене биљних генетичких ресурса земаља Балкана.

Развојем друштва долази до нових потреба и актуелно постаје оно о чему се раније није ни мислило. У циљу задовољења новонасталих потреба стварају се нове сорте и култивари, са сасвим измењеним карактеристикама, за шта је свакако потребан и одговарајући материјал, од ког почиње рад на стварању нових генотипова. Имајући у виду глобалне климатске промене, неопходно стварати такав сортимент, који ће обезбедити очување квалитетне производње на истом или вишем нивоу у новонасталим условима. Са друге стране прети опасност де ће се изгубити извори неопходни за стварање нових сорти. Смањење генетичке варијабилности је стално присутно, услед развоја глобалног производног система, модернизације пољопривреде, урбанизације, па и саме небриге око очувања природних популација, које представљају непресушан извор генетичке варијабилности. У жељи да се што боље искористе минерална хранива и механизација, у прошлости, па и данас, се врло често прибегава производњи у монокултури. То је довело до велике хомогености сорти, а код неких култура до апсолутне униформности, одн. чистих линија. Таквим упрошћавањем генетичког материјала, губи се велики део варијабилности, који би у будућности могао допринети стварању сорти, прилагођених новим условима и потребама. Интернационализација тржишта и глобализација производње, најчешће од произвођача захтевају мали број стандардизованих сорти, што такође доводи до смањења генетичке варијабилности.

Свест о значају биљних генетичких ресурса и њиховом очувању постаје све већа и јаснија, будући да се човечанство и природа налазе у периоду шестог масовног изумирања. Претходних пет великих догађаја који су доводили до масовног

изумирања наступили су крајем геолошких периода, у ордовицију, девону, перму, тријасу и креди. Многи научници су веровања да је модерно, шесто масовно изумирање већ у току. Од самог почетка индустријске револуције, биосфера је изложена многим негативним антропогеним факторима са којима се до сада није сусретала, попут интензивне урбанизације и трајног истребљења појединих врста. Поставља се питање каква је будућност живота на Земљи, а тиме и будућност самог човечанства, које је неизоставан део биосфере. Људске активности модификују глобално окружење брзином која често надмашује природне геолошке силе, а воде променама климе, био-гео-хемијских циклуса и биолошке разноликости (Canadell and Noble, 2001). Према наведеним ауторима, ове промене су кумулативне и интерактивне, са вишеструким повратним реакцијама и везама које резултирају изразито нелинеарним понашањем система. Тренутне брзе глобалне промене животне средине могле би Земљу да одведу у такво стање да општа погодност за њено настањивање буде нарушена. Још на самом почетку 19. века Жан Батист Ламарк у свом капиталном делу Зоолошка филозофија (1809) наводи апокалиптични сценарио да "Због предмета који задовољавају његову тренутну лакомост, човек свуда уништава крупне биљке које чувају тло, што брзо доводи до неплодности тла које насељава, проузрокује усахнуће извора, уклања животиње које су ту налазиле своју храну, и доводи до тога да су велики делови кугле земљине, некада веома плодни и у сваком погледу веома насељени, сада голи, неплодни, ненастањиви, пусти. Рекло би се да је предодређен да, пошто земљину куглу учини ненастањивом, сам себе искорени". Два века након ових Ламаркових упозоравајућих размишљања научници оживљавају „Ламаркизам" из неколико разлога – далекосежних последица утицаја човека на животну средину и Ламаркових постулата да се еволуција заснива и на преношењу стечених особина на потомство (епигенетика, енг. „*soft inheritance*"). Стратегија биолошке разноврсности Републике Србије за период од 2011. до 2018. године, такође наводи да експлозивни експоненцијални раст бројности светског становништва уз рапидно смањивање залиха природних ресурса, непрекидно нагомилавање разноврсних полутаната, драматично на почетку трећег миленијума упозоравају на сву озбиљност насталог стања, те да се основни услови функционисања биогеохемијских циклуса, биолошка разноврсност, састав атмосфере и глобална клима мењају вртоглавом брзином (Radović i Kozomara, 2011). Иако је претходна Стратегија формално истекла, континуитет у праћењу ове проблематике на националном нивоу обезбеђен је кроз новије акте. Програм заштите природе Републике Србије за период од 2021. до 2023. године (са пратећим Акционим планом) представља следећи усвојени кровни документ који у фокус ставља управо на притиске на биодиверзитет и деградацију станишта у контексту климатских промена. Овакав стратешки курс праћен је и легислативом, пре свега кроз последње измене и допуне Закона о заштити природе из 2021. године („Сл. гласник РС", бр. 36/2009-76, 88/2010-162, 91/2010-133 (исправка), 14/2016-8, 95/2018-267 (др. закон), 71/2021-3), које експлицитно нормирају строже мере заштите као одговор на глобалну кризу ресурса.

Манипулација (сакупљање, конзервација и управљање) биљним генетичким ресурсима

Познавати биљне генетичке ресурсе и проценити њихову потенцијалну употребу није довољно. Да би се сачували за будуће активности неопходно је детаљно прикупљање, карактеризација, конзервација и на крају адекватна употреба.

Основни циљ приликом сакупљања (колекционисања) биљних генетичких ресурса је да се обухвати максимална генетичка варијабилност садржана у најмањем броју узорака. Сакупљање узорака се мора извршити професионално, током свих фаза: прегледа терена, научних експедиција, узимања узорака и њиховог преношења до институције (банке гена). За све сакупљене узорке морају да се обезбеде пасошки подаци, као што су датум, место и еколошки услови на месту сакупљања, идентификациони број и ко је сакупио узорак (Mladenović Drinić i Savić-Ivanov, 2017), што је прописано дескрипторима за сваку врсту. Након колекционисања следи фаза карактеризације, такође према међународно прописаним дескрипторима, чиме је диктиран начин чувања (конзервације) и/или сужавање избора генотипова који ће ући у овај процес. Не постоји начин, а ни потреба да се чува све у датом моменту. Гајене биљке обухватају велики број родова и врста, из разних климатских региона и екосистема света. Енциклопедија Америчког хортикултурног друштва броји око 2000 родова и преко 15000 таксона хортикултурног биља (Brickell and Zuk, 1997), будући да се оне гаје и припитомљавају хиљадама година. Међутим сви конзервациони програми имају ограничен буџет, те су ефикасне само оне ген банке које су способне да ускладиште велике количине материјала, уз очување квалитета и економску оправданост улагања. Цветна индустрија Сједињених Америчких Држава, уз помоћ универзитетских истраживача је из тог разлога 2002. године формирала листу критеријума према којима се врши одабир приоритета за чување. Приликом рангирања, појединачне оцене по категоријама се сабирају и на крају одређују приоритети. Оцене за хитност реаговања крећу се од 1 – није угрожена врста, преко 3 – средње угрожена, до 5 – угрожена врста. Слично томе, тржишни потенцијал се оцењује као 1 – код врста које имају најмањи потенцијал да створе нову сорту, варијетет или култивар до 5 – код врста чији је тај потенцијал највећи. За тржиште је везана и следећа категорија у којој се врста оцењује јединицом уколико је тржишна животна фаза у опадању, тројком уколико је у стагнирању и на крају највишом оценом пет, уколико се врста налази у растућој фази. Уколико постоји обиље генетичког диверзитета, доступног за колекционисање, врста се оцењује највишом оценом (5), док се за оскудност материјала додељује најмања оцена (1). За могућност сакупљања везује се и земља порекла. Уколико је са земљом порекла, где је уједно и највећа дистрибуција и фреквенција гена, могућа несметана размена материјала, врста добија оцену 5, док се јединицом оцењују врсте за које размена није могућа. Надаље, од тога да ли је врста довољно истражена зависи и рангирање: 1 – уколико већ постоји обиље информација или пак није могуће добити довољно поузданих информација, па до 5 – у ситуацији када има мало доступних података, врста није још истражена, а показује потенцијал да дâ добре резултате. Постоје хортикултурне врсте, које могу имати вишеструку употребу, те и од тога зависи како ће бити рангиране. Највише се цене врсте, које поред орнаменталне вредности могу се користити директно или индиректно као сировина за фармацеутску и прехрамбену индустрију, као сировина за добијање уља и слично. Супротно, најниже оцене добијају врсте које немају потенцијалну примену ни у једној од наведених грана. На крају, не мање важна јесте чињеница да ли се у датом биљном материјалу могу наћи гени (за отпорност/резистентност према проузроковачима болести и штеточинама,

отпорност/резистентност према абиотичким факторима, гени за боју листа/цвета и плода, хабитус биљке и слично) за којима постоји велика потреба, што се оцењује високом оценом (5).

Након скалирања таксона према наведеним критеријумима одређује се шта, колико и на који начин ће се даље чувати. Биљни генетички ресурси могу се чувати (конзервирати) у ***in situ***, ***on farm***, ***circa situm*** и ***ex situ*** условима.

Уколико врста (таксон) није јако угрожена примењује се *in situ* конзервација у њиховим регионима порекла (месту проналаска, локалитету где су се развиле) или сличним областима са повољним агроеколошким условима. Овај метод носи са собом највећи степен неизвесности јер се генотипови налазе у природном окружењу, под утицајем великог броја штетних абиотичких и биотичких фактора. Природне популације у планинским, шумским и рудералним пределима нису једине *in situ* банке гена. Таксони или генотипови за изразитим карактеристикама могу се чувати и у националним парковима, зеленим површинама у склопу институција, парковима, арборетумима, дрворедима, приватним баштама и окућницама уколико су тамо затечени. Условно речено, *in situ* конзервација не захтева никаква улагања у опрему или радну снагу, што је чини веома јефтиним начином конзерације.

Конзервација *on farm* такође представља чување материјала на месту проналска (утврђивања генетичке разноликости), али у овом случају то су у традиционална пољопривредна газдинства, земљиште индивидуалних пољопривредних произвођача, односно пољопривредних истраживачких институција, станице пољопривредних саветодавних служби и сл. Предност оваквог начина чувања у односу на претходни је у томе што се биљке налазе у полу-контролисаним условима, неговане од стране пољопривредних произвођача или стручних лица. Будући да се одабрани таксони од интереса налазе на производним површинама, овај вид очувања не захтева никаква додатна улагања. Слично наведеном, *circa situm* заштита омогућава очување и одрживо коришћење биљних генетичких ресурса унутар пејзажних система у којима су они и еволуирали. На тај начин се подржава природна селекција и прилагођавање врста на локалне услове средине, што је од виталног значаја у ери брзих климатских промена.

Конзервација *ex situ* представља очување биљних генетичких ресурса изван њиховог природног станишта. За овакав вид чувања неопходне су специјализоване институције, банке гена. У њима се чува колекција биљних врста у виду семена, вегетативног материјала ***in vivo*** у за то наменски подигнутим колекционим засадима (пољским банкама гена) или ботаничким баштама, као и у виду вегетативног материјала ***in vitro*** (у култури ћелија и/или ткива). Пољске ген-банке представљају важан начин очувања биљака које се не могу успешно сачувати класичним методама, као што су оне које производе неортодоксно или интермедијарно семе, дају мали број семенки, размножавају се вегетативно или имају дуг период пре уласка у фазу плодоношења – што је често код воћака и украсног дрвећа и жбуња. Ипак, овакав вид очувања суочава се се бројним изазовима попут великих трошкова за закуп земљишта, потрошња воде и радна снага. Због тога је од великог значаја донети рационалне одлуке приликом оснивања и управљања овим системима, дефинисањем приоритета очувања: 1) или што шире генетичке разноврсности или 2) специфичних, селекционисаних генотипова.

Избор материјала за очување може бити одлука истраживача или групе сарадника, међутим успех се обезбеђује искључиво сарадњом између више интересних страна. У данашње време нарочито је актуелно **партиципативно оплемењивање биљака** (Participatory Plant Breeding, PPB). Партиципативно оплемењивање биљака представља приступ који активно укључује локалне фармере, узгајиваче и заједнице у процес развоја нових сорти биљака. Овај модел се разликује од традиционалног, централизованог приступа где истраживачи и научници воде цео процес, а фармери и други су само корисници резултата. Основна идеја партиципативног оплемењивања биљака је да се унапреди избор сорти биљака који су боље прилагођене локалним условима, као што су климатске карактеристике, болести, штеточине и пољопривредне праксе. У овом процесу, фармери и узгајивачи играју активну улогу у избору родитељских биљака, одређивању критеријума за оплемењивање и процени резултата. Они учествују у свим фазама, од почињања новог програма оплемењивања, преко одабира генетичких ресурса и креирања нових варијанти, па све до тестирања и процене перформанси нових сорти.

У случају хортикултурног биља, партиципативно оплемењивање показује следеће специфичности:

- Прилагођавање локалним еколошким условима – укључивањем локалних узгајивача и ентузијаста, нове сорте јестивог биља и култивари орнаменталних врста могу бити прилагођени специфичним климатским условима и другим факторима који утичу на раст и развој. Ово је посебно важно за биљке које су подложне климатским променама или које имају посебне захтеве у погледу тла, воде или изложености светлости.
- Развој нових декоративних особина – партиципативно оплемењивање омогућава укључивање критеријума који су важни за крајње кориснике, као што су боја цветова, величина, облик листова или отпорност на болести. Ово такође омогућава креирање култивара који су усклађени са трендовима у дизајну врта и пејзажу, као и са потребама потрошача који траже специфичне естетске особине. Тиме се смањује иницијална грешка у дефинисању сорте/култивара и значајно штеде материјални и људски ресурси.
- Очување локалних култивара/сорти и генетичке разноликости – у многим случајевима, локалне сорте или форме орнаменталних биљака имају еколошки значај и историјску вредност. Партиципативним оплемењивањем може се допринети очувању тих сорти, као и њиховом укључивању у урбане и руралне пејзаже.
- Подршка за мале узгајиваче и заједнице – са економског становишта партиципативно оплемењивање омогућава малим и средњим узгајивачима орнаменталних биљака да имају значајнију улогу у индустрији, што може допринети економском развоју и стварању радних места у руралним подручјима. Такође, узгајивачи и баштовани могу пружити драгоцене повратне информације о перформансама сорти у стварним условима, што је од великог значаја за успешно оплемењивање.
- Едукација и оснаживање заједнице – овакав приступ може оснажити заједницу узгајивача, омогућавајући им да активно уче о методама оплемењивања, као и о новим трендовима и технологијама у области узгоја орнаменталних биљака. Поред тога, сарадња између научника, расадничара, фармера и других

стручњака може довести до развоја нових техника и иновација у области оплемењивања орнаменталног биља. Тиме би се удео приватних оплемењивача, поготово у Србији, повећао.

- Отпорност на болести, штеточине и климатске промене – кроз укључивање локалних фактора и стручности у процес оплемењивања, може се развијати већа отпорност на штеточине, болести и промењљиве климатске услове, што је посебно важно за орнаменталне биљке које су често подложне стресорима као што су суша или високе температуре.

Изазови партиципативног оплемењивања орнаменталних биљака укључују потребу за координацијом и организацијом између различитих учесника, правичну поделу заслуга, као и обезбеђивање адекватних ресурса за истраживање и развој нових сорти. Такође, потребно је пажљиво размотрити тржишне потребе и трендове, јер биљке које су успешне у једној области можда неће имати исти успех на другом тржишту или другој зеленој површини. Ипак, партиципативно оплемењивање орнаменталних биљака је оно које може довести до већег прихватања нових култивара и сорти међу потрошачима и убрзати процес развоја сорти које су естетски вредне и прилагођене конкретним условима узгоја.

Банке гена

Без обзира на начин донете одлуке, као сигурнији вид конзервације биљног материјала, генотипови се обично чувају у **банкама семена**. Банке семена су специјализоване установе или објекти у којима се сакупља, обрађује, чува и управља генетичким материјалом различитих биљних врста, са циљем дугорочне конзервације њиховог генетичког диверзитета. Оне представљају један од најефикаснијих начина за очување генетичких ресурса пољопривредно значајних, као и дивљих врста биљака. Основна идеја је да се семе чува у контролисаним условима – на ниској температури и у сувом окружењу – чиме се знатно успоравају метаболички процеси и тиме продужава њихова клијавост и виталност. Семе се најчешће складишти у две категорије: базне колекције и радне колекције. Базне колекције служе као „генетичка резерва“ – чувају се дуже време и користе се само у случају потребе за обнову или замену материјала. Радне колекције, с друге стране, служе за текућа истраживања, селекцију и размножавање. Банке семена имају вишеструку улогу. Прво, оне осигуравају доступност генетичког материјала за будуће генерације, што је од суштинског значаја у светлу климатских промена, ерозије генетичке разноврсности и угрожености биљних врста. Друго, служе као основа за истраживања у области генетике, оплемењивања и биотехнологије. Треће, пружају подршку програмима очувања традиционалних сорти и пољопривредне баштине. Један од најпознатијих примера је Svalbard глобална банка семена, смештена на острву Spicbergen у Норвешкој, која се често назива и „Трезор судњег дана“. У њој се налази преко милион примерака семена из целог света, као резерва у случају глобалних катастрофа. Међутим, и поред њихових предности, банке семена нису универзално решење. Одређене врсте семена (тзв. „неортодоксна“ или рекалцитрантна семена) не могу се успешно чувати у стандардним условима, што захтева развој алтернативних метода као што су криоконзервација (криопрезервација), култура ткива или чување у теренским (пољским) генбанкама. Криопрезервација је веома значајна за вишегодишње врсте код којих семена неће верно сачувати карактеристике родитеља,

и то оне карактеристике због којих су иницијално одабрани, те се у таквим околностима уместо семена чувају пупољци са меристемским ткивима.

Још специјализованији вид очувања јесу **банке полена**, где се генетички материјал може чувати у виду поленових зрна, чиме се знатно штеди простор. Чување самог ДНК материјала као вид *in vitro* конзервације, којом се чувају геноми или гени под строго контролисаним условима (Mladenović Drinić i Savić-Ivanov, 2017), представља најсавременији вид конзервације. Он омогућава чување великог броја узорака на малом, веома ограниченом простору. Међутим што је метод савременији и интензивнији, већа су улагања, захтева се обучен кадар, специјализован простор и инвестиција у само одржавање и људство.

Колекције унутар банака биљних гена могу бити базне, активне, сржне, резервне копије и ген колекције. Базне колекције су у функцији дугорочног чувања, како би се обезбедило одржавање њихове генетичке идентичности. Насупрот наведеној категорији, активне колекције се редовно умножавају у пољу, и одмах доступне за размену, евалуацију и коришћење. Сржне колекције се примењују када се због малог простора или скупог одржавања може чувати само мали део генетичке разноликости, те садрже репрезентативне представнике са око 10% целокупне колекције (тзв. језгро колекције). Резервне копије колекције чувају се у другим институцијама, као мера сигурности уколико дође до трајнијег нестанка струје и пропадања колекција, пожара, поплаве и слично. Регенерација гермплазме је један од најважнијих процеса управљања генбанком. Методе које се користе за регенерацију варирају од врсте усева и његовог репродуктивног система. Биљни материјал се умножава генеративним путем на отвореном пољу и у стакленим баштама или клонски, вегетативним деловима и микропропагацијом, о чему ће у каснијим поглављима бити више речи.

Графикон 2 детаљно илуструје типичан програм и неопходне процедуре приликом успостављања ген-банака, без обзира на тип културе или врсту која је предмет очувања. Свако успостављање банке гена започиње са сакупљањем биљног материјала које захтева познавање различитих области или сарадњу истраживача из поља ботанике, таксономије, географије, популационе генетике, екологије, семенарства и подршку у виду логистике. Затим следи регенерација која захтева производњу довољне количине семена или вегетативно умноженог материјала. На то се надовезује знање у области чувања и дораде семена али и чувања вегетативног материјала или чак полена и антера. Следи описивање на свим нивоима од морфолошког, преко физиолошког па уколико постоје савремене технике и до молекуларног нивоа. Затим је утврђене карактеристике неопходно и оценити са истих становишта. И добијене податке сачуване у базе података и сам биљни или генетички материјал, пожељно је делити са другим истраживачима који ће поставити огледе и чувати ресурсе у специфичним условима средине (пољски огледи) или на неки од раније објашњених начина у контролисаним условима. На крају иде примена ресурса према њиховим перформансама – зелене површине, заштићени објекти, прерада, укључивање у даље процесе као сировине за различите гране зелене индустрије и слично.



Графикон 2: Типичан програм и процедуре приликом успостављања банака гена.

Комбинација добро осмишљеног и управљаног стратешког приступа помоћу *ex situ* конзервације у банкама семена, тамо где постоји могућност формирања „живих“ колекција и криопрезервацијом, требала би бити довољна да се заштите одговарајуће биљне јединке. Иако генетички ресурси играју пресудну улогу у многим конзерваторским процесима попут опоравка или поновног увођења врста, они треба да чине део свеобухватне стратегије очувања, како биљних врста тако и биодиверзитета у целини.

Ботаничке баште

Посебан осврт заслужују ботаничке баште које представљају банке гена у којима се чува велики број специфичних биљних врста, од изузетног значаја за хортикултуру и пејзажну архитектуру. У ову категорију спадају паркови, стаклености, пластеници, лабораторије и хербаријуми у којима се изучава и чува материјал, чија разноврсност обогаћује генетичке ресурсе хортикултурног биља у некој земљи. Будући да се у ботаничким баштама и стаклениците чува велики број егзота, интродукованих из другачијих региона и климатских подручја, ове јединке доносе гене, који хибридизацијом проширују амплитуду гајења декоративних биљака.

Ботаничке баште играју значајну улогу у очувању украсних биљних генетичких ресурса, те се указала потреба за успостављањем кровне институције под називом Botanic Gardens Conservation International (BGCI), која координише и усмерава светску конзервацију угрожених врста. Чини је преко 700 чланица из 118 земаља. Секретаријат BGCI се налази у Лондонској ботаничкој башти, а програм и циљеви су усклађени са глобалном стратегијом која покрива целокупан биљни биодиверзитет (Global Strategy for Plant Conservation – GSPC).

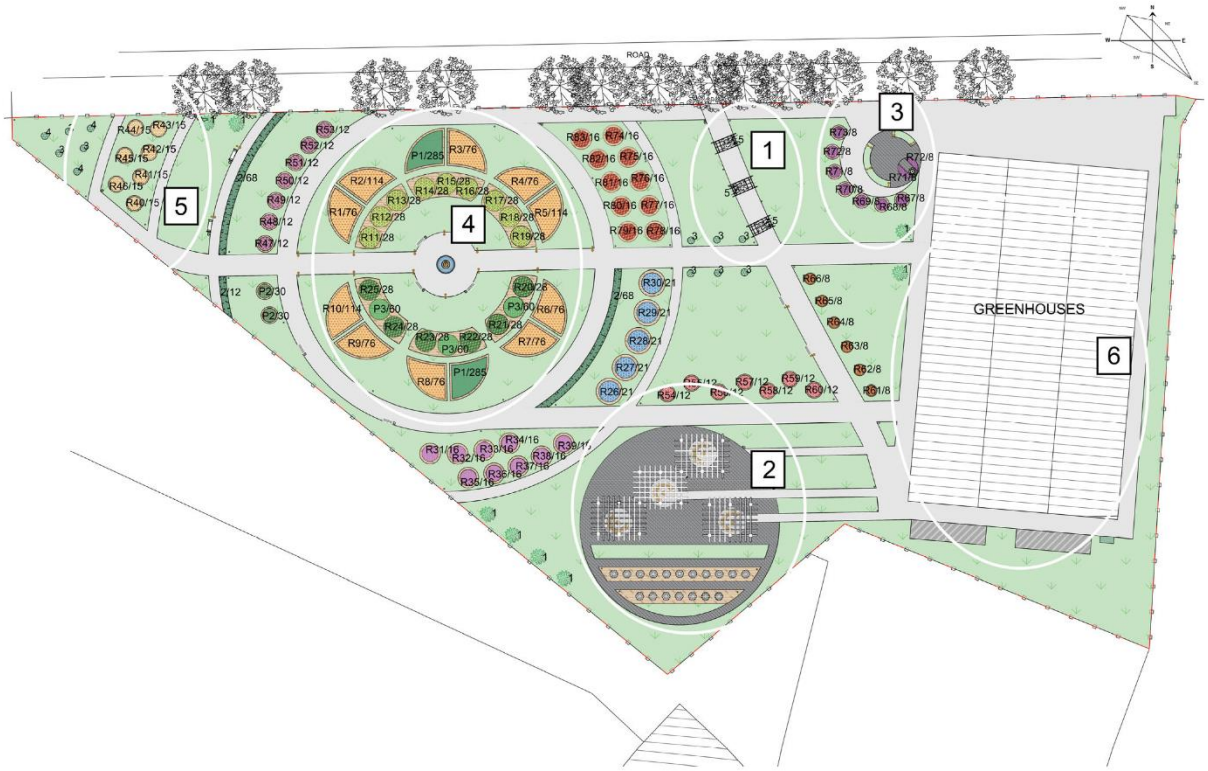
Међу најпознатијим ботаничким баштама света налази се и чикашка ботаничка башта (Chicago Botanic Garden) основана давне 1890. године под окриљем чикашког хортикултурног друштва (Chicago Horticultural Society), а обновљена 1943. године као јавна ботаничка башта. Чикашка ботаничка башта броји 4 природна станишта и 27 различитих башта (бонсаи, дечија, луковичаста, циркуларна, водена башта, башта чула, розаријум, башта патуљастих четинара...), од којих је једна од огромног значаја за науку и струку – научни центар за заштиту биља (Plant Conservation Science Center). У научном центру налазе се баште у којима је развијен програм оплемењивања хортикултурног биља за потребе решавања савремених проблема – кишних башта и кровних вртова. Лондонска ботаничка башта (Royal Botanic Gardens Kew) представља својеврсну истраживачку станицу, која чува не само биљне генетичке ресурсе из читавог света, него је посвећена и очувању генетичких ресурса гљива, од којих такође зависи будућност живота на земљи. Преко 350 истраживача запослених у овој институцији ради на стратечким приоритетима – документацији и испитивању глобалног диверзитета биљака и гљива и њиховој корисности за човечанство, чувању и обезбеђивању база података о овој јединствној колекцији, размени података и ширењу научних сазнања о биљкама и гљивама, максимизирајући његов утицај на науку, образовање, политику очувања и управљања. Друге важне ботаничке баште, као репозиторијуми ретких и других орнаменталних врста, на које се упућују читаоци су Jardim Botânico (Rio de Žaneiro, Brazil), бруклиншка ботаничка башта (Brooklyn Botanic Garden) у Њу Јорку (САД), Сингапурска ботаничка башта (Сингапур), краљевска ботаничка башта (Сиднеј, Аустралија), ботаничка башта у Денверу (Колорадо, САД) и Nong Nooch тропска ботаничка башта на Тајланду. Мање позната, али веома важна је и Balcan Botanic Garden of Kroussia у Грчкој, која представља балканску *ex situ* ботаничку башту, у којој се у колекцији од око 2500 узорака чува и педесетак домаћих врста и подврста са циљем испитивања њихових потенцијала у орнаменталној и утилитарној хортикултури (Maloupa et al., 2008).

Ботаничке баште су истраживачка места која се користе за испитивање таксономских и систематских особина биљака, а њихова основна функција је прикупљање и чување података о екологији биљака, њиховој историји и процесу настанка. Такође, оне чине базу података о врстама, као и о њиховој физиологији,

интеракцији са другим врстама, начину раста, размножавању и другим биолошким карактеристикама. Ботаничке баште представљају и конзерваторске установе које користе своје живе колекције за истраживање глобалних промена и њиховог утицаја на биљке, у циљу очувања биодиверзитета и услуга које те биљке пружају еко-систему. Главна функција ботаничких башта је очување биљака, посебно угрожених и ретких врста, које се чувају у семенским банкама или као део живих колекција. *Ex situ* очување дрвенастих врста је посебан изазов, јер многе врсте имају семе које није стабилно за складиштење у конвенционалним банкама семена, док физичка величина стабала ограничава број јединки које се могу гајити у баштама.

У ботаничким баштама често су заступљене ретке врсте које се чувају у *ex situ* системима као и врсте које су путем интродукције уведене из различитих подручја, али већина гајених таксона је у малом броју заступљено у колекцијама и углавном су у малим популацијама без довољно генетичке заступљености. Са друге стране, услед различитих људских активности, бројне врсте су „побегле“ из ботаничких башта и раширile се и формирале популације широм света, о чему ће касније бити више речи.

Наша најпознатија ботаничка башта, која садржи генетичке ресурсе водећих европских врста четинара, лишћара, зељастих биљака, али и сукулената је Институт за ботанику и ботаничка башта „Јевремовац“ у Београду, основана 1892. године као поклон Краља Милана и уз помоћ тадашњег Министарства просветних и црквених дела. Банком гена хортикултурног биља такође се могу сматрати и розаријуми, а најпознатији међу њима је Дејвид Остин розаријум (David Austin roses). Основан 1940. године као хоби башта, овај розаријум убрзо прераста у оплемењивачки програм, који је до сада изнедрио преко 200 нових култивара. Розаријум се састоји од неколико тематских башта (викторијанска, ренесансна, терасна башта, патио и дуги врт) у којима се чува богат генетички диверзитет старих култивара, који цветају само једном током лета, затим енглеских грмоликих ружа са поновљеним цветањем, пењачица, чајевки, флорибунда и слично. Наш познати розаријум налази се у Панчеву, надомак Београда, а основао га је Ђура Киш, који је захваљујући својој љубави према ружама, сакупио збирку од преко 1000 сорти ружа. Друга веома важна колекција ружа налази се у оквиру споменуте оплемењивачке куће „*Pheno Geno Roses*“ у Темерину, која броји преко 3000 варијетета и новостворених сорти различите крајње намене – као резан цвет, јестиви цвет или плод, за озелењавање урбаних зелених површина и слично. Због богатства колекција, близине другом по величини граду у Србији, постојања студијских програма којима је розаријум од великог интереса, током 2024. године, спроведено је истраживање (Čurčić et al., 2024) које је имало за циљ да простор ове компаније учини не само лепим производним и продајним местом, већ мултифунционалном зеленом површином (слика 10).



Слика 10: Концептуално решење розаријума за формирање ген-банке са еколошким, научним, образовним и социјалним функцијама. Специфичне зоне су означене бројевима 1–6, што одговара следећим целинама: 1—тунел од ружа, 2—ген-банка и учионица на отвореном, 3—простор за одмор, 4—централни врт, 5—љуљашке и 6—стакленик. (*фото: Чурчић, М.*)

Наиме, укључивањем старих варијетета, дивљих врста и специфичних сопствених колекција ружа ове компаније, предложени врт има потенцијал да пружи значајне екосистемске услуге које се огледају у еколошким, друштвеним и економским сврхама. Захваљујући јединствености оплемењивачког програма и колекција створених у последњој деценији, у будућем примерном розаријуму предвиђени су специфични тематски делови као што је учионица на отвореном или у стакленику, „руже под стакленим звоном“ као упозорење на нестанак појединих генетичких ресурса, обилан речни ток колекције „Река“, уточиште за опрашиваче, врт укуса и врт мириса. Овај простор не би био само учионица, већ и изложбени простор (енг. „*showroom*“) за заинтересоване расаднике, мале произвођаче функционалне хране, цвећаре или аматерске баштоване, који би се овде упознали са новим култиварима и проширили могућности њиховог маркетинга и примене.

Економски, еколошки и социјални допринос очувања ресурса орнаменталних биљака

Очување генетичких ресурса орнаменталних биљака има вишеструки значај, како са економског, тако и са еколошког и социјалног аспекта. **Економски** допринос огледа се у очувању биљне разноврсности која представља основу за развој нових, комерцијално атрактивних култивара, отпорнијих на стресне услове и прилагођених различитим тржишним захтевима. **Еколошки** значај се огледа у очувању равнотеже у природним екосистемима, подршци опрашивачима, као и у смањењу потребе за хемијским средствима у производњи, што доприноси очувању биодиверзитета и смањењу загађења. Са **социјалног аспекта**, орнаменталне биљке имају важну улогу у обликовању културног и естетског идентитета заједница, унапређују квалитет живота у урбаним срединама и пружају могућности за запошљавање у хортикултурном сектору. Интегрално очување ових ресурса, кроз банке гена, ботаничке баште и *in situ* стратегије, представља темељ одрживог развоја у области хортикултуре.

Док биљни генетички ресурси пољопривредних биљака (ратарских, повртарских, воћних и сличних врста) представљају „осигурање“ за будуће гајење и производњу хране, ресурси орнаменталних биљака дају значајан допринос развоју индустрије и тржишта дендролошког и цветног садног материјала. Индустрија украсног биља се константно и изузетно брзо развија, те се и потражња за новим ресурсима гермплазме одвија великим интензитетом. Како наводи Jaenicke (2013) овај развој се не разликује од потраге и истраживања недовољно искоришћених прехрамбених биљака са циљем побољшања исхране и профита. Принципи и стратегије очувања гермплазме у свим наведеним групама биљака су слични, али битна разлика лежи у одсуству глобалних напора и средстава који се улажу у пољопривредне усеве због њиховог значаја за светску прехрамбену сигурност. Међутим, управо производња и пласман украсних и хортикултурних биљака, које су изван непосредне глобалне потребе за сигурношћу хране, дају витални допринос националном БДП-у у многим како развијеним тако и неразвијеним земљама и стога могу играти значајну посредну улогу у побољшању сигурности хране и исхране, преко унапређења позиције и профита једне земље. На примеру Колумбије, Еквадора и Кеније, са 1474, 852 и 575 милиона долара од извоза резаног цвећа и цветних пупољака погодних за букете, може се сагледати потенцијал и значај цветне индустрије за приходе и развој наведених земаља (UN Comtrade, 2019). Надаље, процењено је да је светско тржиште цветних и украсних биљака (оних које се узгајају првенствено као резано цвеће, собне биљке и елементи пејзажног дизајна) порасло приближно 6,3% у току пет година, достизавши 57,4 милијарде USD у 2024. години, у односу на 42,4 милијарде USD у 2019. години. Без обзира на изузетан значај за националну и глобалну трговину, пажња и напори ка очувању и употреби генетичких ресурса орнаменталних биљака касне за пољопривредним бар 30 – 40 година.

Будући да хортикултурно биље обухвата велики број врста које се могу гајити у ентеријеру, и да нису везане за агро-еколошке услове као традиционални усеви, велики значај имају аутохтоне врсте из различитих климатских зона и растући тренд повратка врстама „наслеђа“ (енг. „*heilroom species*“). Поменути тренд подразумева све већу употребу „дивљих“ и аутохтоних врста из природних популација и асоцијација односно повратак аутохтоној флори, што је нарочито изражено у тропским земљама, затим Аустралији, Азији и Африци, које одликује изузетно богатство природне флоре. Код нас слабо позната врста *Alpinia zerumbet* пореклом из Малезије, има потенцијал као собна биљка и резани цвет у светским размерама. Род *Alpinia* има више врста

бујног декоративног листа, такозваног цвета са изузетним потенцијалом за употребу као резани цвет. У питању су заправо интензивно обојене брактеје на чијим се врховима налазе бели неугледни цветови. Испитујући неколико врста и варијетеа (*A. zerumbet, A. sanderae, A. purpurata* 'Pink Ginger', 'Kimi', 'King', 'Eileen Macdonald', 'Red Ginger' и 'Queen'), Leite et al. (2015) закључили су да је трајање резаног цвета варирало од 6 до 49 дана у зависности од врсте и положаја на стабљици. Већи и шири цветови су утврђени у апикалном и средњем положају стабљике. Као најпогоднија издвојила се врста *A. zerumbet* док су цветови *A. purpurata* и *A. sanderae* имали краћу трајашност резаног цвета.

Надаље, интензивирањем производње и све већим површинама под пластеницима и стакленицима у контролисаној атмосфери, стварају се услови за коришћење генетичких ресурса на пример изузетно богате флоре Мексика. Број врста из родова *Ageratum, Begonia, Cosmos, Dahlia, Euphorbia, Helianthus, Tagetes, Tigridia, Polianthes* и *Zinnia*, које се већ користе као орнаменталне, незнатан је у односу на потенцијал који ово подручје пружа. Последњих година напори су усмерени ка увођењу других бројних орнаменталних врста како би се њихови потенцијали потпуно искористили. Поред рада на генетичким ресурсима унутар врста из родова *Bessera, Habranthus, Hymenocallis, Milla, Polianthes, Sprekelia, Zephyranthes* и *Eustoma,* извршена је и међуврсна хибридизација у оквиру родова *Polianthes* и *Eustoma*, што је резултирало стотинама хибрида, који су изабрани за даље оплемењивачке програме (Cruz-Duque и сар., 2019). Источномедитерански програми обухватају увођење великог броја луковичастих врста из родова *Allium, Anemone, Ranunculus, Cyclamen, Muscari, Narcissus, Ornithogalum, Lilium, Scilla,* и *Tulipa*, док је израелски програм посвећен луковичастим врстама родова *Oncocyclus, Irises,* затим врстама *Uriginea maritima* и *Scilla hyacinthoides,* као и једногодишњим (*Lupinus pilosus* и *Centaurea crocodylleum*) и вишегодишњим врстама (*Eremostachys laciniata* и *Helichrysum sanguineum*).

Засићење тржишта традиционалним врстама и култиварима изазвало је све веће интересовање за новинама, како у облику култивара тако и увођења нових таксона из дивљих популација. Препознавање потенцијала „дивљих" врста и њихово увођење на хортикултурно тржиште као нових производа, може резултирати значајним профитом, будући да сваки нови „пробој" освежава понуду и разбија монотонију изазвану предугим присуством само одређених добро познатих врста. Израз „дивље" врсте односи се на биљне врсте које спонтано расту у самоодржавајућим популацијама у природним или полуприродним екосистемима и могу постојати независно од директног деловања човека. Термини дивље и аутохтоне се често изједначавају, међутим реч је о две различите групе биљака. Аутохтоне обухватају оне таксономске јединице које се стотинама или хиљадама година развијају на одређеном станишту и прилагођавају му се, док дивљи таксони одговарају самониклој и самоодрживој флори, која расте спонтано и независно. Дивља флора може обухватати и аутохтоне и алохтоне врсте, које често имају инвазивни карактер. Иако су често занемарене у погледу њиховог комерцијалног развоја, дивље биљне врсте могу имати значајну улогу у цвећарству и дендрологији. Дивље биљке се такође успешно користе у одрживом пејзажном пројектовању и уређењу, односно у растућим потребама за „xeriscaping"-ом – озелењавањем које комбинује естетику, функционалност у одржавању еколошке стабилности у погледу очувања ресурса, малу потрошњу воде, смањену потражњу за пестицидима и другим хемијским препаратима (De Pascale and Romano, 2019). Врсте погодне за овај тип озелењавања долазе из медитеранског подручја и укључују ресурсе орнаменталних и потенцијално орнаменталних биљака Израела, Турске, Кипра и Грчке.

Очување природних ресурса орнаменталних биљака има снажан економски значај кроз подстицај иновацијама и тржишној вредности нових култивара. Еколошки, доприноси стабилности екосистема и смањењу негативних утицаја производње на животну средину. Социјално, подржава културну баштину, побољшава квалитет живота и ствара могућности за запошљавање. Зато је очување ових ресурса кључно за одржив и свеобухватан развој хортикултуре.

Очување биљних генетичких ресурса

Значај очувања биљних генетичких ресурса огледа се у томе што су биљке незамењиви организми способни да користе сунчеву енергију и да је трансформишу у органску материју, која даље служи као храна другим организмима. Поједине биљне врсте одликују се великом разноврсношћу, односно диверзитетом форми који је настао као резултат адаптабилности и начина преживљавања током процеса еволуције што их чини резервоаром хране и материјалом за оплемењивање у будућности.

Очување диверзитета биљних форми има снажан економски значај. Обиље и стабилност генетичких ресурса представља стуб и сигурност пољопривредне и хортикултурне производње једне земље. Поседовање значајних биљних генетичких ресурса и организован систем њиховог чувања значи могућност одговарања на многе изазове који се могу јавити у будућности. Изазови обухватају појаву нових биљних болести или њихових сојева, нове еколошке и климатске услове, нове захтеве веома динамичног и променљивог хортикултурног тржишта и др. Генетички ресурси су тема централних глобалних дискусија у смислу очувања животне средине и одрживог развоја. Данас је то питање од посебно актуелно јер су, током развоја биљне производње и модернизације пољопривреде, многе локалне популације нестале без икакве могућности за њихов повратак или су сведене на мали број варијетета. Разноврсност биљних генетичких ресурса има тенденцију сталног смањења, а да би се очували неопходно је се њима управљати плански и умерено их користити (Mladenović Drinić i Savić-Ivanov, 2017).

Најчешћи узроци ерозије биљних генетичких ресурса своје корене имају у следећим људским активностима:

1. У жељи да се што боље искористе земљиште, минерална хранива и механизација – повећа продуктивност по јединици површине, данас се у интензивној производњи гаји мали број врста, што за последицу има хомогеност сорти, које код низа култура представљају чисту линију. Гајење олиго или монокултура доводи до распростирања малог броја врста и варијетета потребних за живот људи и домаћих животиња, које никада пре у природи нису биле заступљене у тако великом проценту.
2. Насељавање и освајање нових подручја од стране човека доводи до смањења, па чак и елиминације појединих врста биљака (траве, ливадско биље, ароматично, лековито и зачинско биље, шумско дрвеће, самоникле воћне врсте).
3. Индустријализација тј. миграција ка великим градским срединама посредно доводи до ерозије БГР услед исељавања сеоског становништва, занемаривања *on farm* ресурса, те се поједине старе, локалне и аутохтоне сорте и култивари, као и популације могу трајно изгубити под притиском околине.

4. Глобализација – транспорт и маркетинг фаворизује униформисање (мали број гајених замењује некада велики број аутохтоних сорти) и стандардизацију пољопривредних производа (ISO, EUROGAP).
5. Механизација – пред гајене биљке поставља се захтев за униформним порастом, временом зрења, механизацијом чувања и паковања што доводи до потребе креирања универзалног модела архитектуре биљке и плода, уколико је он крајњи продукт.
6. Размена материјала, која је одувек имала значаја у проширењу генофонда украсних биљака, у новије време довела је до уношења све већег броја инвазивних биљака и штетног ефекта по БГР Србије.

Међународна Унија за заштиту природе сачинила је такозвану „црвену листу", како би се смањио ризик од смањења и/или нестајања биодиверзитета. „Црвена листа" кандидује врсте на основу величине популације, популационих трендова, распрострањења дате врсте и слично.

Према подацима Завода за заштиту природе Србије прва Црвена књига под насловом "Црвена књига флоре Србије 1 – ишчезли и крајње угрожени таксони", аутора др Владимира Стевановића објављена 1999. године. Ова монографија о угроженим биљним врстама у Србији, наводи статусе 171 угроженог биљног таксона (врста и подврста), што чини око 5% укупне флоре Србије. У односу на укупан број ишчезлих и крајње угрожених таксона, 4 таксона – крагујевачки слез, врањски слез, безчекињаста удовичица и моравски орашак неповратно су изгубљени из светског генофонда, јер су представљали ендемите. Као крајње угрожено наводи се 121 врста и постоји бојазан да ће нестати са наших простора, уколико им се не посвети одговарајућа заштита, очување или не унапреде њихове популације у природи.

Неке од строго заштићених врста у Црвеној књизи су звончићи (***Campanulaceae***) и то мирисна звончица (*Adenophora liliifolia* (L.) Ledeb. ex DC.), криласти звончић (*Campanula calycialata* V. Ranđelović & Zlatković) и једностраноцветни звончић (*Campanula secundiflora* Vis. & Pančić). На листи се налази и већи број припадника фамилије каранфила (***Caryophyllaceae***), чемпреса (***Cupressaceae***), борова (***Pinaceae***), вресова (***Ericaeae***), бреза (***Betulaceae***), букви (***Fagaceae***), ириса (***Iridaceae,*** слика 11), љиљана (***Liliaceae***), и чак 42 врсте из породице ***Orchidaceae,*** затим неке јагорчевине (***Primulaceae***), божури (***Paeoniaceae***), као и неколико припадника фамилије ***Rosaceae.***



Слика 11: Патуљасти ирис (патуљаста перуника), веома декоративна заштићена врста на територији Србије (*фото: Ђук, М.*)

Две веома значајне парковске жбунасте врсте у Црвеној књизи су божиковина (*Ilex aquifolium* L.) и шимшир (*Buxus sempervirens* L), чија угроженост додатно расте последњих година услед појаве шимшировог пламенца (*Cydalima perspectalis*) што се може видети на слици 12.



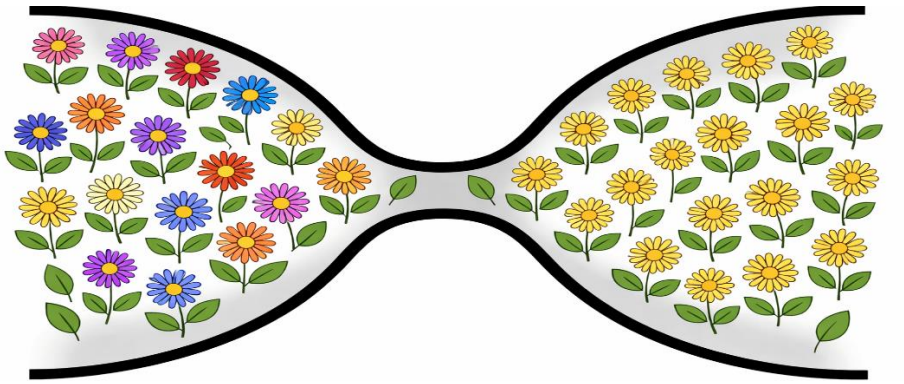
Слика 12: Симптоми оштећења изазваних пламенцем на вишедеценијском шимширу (*фото: Љубојевић, М.*)

Шимширов пламенац потиче из Кине, Јапана, Кореје и Индије. Први пут је примећен у Европи 2006. године, у Немачкој, откада се незаустављиво шири евроспким континентом. Претпоставља се да је интродукован са садним материјалом, а до сада је потврђен у Немачкој, Холандији, Швајцарској, Енглеској, Француској, Чешкој Републици, Италији, Словачкој, Аустрији, Словенији, Мађарској, Турској, Румунији, Белгији и Русији. У Србији је по први пут забележен 2014. године и то у Београду. Шимширов пламенац напада шимшир, божиковину и јапанску курику, а штете које причињавају ларве хранећи се лишћем су естетске и физиолошке –

упредање у паучину, па све до потпуне дефолијације (голобрста). Ова инвазивна штеточина има врло повољне услове (без природних непријатеља, повољну климу, широко и лако доступну биљку домаћина) за ширење и освајање нових области, а генетички ресурси у природним и секундарним популацијама су изузетно угрожени (Kenis et al., 2013).

Према међународној црвеној листи (IUCN Red List of Threatened Species) чак 34% четинара у свету спада под угрожене, а неке од најугроженијих су *Abies beshanzuensis, Abies nebrodensis, Araucaria angustifolia, Araucaria nemorosa, Juniperus bermudiana, Metasequoia glyptostroboides, Picea martinezii, Podocarpus palawanensis, Taxus floridana* и *Thuja sutchuenensis*.

Биљне генетичке ресурсе угрожава и природна одн. спонтана међуврсна хибридизација (о чему ће у каснијим поглављима бити наведено много више детаља). Иако постоје бројне претње по биодиверзитет (урбанизација, изградња брана и мењање водотокова, изградња путева, пруга и канала, загађење воде, ваздуха и земљишта, промене климе), ни једна људска активност није толико угрозила разноврсност биљног света, као **оплемењивање**. Усмерена на побољшање и издвајање само одређених, за људе важних особина, оплемењивање је активност која директно утиче на ерозију биљних генетичких ресурса, услед потискивања дивљих на рачун гајених биљака. На тај начин долази се до ситуације која се назива „уско грло“ (енг. „*bottleneck*“) што у генетичком смислу представља драстично смањење бројности популације услед селекције, климатских промена, болести или људске интервенције, што доводи до губитка генетичке разноврсности (слика 13). У хортикултури, нарочито код украсних биљака, ова појава је честа услед интензивне селекције на ограничен број декоративних особина као што су боја, облик цвета или хабитуса. Резултат тога је популација са смањеним генетичким фондом, што може довести до повећане осетљивости на болести и слабе прилагодљивости на промене у животној средини.

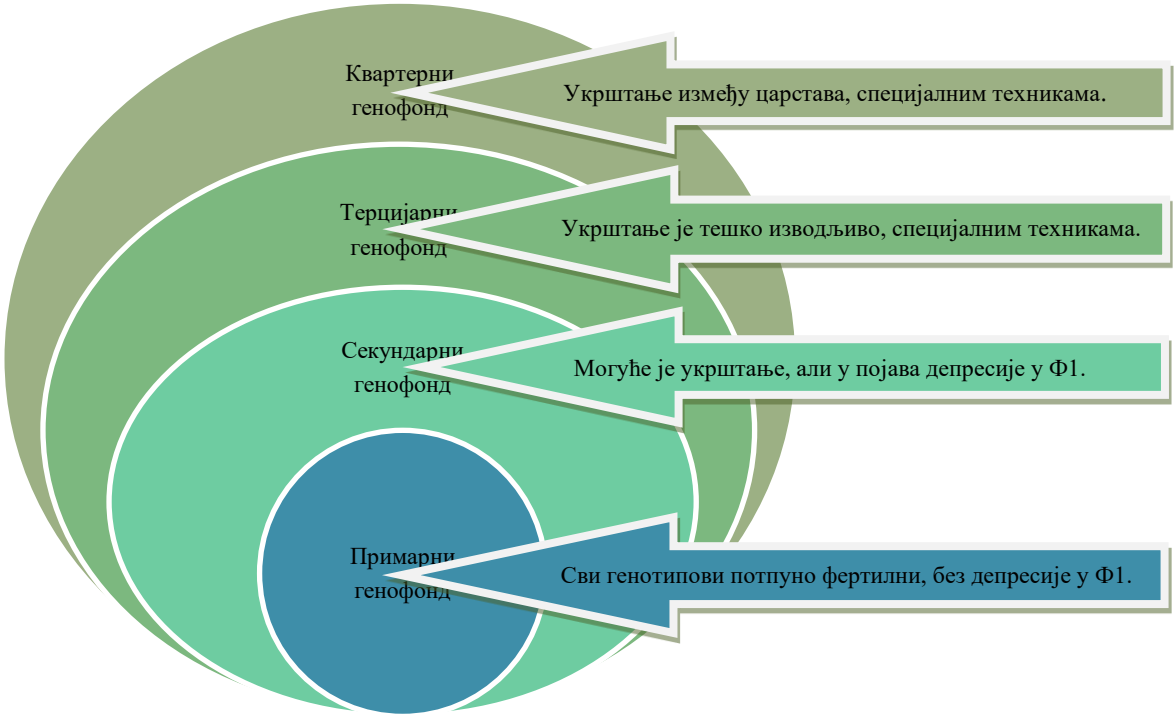


Слика 13: Илустрација појаве уског грла приликом побољшања и издвајања само одређених, човеку пожељних особина код хортикултурног биља (*фото: Љубојевић, М.*)

Зашто чувати генетичке ресурсе

Генетички ресурси су лимитирани и потрошни природни ресурси од непроцењиве вредности и незаменљив извор својстава која детерминишу отпорност на паразите и штеточине, адаптабилност условима локалне средине, прилагођавање глобалним променама климе, продуктивност, квалитет. Ипак, немогуће их је сакупити на једно место – јединствени и врло ретки гени који детерминишу својства од велике економске важности су често расути у аутохтоним сортама и природним популацијама, а резултат су селекционог рада човека и природног одабирања.

С обзиром да укупни генетички диверзитет чине дивљи сродници, коровске пратеће врсте, подврсте, ботанички варијетети, локалне популације, старе и аутохтоне популације, инбред линије, култивари, али и да материјал може бити представљен са генима, алелима, серијама локуса, везаним и епистатичним генима, полиплоидним и анеуплоидним сетовима, неопходно је сагледати њихов значај за укрштање. Зато Харлан (1975) дели целокупни генетички фонд гајених биљака на основу лакоће размене гена (опрашивањем и оплођењем) од донора до гајене биљке на примарни, секундарни и терцијарни генофонд, чему је касније развојем биотехнологије придодат и квартерни генофонд (графикон 3).

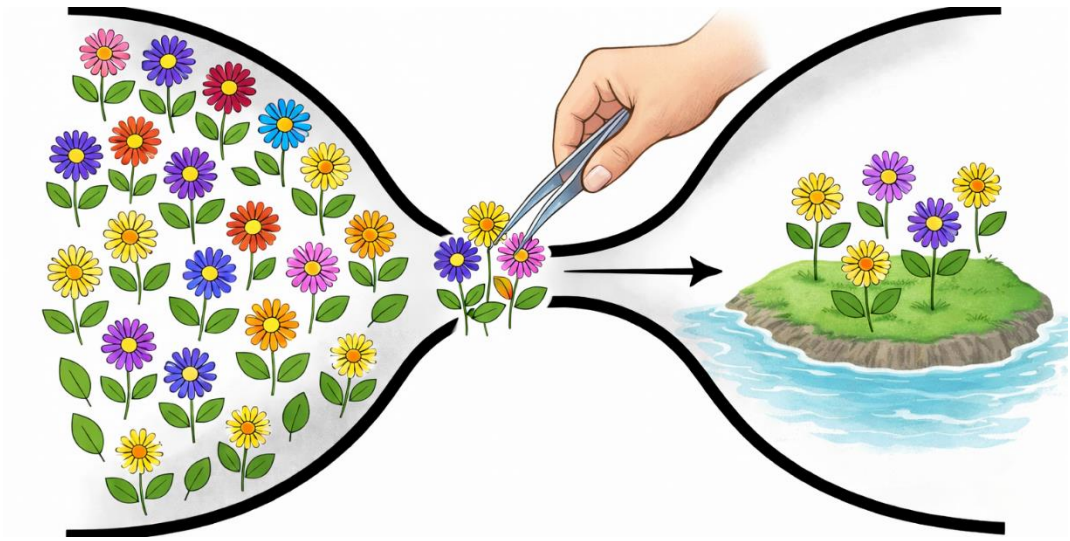


Графикон 3: Подела генофонда према Харлану

У таквом обиљу материјала поставља се ново питање, а то је шта чувати? Постоји неколико концепата којима се решава ова недоумица – концепт врсте, концепт гена и генотипова и концепт језгра колекције. Концепт **врсте** је веома значајан имајући у виду да је врста основна таксономска категорија којом се манипулише у оплемењивању. Уколико се засигурно зна да је одређена врста “tru-to-type”, утврђено морфолошким методама или неким прецизнијим као што су молекуларне методе, могуће је водити се овим начином одабира шта чувати од генофонда. Примена концепта врсте захтева свеобухватан приступ и раније наведене

методе **одабира приоритета**, нарочито када се има у виду да специјски диверзитет обухвата укупан број органских врста на Земљи, а да на свету расте око 700 000 цветница. Конзервација **генотипова** је пожељна код очувања сета особина, које се налазе у популацији, чије ће укрштање дати нове особине. У том смислу неопходно је познавати екосистемски диверзитет, који означава укупну разноврсност станишта и биоценоза као и еколошких процеса којима се остварује функционалност екосистема. Конзервација **гена** се примењује када је циљ очување одређење конкретне особине. Предност очувања генотипова над очувањем гена је у томе што се чува читав сет особина које у будућности и непредвидивим изменама трендова могу имати значаја. Иако се концептом очувања гена може изгубити одређени део информација, предност над чувањем генотипова лежи у томе што овај концепт не захтева велики простор и није подложан утицајима спољашње средине. Концепт **језгра** колекције је предложен 1980, а базира се на одабиру 10% репрезентативног узорка из старије колекције и премештање тог узорка у нову колекцију. Најчешћи критеријуми одабира репрезентативног узорка су отпорност на болести и штеточине, отпорност на температурни стрес, боља адаптабилност, физиолошки одговори – фотопериод, специфичне економски значајне особине, специфичне морфолошке особине и/или географска и етнолошка дистрибуција. Уколико генотипови нису могли бити одабрани на основу неке од предложених метода, прибегава се статистичким методама случајног одабирања, као што је случајни блок систем.

Приликом овог одабира неминовно долази до губитка одређеног дела генетичких информација. Тако се принцип оснивача популације (енг. „*founder effect*“) односи на ситуацију када нова популација настаје од малог броја јединки који представљају само део генетичке варијабилности изворне популације (слика 14).



Слика 14: Илустрација ефекта оснивача популације код хортикултурног биља (*фото: Љубојевић, М.*)

У орнаменталној хортикултури овај принцип је чест, нарочито када се нови култивари или сорте развијају из једне или неколико биљака са пожељним фенотипским карактеристикама. Иако такав приступ може дати јединствене декоративне форме, он истовремено смањује генетичку основу популације и може довести до појаве унутрашњег укрштања (енг. „*inbreeding*“) и појачане генетичке

хомогености. За очување дугорочне стабилности и виталности култивара, неопходно је увести стратегије које проширују генетичку основу, као што су унакрсно опрашивање, укључивање дивљих сродника или коришћење више оснивачких биљака из различитих географских подручја.

Наведене генетичке појаве – уско грло и ефекат оснивача популације – имају конкретну примену у разумевању структуре популација украсних врста, као што је медитерански чемпрес у Грчкој (*Cupressus sempervirens*). Ова врста има дисјунктно распрострањење у Грчкој, с природним популацијама углавном на Криту и егејским острвима, док су бројне друге популације резултат интродукције, често у облику култивисаног варијетета *Cupressus sempervirens* „Pyramidalis“. Истраживања генетичке варијабилности показала су да природне популације садрже значајно већу унутарпопулацијску варијабилност у поређењу са интродукованим и украсним популацијама. Ове разлике се могу објаснити ефектом оснивача – интродуковане популације су настале од малог броја јединки, што је довело до смањења генетичке разноврсности. С друге стране, природне популације чемпреса, као остаци некада распрострањених шума, успеле су да избегну генетичко уско грло и сачувају висок ниво хетерозиготности и алелне разноврсности (Papageorgiou et al., 1994). Овај пример јасно илуструје колико је порекло и начин оснивања популације важан за очување генетичке стабилности код украсних врста. Селекција и размножавање биљака из веома ограниченог броја примерака, што је често у пракси орнаменталне хортикултуре, може неповратно сузити генетичку базу. Због тога је при креирању и одржавању култивара важно применити стратегије које подржавају генетичку разноврсност, како би се обезбедила виталност, адаптабилност и дуговечност популација у различитим еколошким условима.

Наведени пример показује како интродукција врста, посебно у декоративне сврхе, може довести до смањења генетичке разноврсности због ефекта оснивача и појаве генетичког уског грла. Међутим, интродукција често мотивисана естетским или производним разлозима, носи и потенцијалне ризике по постојеће генетичке ресурсе других врста. Један од највећих изазова у том контексту јесте појава инвазивних врста, које не само што се успешно прилагођавају новим стаништима, већ могу озбиљно угрозити аутохтоне врсте и њихов генетички интегритет. У наставку ће се размотрити на који начин инвазивне врсте представљају претњу биљним генетичким ресурсима, са посебним освртом на орнаменталне врсте које су, неретко, извор инвазивних популација у новим срединама.

Инвазивне врсте као претња биљним генетичким ресурсима

Хортикултурно тржиште захтева стално иновирање, проширење понуде украсног дрвећа, жбуња и цветних врста, како би остало конкуретно и савремено. Када се говори о обогаћењу генетичког диверзитета хортикултурног биља интродукцијом страних врста (егзота), појављује се огроман парадокс. Стране (алохтоне) врсте се најчешће уносе због изузетне (изванредне) декоративности и виталности, брзог и правилног пораста, прилагођености на различите, често неповољне услове воде, ваздуха и земљишта, ниске цене коштања, биомелиоративног и медоносног карактера. Међутим, све ове карактеристике заједно заправо представљају предност коју алохтоне врсте могу имати над нативним (аутохтоним) врстама приликом борбе за станиште.

У претходним деценијама, непажљиво, неодговорно и немарно човеково понашање вођено краткорочном добити, довело је до увођења и ширења страних инвазивних биљних врста које узрокују велике дугорочне губитке. По дефиницији, стране – алохтоне инвазивне врсте представљају организме који нису пореклом из одређеног екосистема, а који у датом могу изазвати економске, еколошке или здравствене проблеме. Уредба ЕУ бр. 1143/2014 дефинише алохтоне инвазивне врсте као једну од главних претњи биодиверзитету и повезаним екосистемским услугама. Према Конвенцији о биолошкој разноликости (2009), те врсте имају велики утицај на биолошку разноликост, укључујући потискивање или елиминацију аутохтоних врста, нарушавајући тако локалне екосистеме и његове функције. Ово је динамичан процес који и даље прераста у значајан социо-економски, здравствени и еколошки трошак широм света, а убрзаће се током 21. века, услед климатских промена, загађења, миграција, уништавања станишта и других антропогених утицаја. Хортикултурно тржиште је веома разнолико и отворено, што за резултат има намерно и ненамерно преношење семена и другог пропагационог материјала широм света, при чему се велики број егзотичних врста уноси у нове ареале, где након периода успешне адаптације успостављају самоодрживе популације. Либералност хортикултурног тржишта тако директно представља главни извор ширења алохтоних инвазивних врста (Dehnen-Schmutz, 2011). Други важан извор алохтоних инвазивних врста јесу ботаничке баште и зоолошки вртови који представљају црне тачке одакле инвазија почиње и знатно се шири.

Важно је напоменути да само око 1% унетих егзота постаје инвазивно и то претежно деловањем човека. Наиме, **интродукција** егзотичних врста сама по себи не значи да ће врста проћи успешно период **адаптације** и **натурализације**. Натурализација подразумева прилагођавање и ширење страних врста у новом окружењу, често веома далеко од постојбине, приликом чега долази до стварања самоодрживих заједница дате врсте, које могу имати штетан ефекат по аутохтоне врсте, њихове популације, биодиверзитет и целокупну животну средину (Davis et al., 2000). Уколико човек унесе алохтоне врсте у ново окружење и даље их не умножава и не шири у значајном обиму, њихово природно потомство за пар генерација нестаје. Међутим, уколико се активно ради на пропагацији оваквог материјала, врло брзо долази до преласка са антропогених на природна станишта и тако отпочиње процес натурализације и инвазије. Према ауторима Williamson and Fitter (1996) десет пута мањи проценат од унетог је у питању. Наведени аутори су поставили „претпоставке десетки“, по ком једна од десет интродукованих врста има потенцијал да се појави у природним екосистемима (да „побегне“ у природне екосистеме), једна од десет „побеглих“ биљака има шансу да постане натурализована, а на крају једна од десет натурализованих биљака постаје инвазивна.

Инвазивне врсте (као што се може приметити на слици 15) поседују низ **еколошких** (толерантност на различите типове земљишта, толерантност на одсуство влаге у супстрату, на заслањеност или закисељеност) и **биолошких** адаптација (хиперпродукција полена, плодова и семена, вишегодишња виабилност семена, велика стопа преживљавања сејанаца, брз раст и развој сејанаца, способност вегетативног умножавања и алелопатија), које им дају предност.



Слика 15: Последице преваленције инвазивних врста над неинвазивним, на зеленим површинама упркос редовном одржавању (*Фото*: *Пушић Деваи, М.*)

Приликом натурализације и инвазије новог простора значајну улогу може имати **епигенетика**. Епигенетика укључује фенотипску варијацију услед варијације у експресији гена која није повезана са варијацијом у секвенцама гена, већ са другим молекуларним механизмима као што су метилација ДНК и РНК и хистонска модификација (Willyard, 2017). Епигенетичка варијација је дакле повезана са фенотипском пластичношћу и може се преносити током више генерација (о чему ће

много детаљније бити речи у каснијем одговарајућем поглављу). Претпоставља се да управо фенотипска прилагодљивост страних инвазивних врста приликом суочавања са новим окружењем може бити кључна за њихов успешан опстанак и ширење (Rollins et al. 2013). Пластичност фенотипа може повећати просечну прилагодљивост врсте, омогућавајући изражавање супериорнијих фенотипова који олакшавају инвазију на широк спектар нових окружења.

Приликом уношења нових врста – егзота у одређени екосистем, додатни проблем произилази из чињенице да са биљним материјалом тече и уношење нових биљних патогена и штетних врста инсеката. На пример, увоз орнаменталних врста може довести до увођења инвазивних патогена као што је *Phytophthora ramorum*. *Phytophthora ramorum* је патоген који изазива рак дрвенастих врста (енг. „*sudden oak death*“), која погађа широк спектар биљних врста, али највећи утицај има на неке врсте рода *Quercus*. Симптоми укључују појаву црних мрља на кори, неуједначено сушење лишћа и сушење стабала. Патоген се такође може преносити на друге биљке, као што су ловор, рододендрони и камелије, али код њих обично изазива мање штете. Ова болест може значајно утицати на шумске екосистеме, узрокујући велики губитак биљног покривача, као и економске проблеме у трговини биљкама и дрвном материјалу. Брзо ширење патогена захтева стални мониторинг и примену мера заштите како би се спречило даље ширење и минимизирао утицај на локалне биљне заједнице. Овај ризик подсећа на важност строго контролисаног увоза егзотичних врста, како би се избегле непредвидљиве и понекад катастрофалне последице по локалне екосистеме и биодиверзитет.

Стенице (*Halyomorpha halys*), познате и као азијске смрдибубе, су такође пример инвазивних штеточина које су стигле у Европу и Северну Америку путем увоза егзотичних биљака. Ови инсекти су пореклом из Азије, а ширили су се преко транспортних рута, укључујући и биљни материјал. Смрдибубе представљају озбиљну претњу за орнаменталне биљке и воћке, јер се хране соковима биљака, чиме их оштећују и изазивају стрес. Њихово присуство може довести до погоршања декоративних карактеристика биљака (нпр. промена у боји листова и цвета), а такође могу бити и носиоци патогена који штете биљкама. Поред тога, смрдибубе су познате и по томе што остављају непријатан мирис као одбрамбени механизам, што може бити додатни проблем у урбаним и декоративним просторима.

Управљање инвазивним врстама

Постоје четири корака приликом управљања инвазивним врстама: спречавање појаве (превенција), искорењавање (ерадикација), спречавање ширења и дугорочна стратегија редукције. **Спречавање појаве** инвазивне врсте је једини сигуран начин да се штете избегну. Ова фаза подразумева изузетну самоконтролу тржишта, међународну сарадњу и размену информација, добро познавање понашања и инвазивног потенцијала посматране врсте у свом природном окружењу, али је кључна и не захтева велика улагања. Важна мера превенције је правовремена информисаност односно едукација друштва о претњама и штетама које наносе алохтоне инвазивне врсте. Ова мера постаје изразито важна у ери интернет трговине, путем које семе различитих врста лако и без контроле доспева у нове климатске аналоге и на нова станишта. Раније је главну претњу представљао туризам и преношење семена и других репродуктивних делова са огромних удаљености путем авио летова и бродова. Уколико се ипак деси појава инвазивних врста, рана детекција и комплетно **искорењавање** је могуће убрзо након саме интродукције. Овај корак захтева нешто већа улагања, али представља моменат када је спречавање још увек могуће. Након што

је инвазивна врста откривена и ако није било могуће спречити њен улазак у ново окружење, следећи корак је **спречавање ширења**. Ова фаза подразумева примену мера које ће спречити да се инвазивна врста прошири из почетног локалитета у друга подручја. Стратегије за спречавање ширења укључују физичке баријере, као што су ограде или замке, али и промену људског понашања, као што је контрола транспорта зараженог материјала или биљака. У овој фази важно је и ефикасно праћење и мониторинг станишта, као и правовремена интервенција у случају уочавања нових жаришта. Међународна сарадња и размена података о присуству и кретању инвазивних врста такође играју кључну улогу у спречавању њиховог даљег ширења. Када се инвазивна врста већ распространила и када је немогуће потпуно елиминисати, преостаје примена дугорочне стратегије **редукције**. Ова стратегија подразумева контролу бројности инвазивне врсте како би се минимизовао њен утицај на локалне екосистеме. То може укључивати механичке или хемијске методе контроле, али и примену биолошких метода контроле, као што су увођење природних непријатеља. Стратегија редукције такође може обухватити активну обуку и информисање локалних заједница, као и истраживања која ће омогућити усмеравање ресурса на најефикасније методе смањења штета.

Укупно, четири корака у управљању инвазивним врстама — спречавање појаве, искорењавање, спречавање ширења и дугорочна редукција — формирају свеобухватан и динамичан приступ који захтева сарадњу свих заинтересованих страна, као и сталну ревизију и прилагођавање стратегија у складу са новим научним сазнањима и развојем екосистема. Влада и јавне институције, на свим нивоима, играју централну улогу у **креирању** законских и регулаторних оквира који регулишу увоз, продају и распрострањеност инвазивних врста, као и у **финансирању** програма мониторинга и контроле. Са друге стране, трговци и увозници/извозници биљака, одговорни су за поштовање прописа који се односе на биљни материјал и његову безбедност у контексту инвазивних врста. Сарадња са стручњацима и истраживачима који се баве екологијом, биологијом и заштитом животне средине, истражују инвазивне врсте, њихов утицај на екосистеме и развијају нове методе за њихову контролу и превенцију стоји као веза између владе и закона, са једне стране и трговаца и увозника, са друге стране. Надаље, организације за заштиту животне средине играју значајну улогу у подизању свести и образовању јавности о претњама које инвазивне врсте представљају, као и у лобирању за ефикасније еколошке политике. Као карике партиципативног одлучивања, локалне заједнице, као и љубитељи природе и пољопривредници, такође су важан део процеса управљања, јер могу директно утицати на превенцију и рану детекцију инвазивних врста на терену. Коначно, учесници туризма и транспортни сектор имају важну улогу у спречавању ширења инвазивних врста путем путовања, као и у контроли преноса семена и биљног материјала. Све ове стране, уз активно међународно повезивање и размену података, чине основну структуру која је неопходна за ефикасно управљање инвазивним врстама и заштиту локалних екосистема.

Све инвазивне врсте се могу поделити у категорије: јако инвазивне, инвазивне, спорадично инвазивне и потенцијално инвазивне (детаљно наведени у табели 1), а мониторинг и контрола све четири категорије је обавезна. **Јако инвазивне** биљне врсте припадају изразито прилагодљивим представницима одређене флоре. У ову категорију спадају веома агресивне врсте, чији представници без потешкоћа освајају природна и полуприродна станишта без човековог утицаја, спонтано се умножавају генеративним и вегетативним путем, и формирају стабилне популације. Јако инвазивне орнаменталне дрвенасте врсте код нас су пајавац (*Acer negundo*), багрем

(*Robinia pseudacacia*), сибирски брест (*Ulmus pumila*) багремац (*Amorpha fruticosa*), кисело дрво (*Ailanthus altissima*) и цветна врста *Solidago canadensis*.

Табела 1: Јако инвазивне, инвазивне, спорадично инвазивне и потенцијално инвазивне хортикултурне врсте у Србији

Категорија инвазивности	**Врста (научни назив)**	**Народни назив**	**Порекло**	**Напомене**
Изразито инвазивне	*Ailanthus altissima*	кисело дрво	Кина	Изузетно агресивно дрво, шири се кореновим изданцима и семеном
	Robinia pseudoacacia	багрем	Северна Америка	Захвата велике површине, посебно у шумама и на напуштеним теренима
	Amorpha fruticosa	багремац	Северна Америка	Угрожава приобалне екосистеме
	Acer negundo	пајавац	Северна Америка	Шири се по приобаљу и напуштеним местима
	Fallopia japonica	фалопиа	Источна Азија	Инвазиван коров, агресиван на воденим површинама
	Solidago canadensis	канадска златница	Северна Америка	Цветна врста, агресивна у ливадама и шумским рубовима
	Ulmus pumila	сибирски брест	Источна Азија (Сибир, Монголија, северна Кина)	Брз раст, висока отпорност на стресне услове, лако размножавање семеном, потискује аутохтоне врсте
Инвазивне	*Buddleja davidii*	будлеја	Кина	Орнаментални жбун, посебно инвазиван у разним стаништима
	Bidens frondosa	биденс	Северна Америка	Производи велики број семена са кукицама које се лако закаче за крзно и одећу; брзо се шири дуж водотока и на влажним местима

Категорија инвазивности	Врста (научни назив)	Народни назив	Порекло	Напомене
	Prunus serotina	касна трешња	Северна Америка	Има тенденцију ширења у шумама
	Helianthus tuberosus	дивљи сунцокрет	Северна Америка	Шири се подземним изданцима
	Rosa rugosa	дивља ружа	Источна Азија	Инвазивна на пешчаним и приобалним теренима
	Lonicera japonica	орлови нокти	Источна Азија	Жбун или пузавица, изузетно инвазивна
	Cotoneaster horizontalis	полегла дуњарица	Азија	натурализује се, шири у сувим, каменитим стаништима
	Impatiens glandulifera	хималајски импатијенс	Хималаји	агресивна врста приобаља, инвазивна у шумским екосистемима
Спорадично инвазивне	*Catalpa bignonioides*	каталпа	Северна Америка	Орнаментално дрво, локализовано ширење
	Syringa vulgaris	јоргован	Балкан / Европа	потенцијално инвазивна у шумским и степским екосистемима
	Laburnum anagyroides	златна киша	Средња Европа	натурализује се у неким шумама и напуштеним површинама у близини насеља
	Colutea arborescens	пуцалина	Јужна Европа	ограничено шири у сувим подручјима
	Koelreuteria paniculata	кинеско лампион дрво	Источна Азија	Локализован у парковима, потенцијал ширења
	Mahonia aquifolium	махонија	Северна Америка	Жбун, шири се у сеновитим стаништима
	Hydrangea arborescens	хортензија	Северна Америка	Спорадично натурализована
Потенцијално инвазивне	*Paulownia tomentosa*	пауловнија	Кина	Брзо растуће дрво, све чешће се шири у природи
	Prunus laurocerasus	ловор вишња	Мала Азија и југоисточна Европа	Брзо расте, добро се регенерише након резидбе, лако се размножава и

Категорија инвазивности	Врста (научни назив)	Народни назив	Порекло	Напомене
				семеном и вегетативно; у сеновитим и влажним стаништима потискује аутохтону флору
	Elaeagnus angustifolia	дафина	Централна Азија и југозападна Азија	брзо расте, отпорна на сушу, фиксира азот, шири се семеном и вегетативно, потискује аутохтоне врсте
	Albizia julibrissin	свилено дрво	Азија	Може се натурализовати у урбаним и полуприродним стаништима
	Campsis radicans	текома	Северна Америка	Пузавица која се може проширити ван културе
	Echinacea purpurea	ехинацеа	Северна Америка	Орнаментална, али присутна и у дивљини
	Yucca filamentosa	јука	Северна Америка	Потенцијал ширења на сувим стаништима
	Lonicera tatarica	татарски орлови нокти	источна Европа / Азија	потенцијал да поремети шумске екосистеме

За разлику од претходне групе, категорију **инвазивних** врста чине таксони који показују значајан капацитет за натурализацију и ширење, али су често везани за специфичније еколошке нише или начине распрострањења. Овде се истичу врсте попут будлеје (*Buddleja davidii*) и јапанских орлових ноктију (*Lonicera japonica*), које агресивно заузимају простор као жбунасте форме или пузавице. Посебан изазов представљају врсте које користе специфичне механизме за ширење семена, попут биденса (*Bidens frondosa*), чија се семена кукицама лако каче за животиње и људе, омогућавајући брзу колонизацију дуж водотока. Такође, у овој групи се налазе и врсте које потискују аутохтону флору у шумским екосистемима, као што је касна трешња (*Prunus serotina*), или на специфичним пешчаним теренима, попут дивље руже (*Rosa rugosa*).

Спорадично инвазивне врсте обухватају орнаменталне биљке чије је ширење изван тренутно локализованог карактера. Иако поседују инвазивни потенцијал, њихов утицај на природна станишта је мање агресиван у поређењу са претходним категоријама. Представници попут каталпе (*Catalpa bignonioides*), кинеског лампион

дрвета (*Koelreuteria paniculata*) и махоније (*Mahonia aquifolium*) често се задржавају у близини паркова и насеља где су првобитно посађени. Ипак, ове врсте захтевају константан надзор јер се поједине, попут јоргована (*Syringa vulgaris*) и златне кише (*Laburnum anagyroides*), већ успешно натурализују у одређеним шумским и степским екосистемима, чекајући повољне услове за даљу експанзију.

Последњу категорију чине **потенцијално** инвазивне врсте, које се све чешће срећу у самониклој флори, иако је њихова примарна улога и даље декоративна. Пауловнија (*Paulownia tomentosa*) и ловор вишња (*Prunus laurocerasus*) представљају типичне примере биљака које захваљујући брзом расту и лакој регенерацији могу постати озбиљни компетитори аутохтоним врстама, нарочито у сеновитим и влажним стаништима. Такође, врсте попут дафине (*Elaeagnus angustifolia*), која је изузетно отпорна на сушу и фиксира азот, или пузавице текоме (*Campsis radicans*), показују јасну тенденцију ширења ван оквира контролисаног узгоја. Препознавање ових врста на време кључно је за превентивно деловање и очување локалног биодиверзитета.

Анализом приложене табеле уочава се јасна законитост у биогеографском пореклу инвазивних таксона: доминантна већина најопаснијих алохтоних врста потиче са простора Северне Америке и источне Азије. Ова појава није случајна, већ је директна последица феномена еколошке хомогенизације и преклапања климатских ниша. Региони попут средњег запада САД-а или умерених појасева Кине и Јапана деле готово идентичне температурне режиме, количину и распоред падавина, као и дужину вегетационог периода са нашим поднебљем. Захваљујући тој климатској подударности, врсте попут пајавца (*Acer negundo*), багрема (*Robinia pseudoacacia*) или киселог дрвета (*Ailanthus altissima*) не пролазе кроз дуг период аклиматизације, већ своју огромну виталност и агресивне репродуктивне стратегије, попут експлозивног ширења коренским изданцима и енормне продукције семена, испољавају одмах по доспевању у наше екосистеме.

Посебан изазов представља чињеница да ове врсте у својим завичајним ареалима имају природне непријатеље (инсекте, гљиве или друге патогене) који контролишу њихову бројност, док у нашој флори ти контролни механизми потпуно изостају. На тај начин, изразита отпорност на стресне услове урбане средине и брз раст, који су их и „препоручили“ за примену у хортикултури, постају њихово „наоружање“ којим потискују аутохтону вегетацију, нарочито дуж приобаља и у шумама, где формирају густе, монодоминантне популације које је изузетно тешко и скупо контролисати.

Надаље, посебну пажњу у мониторингу треба посветити различитим репродуктивним стратегијама инвазивних врста. Док се неке шире искључиво огромном продукцијом лаког, ветром ношеног семена (нпр. *Ailanthus altissima* и *Acer negundo*), друге врсте, попут фалопије (*Fallopia japonica*) али и дивљег сунцокрета (*Helianthus tuberosus*), поседују изузетан потенцијал вегетативног ширења путем моћних ризома и кртола. Ова двострука опасност, генеративна и вегетативна, чини њихово сузбијање изузетно комплексим, јер чак и најмањи остатак корена у земљишту може резултирати поновном колонизацијом станишта.

Генетичка манипулација у циљу смањења инвазивности орнаменталних врста

Инвазивне врсте се сматрају великом претњом биодиверзитету, јер имају директан (шумарство, хортикултура, дрвна и прехрамбена индустрија и др.) и индиректан (акумулирање токсичних и штетних материја) утицај на екосистем и доводе до његовог нарушавања, утичући и на квалитет животних услова у подручјима на којима су заступљене. Ширење и прилагођавање ових врста придобило је значајну пажњу у међународној заједници и покренуло је многа еколошка питања. Инвазивност често представља брзо увођење и прилагођавање нових врста, што доводи до настанка популација које су генетски веома динамичне како у простору тако и у времену, те је неопходно изналажење одрживих решења којим би се сачувале све позитивне карактеристике, а елиминисала инвазивност.

Различитим традиционалним методама оплемењивања и генетичким трансформацијама може се постићи смањење фертилности и последично смањење инвазивности код орнаменталног биља. Како су савремене генетичке трансформације скупе и захтевне у смислу опреме и људства, конвенционално оплемењивање представља извор генетичких манипулација, које доводе до стварања генотипова са значајно редукованим капацитетом ширења, али често уједно и знатно побољшаних декоративних карактеристика (естетске вредности). Стварање стерилних култивара представља ефикасну стратегију за смањење инвазивног потенцијала орнаменталних врста. Како се већина инвазивних врста шири путем семена, спречавање плодоношења значајно доприноси контроли њиховог ширења. Уз то, уклањање плодића често продужава цветање и побољшава декоративну вредност биљака. Једна од најприменљивијих метода је манипулација нивоом плоидности, при чему се добијају стерилни триплоиди, **укрштањем** тетраплоидних са диплоидним биљкама. Овај приступ је успешно примењен код врста родова *Hibiscus, Weigela, Cotoneaster*, *Hypericum*, као и врста *Acer platanoides* и *Lantana camara*. У случају међуврсног укрштања врста рода *Hibiscus*, добијени триплоиди су били стерилни, са продужењем периода цветања, али мањим цветовима. Код *Cotoneaster* и *Lantana camara* добијени су стерилни триплоидни хибриди високог декоративног квалитета (Van Laere et al., 2018). Поред визуелних побољшања, стерилни култивари не производе одрживо семе нити полен, што их чини безбеднијим за садњу у урбаним и природним срединама. Сличан приступ се испитује и код инвазивних врста рода *Acacia*, где је први корак у селекцији био добијање тетраплоидних биљака за даље укрштање са диплоидним линијама.

Мутагенеза представља процес изазивања насумичних или усмерених мутација у генетичком материјалу, са циљем стварања нових варијетета или генотипова са пожељним особинама. У контексту орнаменталних биљака које испољавају инвазивно понашање, мутагенеза може да се користи као стратегија за смањење или елиминацију способности ширења путем семена, односно за добијање стерилних или мање плодних култивара. Упркос изазовима, мутагенеза представља вредан инструмент нарочито када се настоји смањити ризик од инвазивности без жртвовања декоративног потенцијала. Неколико је успешних примера широм света. Уз примену хемијских мутагена и полиплоидизације, развијене су линије *Lantana camara* са смањеном продукцијом семена и стерилним поленом. Овакви култивари задржавају декоративне особине, али губе способност неконтролисаног ширења у природи. Код пауловније хемијска мутагенеза је коришћена у циљу добијања стерилних или парцијално стерилних биљака. Истраживања су у току, али се појављују обећавајући клонови са редукованим цветним органима и мањим бројем виабилних семенки. Слично, код трава рода *Miscanthus* коришћена је хемијска

мутагенеза да би се изоловале биљке са стерилним цветовима и нарушеним поленом. Добијени мутанти су показали добру стабилност стерилности током више генерација, што их чини погодним за широку употребу у пејзажној архитектури без еколошког ризика.

Добијање тетраплоидних биљака везано је за индуковану полиплоидију. Најчешће се спроводи третманом меристема антимитотичким агенсима као што су колхицин или оризалин, који блокирају деобу ћелија и доводе до удвостручавања хромозома, о чему ће у наредним поглављима бити више речи. Полиплоидне биљке често показују промене у морфологији, повећане листове, веће цветове или плодове, што је познато као „гигантски ефекат". Посебно је значајна примена овог метода на инвазивне или потенцијално инвазивне врсте, јер се кроз производњу триплоидних и тиме стерилних јединки може контролисати њихово ширење.

Трансгене методе, као што су генетичко инжењерство и уређивање гена, све се чешће разматрају као алати за контролу инвазивног потенцијала украсних биљака. Основна идеја ових приступа је увођење стерилности кроз промене у генетичкој основи репродуктивних органа, чиме се спречава продукција семена и даље ширење врсте. Генетичко инжењерство омогућава уношење гена који кодирају цитотоксичне протеине под контролом специфичних промотора, што доводи до стерилизације (деактивације) репродуктивних ткива. Са друге стране, прецизне технике уређивања гена, попут CRISPR/Cas система, омогућавају мутације у генима одговорним за плодност, без потребе за уношењем страних гена. Међутим, упркос потенцијалу ових метода, њихова примена у пракси је ограничена. Као главне препреке издвајају се технички изазови (нпр. недовољно развијени протоколи за трансформацију и регенерацију код многих украсних врста), затим строги регулаторни захтеви и високи трошкови комерцијализације, као и отпор јавности према генетички модификованим организмима. Ипак, са даљим развојем биотехнологије и унапређењем регулаторних политика, трансгене методе могу представљати значајну компоненту одрживих стратегија за ограничавање инвазивности у хортикултури.

Дистрибуција биљних генетичких ресурса

Распоред и састав биљног света различит је на различитим деловима Земље, али је запажена извесна правилност у климатском зонирању типова вегетације и законитост у појави одређених фамилија и родова у флорама различитих области. Биљна географија као део биогеографије заснива се на три основна постулата, еколошком, историјском и флористичком (Mc Laughlin, 1994). **Еколошка** биљна географија се бави тренутним обрасцима вегетације и ареалима распростирања, дефинисаним биотичким и абиотичким факторима. **Историјска** биљна географија изучава еволутивне и развојне факторе флоре. **Флористичка** биљна географија или фитогеографија се бави глобалним тренутним обрасцима флористичког састава. Док је историјска биљна географија усредсређена на конкретне таксоне, фитогеографија је оријентисана на композицију, диверзитет и просторни распоред читаве флоре. Tahtajan (1986) је изједначио флористичку географију са фитохориономијом коју он дефинише на основу флористичких области. Два најважнија концепта флористичке биљне географије су флористичке области и флористички елементи.

Флористичке области су дефинисане као природне области које карактерише специфична флора, одликују их ендемске врсте или родови и карактеристичан спектар фамилија.
Флористички елементи или хоротипови дефинисани су групом врста са мање или више сличним распростирањем.

Постојање или подела на флористичке области је само хипотетичког карактера и помаже људима да лакше сагледају флору која им је од интереса. Дакле флористичке области и подобласти не одговарају тачно уцртаним границама у природним пејзажима али представљају веома важне изворе генетичке дивергентности и полазног материјала у оплемењивачком раду, од значаја за хортикултуру, воћарство и виноградарство. Биљни свет се одувек развијао у складу са природним условима, те се само посматрајући биљни свет могу издвојити посебне флористичке области, подобласти, провинције или још мање целине (макро, мезо и микрорегије). Свака фитогеографска јединица формирана је на основу сличности у саставу и преклапању ареала таксона који је чине.

У формирању биљне вегетације битан је еколошки принцип, а у формирању флористичких јединица више се посматра генетички принцип, генетичка дивергентност. Ови принципи нису у потпуности раздвојени и независни. На основу флористичког контраста утврђене су границе распростирања појединих области. Постоји више различитих подела света на флористичка царства односно области (Diels, 1918; Engler, 1924; Szafer, 1959; Meusel et al, 1965; Takhtajan, 1986), али све подржавају постојање 6 флористичких царстава, односно области, чије се границе углавном поклапају:

1. Холарктичка област са 42%
2. Палеотропска област са 35%
3. Неотропска област са 14%
4. Аустралијска област са 8%
5. Антарктичка област са 1%
6. Капска област са свега 0.04%

Холарктичка област је најраспрострањенија, одн. заузима највећи део копна. Обухвата целу северну умерену и хладну зону. Флора ове огромне области укључује

мочварни чемпрес (*Taxodium*), *Sequoia, Liriodendron, Magnolia, Catalpa,* више врста ораха (*Juglans*), храстова (*Quercus*) који су реликти живели и у терцијеру. Карактеристичне фамилије су *Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae, Ranunculaceae, Chenopodiaceae, Brassicaeceae, Rosaceae, Apiaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae, Asteraceae, Poaceae*... Огроман број зељастих (*Asteraceae, Primulaceae*), жбунастих (*Rosaceae*) и дрвенастих врста (*Rosaceae, Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae*) из ових фамилија чини флорне елементе Србије. У оквиру фамилије *Rosaceae* налазе се не само представници декоративне дендрофлоре, него и велики број самониклих воћних врста из родова *Prunus, Sorbus, Malus, Pyrus, Ribes, Rubus, Rosa* итд. Најзначајније дендролошке европске врсте из фамилије *Fagaceae* су букве (*Fagus sylvatica* L. и *Fagus orientalis* Lipsky), кестен (*Castanea sativa* L.) и храстови (*Quercus cerris* L., *Quercus frainetto* Ten., syn. *Q. conferta* Kit., *Quercus ilex* L., *Quercus pubescens* Willd., *Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl. и *Quercus suber* L.), из фамилије *Salicaceae* су врбе (*Salix alba* L. и *Salix caprea*), а уз представнике фамилије *Betulaceae* (*Alnus cordata* (Loisel) Desf., (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Betula pendula* Roth.), чине битне флорне елементе. У Србији је *Alnus cordata*/Loisel./Desf. (италијанска јова, корзиканска јова, срцолика јова) описана као нова, алохтона (страна) врста, која до сада није навођена у дендрофлори Србије. Стабла италијанске јове у огледном засаду на подручју Ердевика, у старости 11 година, показала су интензиван раст, добру виталност, добру отпорност на ниске температуре, а на основу проучених особина, има потенцијала као декоративна, у урбаним подручјима и као брзорастућа, у шумским плантажама за производњу биомасе (Bobinac et al., 2015).

Као област која покрива изузетно велико пространство, холартик се дели на десет подобласти: Арктичку, Евросибирску, Кинеско-јапанску, Понтско-средњеазијску, Медитеранску, Северноафричко-индијско-пустињску, Макаронезијску прелазну, Северноамеричко-атланску, Северноамеричке прерије и Северноамерички пацифик. Арктичка заузима крајњи север, а карактерише је одсуство високог дрвећа и флористички је веома сиромашна. Захваљујући веома специфичним условима спољашње средине само две цветнице настањују ову област – *Colobanthus quitensis* (*Caryophyllaceae*) and *Deschampsia antarctica* (syn. *Aira Antarctica, Poaceae*). Евросибирска је по површини највећа, флористички богата, са бројношћу од 800-1200 врста, а детаљније ће бити описана на нивоу Србије.

Кинеско-јапанска се надовезује на евросибирску и наставља се до Индије на југу. Богатство ове флоре је знатно на шта указује и сама чињеница да у Кини постоји преко 30000 биљних врста, од чега преко 6000 има значаја као орнаментално биље. Ботаничар Ernest Henry Wilson заслужан за интродукцију око 2000 врста из Азије у Европу и Северну Америку, назвао је Кину „Мајком вртова“ (енг. “*the Mother of Gardens*”). Заиста бројне врло декоративне врсте из различитих фамилија и родова долазе управо из кинеске области – *Camellia, Rhododendron, Rosa, Lilium, Chrysanthemum, Cymbidium, Paeonia, Berberis, Cotoneaster, Hydrangea, Euonymus, Syringa, Viburnum, Buddleja, Spiraea.* Неке егзотичне врсте пореклом из ове области, а које се и код нас гаје су орхидеје, кисело дрво, бели дуд, рујеви и пауловнија. Флора ове области има углавном реликтан карактер, а извор је познатог „живог фосила” *Ginkgo biloba*, који је једини живи представник некада богатог реда Ginkgoales. Ова, флористички богата и разноврсна област је значајан извор бројних воћних врста из неколико водећих родова попут *Malus, Pyrus* и *Prunus.*

Понтско-средњеазијска подобласт се пружа у виду клина, између четинарских шума на северу, листопадних на истоку и тропске вегетације на југу. Основна одлика је одсуство шума и развитак травних и жбунастих врста.

За хортикултурну производњу нама веома значајна је медитеранска подобласт која обухвата копнени појас око Средоземног мора и сва острва у Медитерану. Карактерише је тропска флора са бројним зимзеленим врстама, које се могу гајити у ентеријерима или комбиновано напољу током летњих месеци и у ентеријеру током зиме. У њој се такође налази и једна аутохтона европска палма *Chamaerops humilis*, са ареалом од Португалије до Малте и од Марока до Либије. Она је реликтна врста, са врло пластичним одговором на еколошке чиниоце, будући да подноси камените, суве терене, салинитет ваздуха и земљишта, али и способност да се успешно регенерише након пожара. Из ове области долази велики број украсних, интродукованих врста, које су и код нас присутне (*Pterocarya*, *Zelkova* и *Celtis caucasica*).

Северноафричка-индијско-пустињска је подобласт пустиња и полупустиња. Флористички је веома сиромашна, али је постојбина урме – *Phenix*. Макаронезијска прелазна обухвата острва Атланског океана на северозападу Африке. Северноамеричка атланска заузима готово целу источну половину Северне Америке, а шуме ове подобласти су сличне онима из евросибирске, само далеко богатије. Северноамеричке прерије односно степе, распростиру се у унутрашњим деловима северноамеричког копна и већина врста је типично америчка, као на пример бизонска трава (*Buchloe dactyloides*). Северноамеричка пацифичка подобласт обухвата западно подручје Северне Америке. Климатски је разнолика, а од вегетације преовлађују четинари. Одавде потичу и познате секвоје, које интродуковане код нас никада не достижу импозантне димензије какве имају у својој постојбини.

Флорни елементи Србије

Србија захваљујући својој позицији обилује изузетним богатством флорних елемената. Велики флористички биодиверзитет Србије се може објаснити са неколико битних фактора: присуством пет планинских система (Динарски, Карпатски, Родопски, Балкански и Шарско-пиндски), великом разноврсношћу еколошких услова (климатских, орографских и геолошких) што условљава образовање великог броја различитих станишта и рефугијалних простора. Управо су ово разлози појаве ендемита и реликтних врста на нашим просторима. Више пута споменута реликтна врста или нека друга таксономска јединица представља „остатак" из прошлости некада распрострањене врсте (или рода односно фамилије), која се очувала до данашњих дана, и може настањивати много мањи, ендемични простор или прилично велике ареале иако су настали још у терцијеру и представљају терцијерне реликте, попут већ наведене *Chamaerops humilis*. Уколико одређени таксони живе само на простору Србије, и то на једном до два локалитета, такве представнике називамо стеноендемитима и то су код нас *Picea omorika* (Pančić) Purkyne (панчићева оморика), *Crocus scardicus* Košanin (шар-планински шафран) и *Paeonia officinalis* L. subsp. *banatica* (Rochel) Soó (делиблатски божур). У Србији се могу наћи и балкански ендемити попут *Pinus peuce* Gris. (молика), *Achillea serbica* Nyman (столисник), *Aesculus hyppocastanum* L. (дивљи кестен), *Ramonda nathaliae* Pančić & Petrović, и *Ramonda serbica* Pančić. Захваљујући свом положају на Балканском полуострву, које представља секундарни центар дивергентности, флора виших биљака Србије садржи преко 3000 врста, што чини око 1,7% укупне светске флоре, иако територија Србије чини само 0,035% укупне површине светског копна.

Са аспекта позиције Србије у оквиру Балканског полуострва, две су значајне флористичке провинције, и то Централно-Европска и Илирска (Балканска) провинција. Флористички састав Централно-Европске провинције је осиромашен током глацијације. Њена вегетација је углавном листопадна шумска, са

представницима букве (*Fagus*), граба (*Carpinus*), храстова (*Quercus*), липа (*Tilia*), јасена (*Fraxinus*), и брестова (*Ulmus*). Илирска или балканска флора је богатија од предходне и одликује је високи специјски ендемизам и примери ендемо-реликтних таксона који представљају древне терцијарне типове указујући на везу са источноазијском и хималајском флором, односно некадашњу повезаност копна. Поред већ наведених ендемо-реликтних врста (молика, муника, рамонда) у флори илирске провинције има и пуно реликтних врста терцијарног порекла, значајних у орнаменталној хортикултури: *Ostrya carpinifolia*, *Juglans regia*, представници рода *Quercus*, затим *Diospyros lotus, Buxus sempervirens, Staphylea pinnata, Vitis vinifera, Ilex aquifolium, Comandra elegans, Syringa vulgaris, Forsitia europea* и *Acer obtusatum.*

Полазни материјал у оплемењивању хортикултурног биља

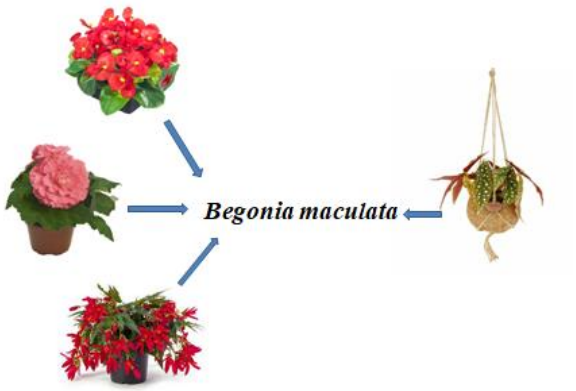
Почетни или матични материјал обухвата сав биљни материјал са којим се започиње рад на стварању бољих варијетета, сорти и подлога. Проучавање, прикупљање и размножавање полазног материјала је прва и основна етапа, први корак оплемењивачког рада (систематика, порекло и распрострањење). Полазни материјал треба да поседује све оне особине због којих се предузима оплемењивање, било да су оне сконцентрисане у једној биљци, било да су распоређене на више њих. У првом случају неопходно је прикупљање и умножавање, док се у другом морају укрштати, одабирати и умножавати нове форме биљака, које истовремено садрже особине оба родитеља. Један од основних захтева који се поставља полазном материјалу јесте његова фенотипска и генотипска разноврсност, јер само у разноликом материјалу се могу наћи особине које одговарају планираном задатку и методи. У зависности од циљева, као полазни материјал се користе аутохтоне, алохтоне и хибридне популације или индивидуе (табела 2).

Одабир полазног материјала у оплемењивању може у многоме одредити успешност реализације задатих циљева. Како до грешака не би долазило већ у првом кораку, неоходно је добро познавати материјал пре његовог увођења у сам оплемењивачки програм. Познавати биљке подразумева знање не само њихових домаћих, народних назива, него и латинских, јер се локални називи разликују од места до места. Велики број врста расте широм света (космополитске врсте), те су им и називи бројнији. Док је систематика биља биолошка дисциплина која проучава разноврсност биљног света (биодиверзитет), као и узроке те разноврсности, део систематике који се бави идентификацијом, именовањем и класификовањем врста јесте таксономија.

Модерна биолошка класификација почиње са шведским научником Карлом Линеом, који је настојао да опише и именује све до тада познате биљке, животиње и минерале. Карл Лине се сматра оцем таксономије, будући да је први уочио важност морфологије вегетативних и репродуктивних органа у описивању и груписању врста, пазећи при томе да то буду биљни органи који су под најмањим утицајем спољашње средине. Лине је увео биноминални систем номенклатуре који се и данас користи приликом именовања врста. Прва реч је име рода, док друга означава специфични епитет, а искључиво заједно чине име врсте. Тако све четири приказане биљке припадају роду *Begonia*, али само је биљка на слици десно пуним „именом и презименом“ *Begonia maculata* (слика 16). Уколико се каже да је за потребе хибридизације неопходна бегонија, даће се потпуно неодређена информација ономе од кога се материјал очекује. Род *Begonia* обухвата преко 1500 врста и међуврсних хибрида, те се само пуним називом може пружити потпуна информација о врсти која је неопходна.

Табела 2: Полазни материјал у оплемењивању хортикултурног биља

Тип полазног материјала	Опис	Примери (орнаменталне врсте)
Аутохтони (домаћи)	Природно присутни у региону, прилагођени локалној клими и тлу. Често поседују естетске особине као што су занимљив цвет, облик или боја листа, отпорност на болести и штеточине.	*Iris reichenbachii* (балкански ирис), *Dianthus superbus* (дивљи каранфил), *Taxus bacata* (тиса), *Paeonia officinalis* (дивља божур)
Алохтони (унети)	Унети из других региона; адаптирани и често омиљени у хортикултури.	*Rosa chinensis*, *Magnolia grandiflora*, *Camellia japonica*, *Wisteria sinensis*
Хибридни материјал	Настали укрштањем различитих врста или сорти; имају декоративне карактеристике као што су већи цветови, нове боје, дужа фаза цветања.	*Petunia* × *hybrida*, *Begonia* × *tuberhybrida*, *Lilium 'Stargazer'*, *Hemerocallis* хибриди
Интродуковани ресурси	Материјал преузет из страних колекција, ботаничких башта или института; често се користи за увођење нових естетских елемената у пејзажну архитектуру.	*Acer palmatum* (јапански јавор), *Pieris japonica*, *Hydrangea macrophylla* из Јапана и Кине
Природне популације	Дивље популације које носе генетичку варијабилност; често служе као извор отпорности или јединствених декоративних особина.	Дивље популације *Primula vulgaris*, *Colchicum autumnale* (јесења сремуша), *Anemone nemorosa*



Слика 16: Биноминални систем номенклатуре на примеру бегонија (*Begonia semperflorens*, *Begonia tuberhybrida* и *Begonia boliviensis* са леве стране и *Begonia maculata* са десне стране) (*фото: Љубојевић, М.*)

До данас је развијен велики број различитих система класификације биљака. Основни захтев сваке биолошке класификације јесте да се разноврсни биљни свет систематски разврста тако да покаже узајамно генетичко сродство између класификованих организама. Као што је већ раније поменуто, у оквиру вештачких система класификације, врсте (Species) у ботаници добијају називе у складу са међународно прихваћеним правилима, односно биноминалном номенклатуром.

Према овом систему, врста се први пут дефинитивно мора описати на латинском језику. Епитет врсте може се понављати унутар других родова ако код тих врста има исто значење и по правилу увек се пише малим словом. Неки од стотина постојећих епитета дати су у табели 3.

Табела 3: Специфични епитети у биноминалном систему номенклатуре

Латински назив врсте	**Значење специфичног епитета**
Helianthus annuus	једногодишњи
Bellis perennis	вишегодишњи
Buxus sempervirens	зимзелен
Passiflora edulis	јестив
Ilex vomitoria	нејестив
Clematis montana	планински
Anagallis arvensis	њивски
Anemone hortensis	баштенски
Betula pendula	падајући
Betula nana	патуљасти
Vinca minor	мала
Vinca major	велика
Chimonanthus praecox	рани
Prunus serotina	касни
Adonis vernalis	пролећни
Eucomis autumnalis	јесењи
Cornus alba	бели
Digitalis lutea	жути
Digitalis purpurea	пурпурни
Sambucus nigra	црни
Lavandula angustifolia	усколисна
Ligustrum ovalifolium	овална
Salvia officinalis	лековита
Thuja occidentalis	западна
Thuja orientalis	источна

Одређени број врста може делити бројне заједничке особине, а понекад је могуће њихово међусобно укрштање. Такве врсте, које су међусобно генетички сродне, сврставају се у заједнички род (*Genus*, множина *Genera*). Упоређивањем биљака запажа се велика сличност у морфолошким особинама између многих родова. Родови који показују међусобну сродност групишу се у вишу таксономску категорију – фамилију (*Familia*). Сличне фамилије се, на основу заједничких морфолошких карактеристика, обједињу се у редове (*Ordo*), а сродни редови се даље сврставају у класе (*Classis*), чиме се гради хијерархијска структура биљне класификације (табела 4). На врху таксономске лествице стоји као категорија раздео (*Divisio*). У процесу класификације биљака у различите разделе, као основни критеријуми користе се разлике у фотосинтетичким пигментима, начину развоја листова, грађи проводних ткива и начину репродукције. Уобичајено је употребљавање и термина царство (*Regnum*) биљака, али ова највиша таксономска категорија је мање у употреби (Tatić i Blečić, 1988). Према Међународном кодексу ботаничке номенклатуре, свака таксономска категорија има своје препознатљиво име како би се јасно разликовала од осталих. Уобичајено је да се за означавање тих категорија користе специфични

наставци који се додају основи речи, најчешће на основу назива рода. Тако, фамилије добијају наставак *-aceae*, редови *-ales*, класе *-opsida*, док се за раздел користи наставак *-phyta*.

Све хортикултурне врсте припадају типу кормофита јер је њихово тело диференцирано на три основна вегетативна органа: корен, стабло и лист, а размножавају се полним путем (семеном). Кормофите се деле на два велика одељка – голосеменице и скривеносеменице. Код скривеносеменица (*Angiospermae*) битна одлика је појава правог цвета по којем су добиле име цветнице, а све су подељене на две класе – дикотиле (*Magnoliatae* или *Dicotyledoneae*) којима припада већина хортикултурних врста и монокотиле (*Liliatae* или *Monocotyledoneae*).

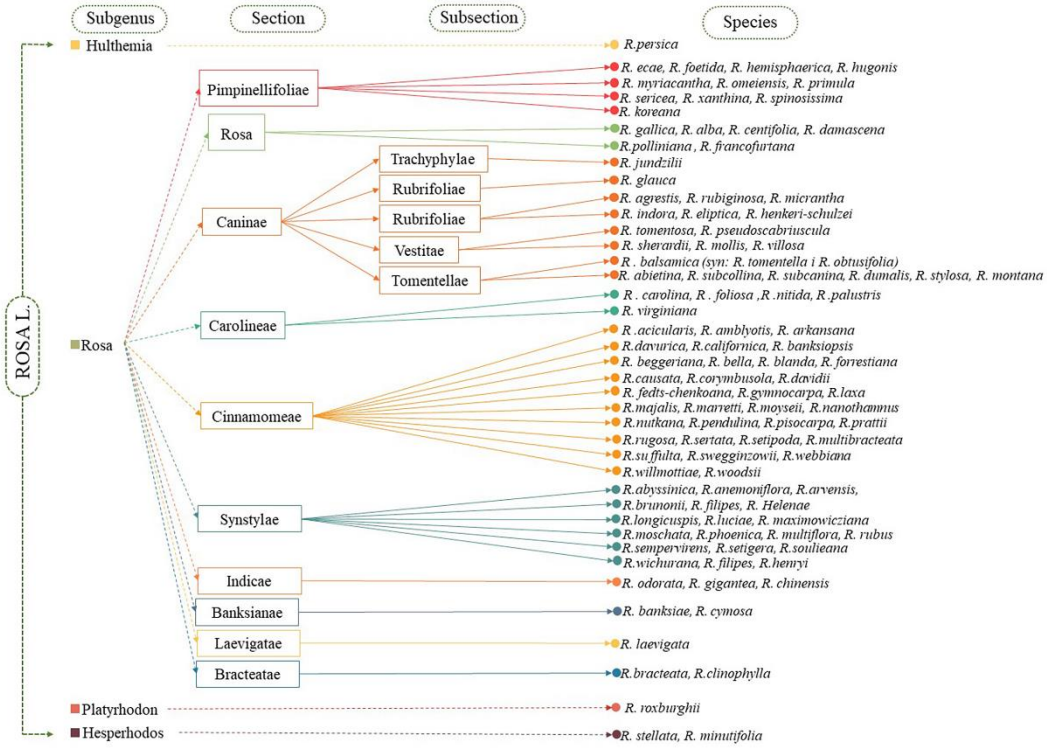
Табела 4: Систематске јединице и пример систематског места црног бора са својих пет подврста

Тип	**Phylum**	***Cormophyta* (кормофите)**
Раздео (одељак)	Divisio	*Spermatophyta* (голосеменице)
Класа	Classis	Pinopsida
Ред	Ordo	Pinales
Породица	Familia	*Pinaceae*
Род	Genus	*Pinus*
Врста	Species	*Pinus nigra*
Подврста	Subspecies	*Pinus nigra* subsp. *nigra* *Pinus nigra* subsp. *dalmatica* *Pinus nigra* subsp. *laricio* *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* *Pinus nigra* subsp. *salzmanni*

Ниже таксономске категорије од фамилије и рода, а са којима се ради у пракси су врста, подврста, варијетет и форма (који настају природно у току еволуције) или сорта, клон и чиста линија које настају искључиво захваљујући деловању човека.

Међутим, код врста са сложеним филогенетичким пореклом, често се срећу и пот-категорије, као што је то на пример код ружа. Наиме, Род *Rosa* подељен је на четири подрода: *Hulthemia, Hesperrhodos, Platyrhodon* и најзначајнији и највећи подрод на европском тлу – *Rosa*. Овај последњи обухвата десет секција: *Rosa*, *Gallicinae*, *Synstylae*, *Caninae*, *Pimpinellifoliae*, *Chinensis*, *Cinnamomeae*, *Laevigatae*, *Bracteatae* и *Banksiae*. Укупно, род *Rosa* броји око 115 врста (слика 17).

Таксономија овог рода је веома сложена. Разлог је, с једне стране, блиско сродство врста унутар рода, а с друге стране интензивно укрштање које се дешава последњих неколико векова. Додатну потешкоћу представља чињеница да савремене дијагностичке методе, као што су ДНК профилисање и употреба молекуларних маркера, често занемарују фенотипске особине и утицај спољашње средине.



Слика 17: Систематика рода *Rosa* према Henker (2000) и Wissemann (2003) (*фото: Пушић Деваи, М.*)

Врста (*Species*) јесте основна систематска категорија. Врсту чини скуп свих јединки с низом заједничких карактеристика, које могу међусобно да се укрштају, стварају плодно потомство, а репродуктивно су изоловане од групе јединки које припадају другој врсти. Посебне категорије представљају ***ecospecies*** и њихова поткатегорија – **екотип**, настао као последица различитих еколошких услова који преовлађују на њиховом станишту или као последица географске дистрибуције. Пример веома значајног екотипа је облачинска вишња која се у Србији гаји на великим површинама и доноси значајан профит. У Србији и окружењу се такође срећу и екотипови белог бора (од пет издвојених група према Rakonjac et al. (2010) најпрепоручљивија су стабла из групе Б1).

Врста није недељива таксономска категорија, већ садржи и ниже таксономске јединице које одражавају у знатном степену њен генетички полиморфизам. Тако је **подврста** скуп локалних популација једне врсте која настањује један географски део ареала врсте, а разликују се таксономски од других популација врсте. Степен подврсте се додељује оној групи популација чијих 75% до 80% индивидуа могу према једном или више карактера, бити одређени као припадници исте врсте, а разликују се од индивидуа свих осталих група популације исте врсте. **Варијетет** (*Varietas*) представља скуп индивидуа исте врсте са израженим специфичним морфолошким или физиолошким особинама без посебног распрострањења унутар ареала врсте (слика 18). Свака таква особина је наследно својство, а као дендролошки примери се могу навести варијетет црног бора *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* var. *yaltirikiana* али и храста лужњака, који се често описују као *Quercus robur* var. praecox (рани) и *Quercus robur* var. tardiflora (касни). **Јединка** (*indioviduus* – недељив) је најнижа систематска јединица и представља појединачан организам. Њен живот отпочиње оплођењем јајне ћелије, а завршава се природном смрћу организма.

У воћарској, и уопште пољопривредној пракси, од значаја јесу сорте и њихови клонови као таксономске категорије с којима се највише ради. **Сорта** (*Cultivar*) је скуп

гајених биљака заједничког порекла која се разликује од сродних биљака у неким наследним особинама (морфолошким, физиолошким, цитолошким, хемијским и другим) значајним за потребе шумарства, хортикултуре или пољопривреде. При размножавању (генеративном или вегетативном) сорте задржавају своје диференцијалне карактеристике. Сорта се може састојати из једног генотипа (клон, хибрид или чиста линија) или представљати сортну популацију. **Клон** представља вегетативно потомство од заједничког претка – индивидуе. Такво потомство може да настане различитим начинима вегетативног размножавања (столони, коренови изданци, положенице, микроразмножавање, калемљење) или неким типовима апомиксиса (диплоидна партеногенеза, апоспорија, диплоидна апогамија и адвентивна ембриониja). Све јединке настале клонски су верне копије заједничког претка и генетички су једнаке. Скоро читава воћарска производња као и тополарство, као део шумарства, почива на коришћењу клонова – сорти и подлога. У току свог постојања клон може да акумулира одређени број мутација, што је предмет клонске селекције, о којој ће детаљно бити речи у каснијим поглављима.



Слика 18: Варијетети бресквe (с лева на десно) – обична бресква (*P.persica* var. *vulgaris* L.), голица или нектарина (*P. persica* var. *nucipersica* Schneid.) и бресква спљоштеног плода (*P. persica* var. *platycarpa* Bailey) (*фото: Огњанов, В.*)

Као што је речено на почетку, главни задатак таксономије јесте идентификација биљака с којима се срећемо, која се врши помоћу кључева (дескриптора). Дескриптори су интернационално прописана упутства, правила, описи за тачну и јединствену карактеризацију сваке врсте. Како они раздвајају две таксономске јединице једну од друге, упутства за раздвајање названа су дихотоми аналитички кључеви. Пример дихотомог кључа за раздвајање различитих врста дуда дат је у табели 5.

Биолошка класификација живог света се заснива на филогенетским, генетичким и морфолошким односима између врста, а креирали су је научници ради његовог лакшег изучавања. С обзиром да су класификације (поделе) направљене од стране човека, а не самих биљака, оне су у одређеној мери субјективне и подложне константним променама. Тако постоје примери хортикултурних врста које су одређеног момента припадале једном роду или фамилији, док се новом класификацијом оне измештају у сасвим друге систематске категорије. Један од најочигледнијих примера ове таксономске динамике, који директно утиче на хортикултурну праксу, јесте ревизија породице јавора (*Aceraceae*). Деценијама се учило о јаворима као засебној породици, да би савремена молекуларна истраживања (пре свега кроз APG систем) потврдила да су они заправо само једна грана унутар шире породице *Sapindaceae*. Слична судбина задесила је и дивљи кестен, који је из породице *Hippocastanaceae* премештен у исту групу. Овакве промене нису само терминолошке, будући да оне мењају поглед на еволуциону сродност врста, што је од

пресудног значаја у оплемењивању приликом процене могућности међуврсне хибридизације или компатибилности при калемљењу.

Табела 5: Дихотоми кључ за одређивање врста рода *Morus*

1а	Листови с лица храпави, а с наличја мање или више длакави. Цветни омотач длакав.	2
1б	Листови с лица глатки, с наличја голи или слабо длакави само дуж нерава. Цветни омотач го, дршка дужине као и дудиња.	*Morus alba*
2а	Листови с наличја длакави дуж главног нерва, основа лиске дубоко срцаста. Дудиња са кратком дршком, црнољубичаста, киселослатка.	*Morus nigra*
2b	Млади листови с наличја длакави, касније слабије. Основа лиске слабо срцаста. Дудиња са дужом дршком, црвена до тамноцрвена.	*Morus rubra*

Велики број научника је креирао свој систем класификације и они се у одређеном проценту могу разликовати међусобно. Најпознатији системи за класификацију биљног света су: Торнов, Хачинсонов, Далгренов, Кронквистов и Тахтаџјанов. Сви они су поделу биљног света на родове, фамилије, редове, класе и разделе засновали на анатомији и морфологији врста. Један од последњих система класификације који је креирала група научника је APG (Angiosperm Phylogeny Group) који је објављен 1998. године, измењен и допуњен 2003 и 2009. године, а његова последња верзија APG IV систем је објављена 2016. године. Важно је напоменути да је управо Тахтаџјанов систем био претеча данашњем APG IV систему, који се заснива на ДНК анализи. Многе групе које је Тахтаџјан интуитивно повезао на основу морфологије, касније су потврђене молекуларним методама. На Универзитету Амстердам у Холандији креиран је информациони систем ,,Systema Nature 2000" који у себи обједињује све напред наведене класификације биљног света. Напретком науке и развојем метода молекуларне биологије и њиховим увођењем у систематику начињене су велике промене у погледу распореда врста у одређене фамилије. Ово се пре свега огледа у повећању и смањењу броја фамилија у одређеном реду, док у вишим систематским категоријама нема значајнијих измена.

На примеру реда *Urticales* ком припадају неке веома значајне дендролошке врсте честе на нашим зеленим просторима (брестови, копривићи, зелкова, дудови, смоква, маклура), приказаће се разлике између система класификације. Цветови представника реда *Urticales* су актиноморфни, једнополни, ретко двополни. Цветни омотач је прост, чашицолик сграђен од 4 до 6 листића. Број прашника је једнак броју листића, веома ретко прелази овај број, или постоји само један прашник. Тучак је сграђен од 2 срасла оплодна листића, од којих је само један фертилан, или услед потпуне редукције гинецеум може бити и монокарпелан (псеудомономеран). Плодник код врста из овог реда је надцветан, једноок са једним семеним заметком. Плод је проста орашица или коштуница.

Urticales су већином дрвенасте, а у малом броју случајева су зељасте, анемофилне или ентомофилне биљке. Листови су неизменично или наспрамно распоређени са стипулама које срастају у орхеју. Унутар реда *Urticales* зависно од аутора налази се различит број фамилија. Штразбургер и Ветштајн разликују четири фамилије: *Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae* и *Urticaceae*. Тахтаџјан поред дате 4

фамилије унутар реда Urticales разликује и фамилију *Cecropiaceae*. Остали аутори поред ових пет фамилија разликују и фамилије *Barbeyaceae* и *Eucommiaceae*. *Urticales* су блиско сродне са *Hammelidales*. Фамилија *Eucomiaceae*, коју поједини аутори убрајају у *Urticales*, показују јасне сродничке односе са *Hammelidaceae* и *Ulmaceae*, према томе оне без сумње воде порекло од заједничког претка. Ред *Urticales* је према свима ауторима подељен на фамилије према морфологији и анатомији стабла и листова, односно према хабитусу врсте. Оно што их све заједно сврстава у овај ред је грађа цвета и грађа гинецеума и андрецеума.

Према Кронквистовом и Тахтаџјановом систему раздео цветница се дели на класе монокотила и дикотила. Оба аутора *Urticales* сврставају у класу дикотила. Разлику праве на нивоу подкласе, при чему их Тахтаџјан сврстава у *Dilleniidae*, а Кронквист у *Hamamelidae*. Поред тога Кронквист разликује и једну више фамилију (*Berbeyaceae*). Далгрен и Торн цветнице сматрају класом коју деле на двеподкласе, дикотиле и монокотиле. Оба аутора сврставају ред *Urticales* у надред *Malvane*, а такође разликују и шест истих фамилија у оквиру овог реда. Штрасбургер у својој књизи ,,Lehrbuch der Botanik" даје систематику реда *Urticales* на сличан начин као Кронквист и Тахтаџјан, са разликом да он именује само четири фамилије у оквиру овог реда.

Ветштајн ред *Urticales* сврстава у раздео *Angiosperme*, класу дикотила, а затим га дели на четири фамилије исто као и Штрасбургер. Хачинсон је ред *Urticales* поделио на шест фамилија. Истовремено сврстава овај ред у раздео *Lignose*, подтип *Dicotyledones* и тип *Angiospermae*.

Ветштајнов систем (Wettstein system)

Ричард Ветштајн (Richard Wettstein) био је аустријски ботаничар. Он је увео филогенетски систем у ботанику у својој књизи ,,Handbuchder systematschen Botanik". По ветштајновом систему раздео *Angiospermae* је подељен у две класе: *Dicotyledones* и *Monocotyledones* које су даље подељене у редове и фамилије. Према Ветштајну ред *Urticales* svrstan je u klasu *Dicotyledone* и подељен је у 4 фамилије.

Divisio: Angiosperme
Classis: Dicotyledones
Ordo: Urticales
Familia: Moraceae
Cannabaceae
Ulmaceae
Urticaceae

Хачинсонов систем (Hutchinson system)

Џон Хачинсон био је енглески таксоном и ботаничар. Он је предложио радикалну ревизију система класификације ангиосперми коју су дали Хукер, Енглер и Прантл, који је током 20 века био прихваћен од великог броја систематичара. У свом делу ,,The families of flowering plants, arranged according to a new system based on their probable phylogeny" које је објављено у два тома, предлаже једноставнији начин поделе биљака на основу њиховог хабитуса, на дрвенасте и зељасте.

Philum: Angiospermae
Subphilum: Dicotyledones
Divisio: Lignose
Ordo: Urticales
Familia: Ulmaceae

Cannabaceae
Moraceae
Urticaceae
Barbeyaceae
Eucommiaceae

Стразбургеров систем (Strasburger system)
Штрасбургер је био немачки цитолог који је у својој књизи ,,Lehrbuch der Botanik" објавио поделу биљног света. Према Штрасбургеру раздео *Magnoliophyta* је подељен у две класе *Magnoliophyta* и *Liliopsida*, које су даље подељене у подкласе, редове и фамилије.

Philum: Magnoliophyta
Classis: Magnoliate
Subclassis: Hammamelididae
Ordo: Urticales
Familia: Moraceae
Cannabaceae
Ulmaceae
Urticaceae

Кронквистов сиситем (Cronquist system)
Артхур Џон Кронквист је био северно амерички ботаничар и један од најутицајнијих ботаничара двадесетог века. Кронквистов систем представља класификацију цветница коју је овај научник објавио у два своја рада: ,,The Evolution and Classification of Flowering Plants" (1968) и ,,An Integrated System of Classification of Flowering Plants" (1981). Овај систем, у свом оригиналном облику, или са малим изменама је и даље у великој употреби. Кронквист је поделио цветнице (*Magnoliophyta*) у две класе дикотиле (*Magnoliopsida*) и монокотиле (*Liliopsida*) које су даље подељене у подкласе, редове и фамилије.

Philum: Magnoliophyta
Classis: Magnoliopsida
Subclassis: Hamamelidae
Ordo: Urticales
Familia: Berbeyaceae
Cannabaceae
Cecropiaceae
Moraceae Subfamilia: Artocarpeae
Castilleaea
Dorstenieae
Ficeae
Moreae
Ulmaceae
Urticaceae

Торнов систем (Thornov sistem)
Свој систем класификације Роберт Торн је развио у свом делу ,,Classification and geography of flowering plants". Класу цветница је поделио на две подкласе Magnoliidae

(дикотиле) и Liliidae (монокотиле) које су даље подељене на надредове, редове, класе и фамилије.

Classis: Magnoliopsida
Subclassis: Magnoliidae
Superordo: Malvanae
Order: Urticales
Familia: Ulmaceae
Moraceae
Cecropiaceae
Berbeyaceae
Urticaceae
Cannabaceae

Далгренов систем (Dahlgren system)
Ролф Далген је модерни ботаничар и таксоном, специјалиста за монокотиле. Објавио је неколико књига у којима је развио свој систем класификације од којих у најважније „A system of classification of angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters", „A revised system of classification of angiosperms" и „The families of the monocotyledons: structure, evolution, and taxonomy". Далгрен цветнице сматра класом Magnoliopsida која је подељена на две подкласе Magnoliidae (дикотиле) и Liliidae (монокотиле) које су даље подељене у надреде, редове и фамилије. У надред Malvane Далгрен убраја пет редова, од којих је један и реду *Urticales* са шест фамилија.

Classis: Magnoliopsida
Subclassis: Magnoliidae
Superordo: Malvane
Ordo: Urticales
Familia: Ulmaceae
Moraceae
Cecropiaceae
Berbeyaceae
Cannabaceae
Urticaceae

Тахтаџјанов систем (Takhtajan system)
Армен Тахтаџјан је један од најпознатијих ботаничара двадесетог века, који је био стручњак за морфологију и еволуцију биљака и биогеографију. Тахтаџјан цветнице третира као филум. Тахтаџјанов систем је веома сличан Кронквистовом систему, али са већим степеном комплексности на вишим нивоима класификације, а у исто време је фаворизовао мање редове и фамилије. Овај систем се пре свега базира на истраживањима морфолошких и анатомских карактеристика. Magnoliophyta са две класе *Magnoliopsida* (дикотиле) и *Liliopsida* (монокотиле), које су даље подељене у подкласе редове и фамилије.

Philum: Magnoliophyta
Classis: Magnoliopsida

Subclassis: Dilleniidae
Superordo: Urticanae
Ordo: Urticales
Familia: Ulmaceae Subfamilia Celtidoideae
Ulmoideae
Moraceae Tribus Moreae
Artocarpeae
Castilleae
Dorstinieae
Ficeae
Cannabaceae
Cecropiaceae
Urticaceae Tribus Urticeae
Lecantheae
Boehmerieae
Parietarieae
Forsskaoleae

Systema nature 2000

Systema Nature 2000 је база података састављена од већег броја извора класификације живог света. Овај систем представља одлично полазно место за истраживање систематике и класификације биљака и животиња. Систем је веома повољан за употребу јер обједињује податке из старијих и новијих класификација као и податке који се готово свакодневно објављују у различитим научним часописима. У овом систему класификације ред Urticales заузима следеће филогенетско место:

Regnum: Plantae
Subregnum: Viridaeplantae
Phylum: Tracheophyta
Subphylum: Euphyllophytina
Infraphylum: Radiatopses
Class: Magnoliopsida
Subclass: Dilleniidae
Superorder: Urticanae
Order: Urticales
Familia: Berbeyaceae
Celtidaceae
Cecropiaceae

У оплемењивању хортикултурног биља често се ради о таксонима чија је филогенетска класификација веома сложена. Тако поред уобичајених таксономских категорија, у класификацији орхидеја срећемо и многе поткатегорије:

Царство: Plantae
Подцарство: Tracheobionta
Раздео: Magnoliophyta
Разред: Liliopsida
Подразред: Liliidae
Ред: Orchidales
Фамилија: Orchidaceae
Подфамилија: Orchidoideae
Трибус:Orchideae
Подтрибус: Orchidinae
Род: *Orchis*
Врсте: *Orchis purpurea* Huds.
Orchis militaris L.
Orchis mascula (L.) L.
Род: *Anacamptis*
Врсте: *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich
Род: *Neotinea*
Врсте: *Neotinea ustulata* (L.) R.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase
Neotinea tridentata (Scop.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase
Род: *Gimnadenia*
Врсте: *Gymnadenia odoratissima* (L.) Rich
Gymnadenia conopsea (L.) R.Br.
Род: *Ophrys*
Врсте: *Ophrys sphegodes* Mill.
Ophrys scolopax Cav.
Род: *Himantoglossum*
Врсте: *Himantoglossum jankae* Spreng.
Род: *Platanthera*
Врсте: *Platantheta bifolia* (L.) L.C.Rich
Трибус: Cranichideae
Подтрибус: Spiranthinae
Род: *Spiranthes*
Врста: *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall.
Подфамилија: Epidendroideae
Трибус: Neottieae
Подтрибус: Limodorinae
Род: *Epipactis*
Врсте: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz
Epipactis mycrophylla (Ehrh.) Sw.
Род: *Limodoru*m
Врсте: *Limodorum abortivum* (L.) Sw.
Род: *Cephalanthera*
Врсте: *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch

Развој дигиталних технологија значајно је унапредио доступност и размену података у области таксономије хортикултурног биља. Савремене базе података и онлајн ресурси омогућавају брзо претраживање научних информација, проверу таксономских назива и праћење синонима, што доприноси избагавању забуна у стручној и практичној примени. Данас постоји велики број база података и онлајн платформи које омогућавају брз и поуздан приступ актуелним информација о биљкама.

- Дигитални хербаријуми – велики број светских институција дигитализовао је своје хербарске збирке. Истраживачима је омогућен приступ милионима узорака без потребе за физичким премештањем материјала (Global Plants on JSTOR**,** Royal Botanic Gardens, Kew**,** Missouri Botanical Garden).

- Онлајн базе података – *The Plant List* је онлајн база која има за циљ да успостави јединствену листу научних назива биљака; *International Plant Names Index (IPNI)* је база која садржи информације о формално објављеним научним називима биљака; *Tropicos (Missouri Botanical Garden)* је база са таксономским подацима, литературом и дистрибуцијом врста; *World Flora Online (WFO)* је глобални пројекат који настоји да направи комплетан каталог биљних врста. *OrchidBase 4.0* је други пример савремене дигиталне база података намењене искључиво орхидејама, која садржи геномске и транскриптомске информације о различитим врстама ове биљне фамилије. Основана је ради подршке истраживачима и оплемењивачима, омогућавајући им да проучавају структуру генома, експресију гена и биолошке процесе који одређују особине орхидеја као што су боја, мирис и отпорност на болести. Као отворен научни ресурс, OrchidBase 4.0 има велики значај за очување генетичке разноврсности и развој нових сорти, јер пружа податке који се користе у истраживањима, образовању и практичној хортикултури.

Поред ових база постоје још и Botanic Gardens Conservation International (BGCI) и Global Biodiversity Information Facility (GBIF). База BGCI је глобална мрежа која прикупља податке о ботаничким баштама и угроженим врстама широм света. Пружа могућност прецизног праћења статуса заштите и тачних назива које су од значаја за очување биодиверзитета. База GBIF омогућава приступ великој количини података о распрострањености биљака и њиховом приступу различитим еколошким условима.

Географски информациони системи и фотограметрија такође имају све већу примену у истраживању, идентификацији и очувању хортикултурног биља. GIS технологија омогућава просторну анализу и приказивање дистрибуције врста у различитим географским и еколошким условима. Кроз георефернциране податке могуће је пратити распрострањеност биљака, промене у њиховом ареалу и утицај фактора животне средине. У хортикултури се користи за планирање зелених површина, моноторинг здравственог стања биљака и процену утицаја климатских промена (Iverson and Prasad, 1998). Надаље, фотограметрија користи фотографије снимљене из ваздуха (дронови, сателити, авиони) или са земље за креирање детаљних 2D и 3D модела површина. Ове технике омогућавају прецизно мерење висине и густине вегетације, идентификацију врста на већим површинама, као и праћење динамике раста и развоја.

Закључује се да таксономија и познавање номенклатуре представљају темељ научне и стручне комуникације – без јасно дефинисаних имена немогуће је разликовати врсте, култиваре или сорте, као и пратити њихову историју и примену. Управо зато, након што се утврде основни принципи класификације и именовања,

природан корак је да се пажња усмери ка практичним механизмима који обезбеђују стабилност у употреби назива. У том контексту појављује се Међународни систем регистрације култивара (International Cultivar Registration Authorities, ICRA). ICRA представља један од најважнијих механизама у хортикултури за очување реда и јасноће у именовању гајених биљака. Његова улога није само административна – он обезбеђује да сваки нови култивар добије јединствено име које неће бити у сукобу са већ постојећим, чиме се спречава конфузија у научној литератури, трговини и пракси. На тај начин се ствара стабилан систем који омогућава да се култивари препознају и користе широм света без недоумица.

ICRA делује у складу са Међународним кодексом номенклатуре за култивисане биљке (ICNCP), који поставља правила за исправно именовање. Иако не даје правну заштиту, регистрација код ICRA има велики значај јер обезбеђује приоритет у употреби имена и гарантује да оно буде признато у међународној заједници. Правна заштита, попут права оплемењивача или патената, мора се тражити кроз националне институције, али регистрација код ICRA често представља први корак ка том процесу. Посебно је важно нагласити да ICRA не процењује вредност или јединственост самог култивара (о чему ће бити више речи у поглављу о признавању сорти) него је његова мисија да обезбеди да назив буде правилно установљен, документован и објављен. У том процесу од апликаната се тражи да доставе опис биљке, податке о пореклу, начину оплемењивања и карактеристикама које је издвајају. Тако се формира драгоцена база података која служи истраживачима, произвођачима и љубитељима хортикултуре као поуздан извор информација. Овај систем, који постоји више од пола века, показује колико је међународна сарадња важна у свету биљне производње. Он повезује научнике, оплемењиваче и трговце у заједничком циљу – да се очува јасноћа и стабилност у именовању култивара, што је предуслов за развој и ширење хортикултуре на глобалном нивоу.

Извори генетичке варијабилности

Генетичка варијабилност представља основу сваког оплемењивачког процеса, а код украсних биљака посебно је значајна због естетских и комерцијалних захтева тржишта. Извори генетичке варијабилности могу бити природни или вештачки (табела 6). Природна варијабилност обухвата спонтане мутације, генетички ток између популација и адаптивне промене које настају под утицајем природне селекције. Веома важан извор представљају и дивљи сродници украсних врста, јер садрже гене за отпорност на стресне услове и болести, као и за особине важне за украсну вредност. Интродукција биљака из других географских подручја и њихова аклиматизација често доводе до стварања нових генотипова кроз спонтану или контролисану хибридизацију. Намерно укрштање биљака (хибридизација) – било унутар врсте, између врста или чак између родова – кључна је стратегија за увођење нове генетичке варијабилности. Осим тога, индуковане мутације, изазване хемијским или физичким мутагенима, користе се за добијање нових варијетета, посебно код вегетативно размножаваних врста. Још један значајан извор представља полиплоидија, која доводи до промена у морфологији и украсним особинама. Савремене биотехнолошке методе, укључујући *in vitro* културу, молекуларне маркере и генетичку трансформацију, додатно проширују могућности за стварање и селекцију генетички варијабилних јединки.

Комбиновањем ових извора, оплемењивачи украсних биљака могу ефикасније развијати нове култиваре и сорте које одговарају савременим естетским и агроеколошким захтевима. У наредним поглављима детаљно ће бити обрађени сви наведени извори варијабилности, како природни, тако и плански, као и њихове честе интеракције и преклапања, јер шта је у сржи оплемењивања него имитирање природе и убрзани природни процеси?

Табела 6: Природни и вештачки извори генетичке варијабилности код хортикултурног биља

Природни извори варијабилности	**Плански (вештачки) извори варијабилности**
Генетички ток – укрштање између популација путем опрашивања или миграције полена	**Контролисана хибридизација** – укрштање одабраних родитељских парова ради добијања нових генотипова
Природна селекција – опстају јединке прилагођене окружењу	**Вештачка селекција** – човек бира јединке са жељеним особинама
Генетички ресурси дивљих сродника – дивље популације садрже вредне гене	**Интродукција и аклиматизација** – увођење и прилагођавање врста новим условима
Спонтане мутације – природне промене у ДНК секвенци	**Индуковане мутације –** изазване хемијским или физичким агенсима (нпр. колхицин, оризалин, гама зраци)
Еволутивна адаптација – дуготрајне промене кроз генерације	**Биотехнолошке методе** – *in vitro* култура, сомаклонална варијабилност, молекуларни маркери, ГМО (ређе у пракси)

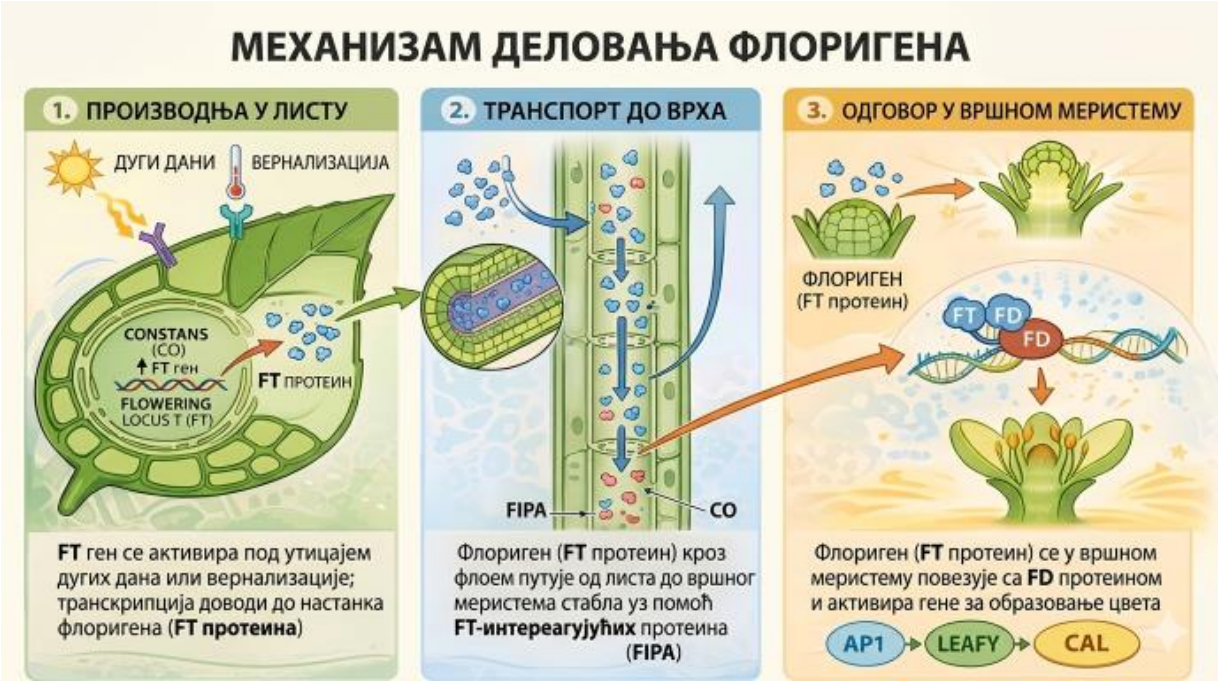
Генетички ток – системи опрашивања и оплодње хортикултурног биља

Како природна хибридизација тако и конвенционално оплемењивање хибридизацијом базирано је на способности биљака да се размножавају генеративним путем приликом чега долази до опрашивања и оплодње. Током оплодње долази до спајања генеративних ћелија – генеративног једра и јајне ћелије, те рекомбинације генетичког материјала које оне носе. Успешно оплемењивање цветних врста које се размножавају генеративно подразумева познавање структуре и функције цветова, биологију цветања и системе оплодње.

Сам цвет представља кратак изданак са ограниченим растом, са листовима специфично измењене функције. Код скривеносеменица цвет представља скраћен неразвијен изданак, чији су листови метаморфозирани у вези са полним размножавањем. Основна функција цвета је генеративна – сексуална репродукција биљке. Цветови су карактеристични само за биљке цветнице. Упоредно морфолошка испитивања су показала да се првобитни цвет може филогенетички извести из спорофилних цвасти папрати. Прашници и карпеле, као делови цвета са најважијом улогом, су хомологи микроспорофилима и макроспорофилима. Код примитивних скривеносеменица као што је магнолија постоји издужена цветна оса на којој су спорофили (прашници и карпеле) спирално распоређени, што подсећа на примитивно стање код голосеменица.

За биљке цветнице је карактеристично постојање три фазе током развића: јувенилни стадијум (стадијум младости), фаза вегетативне зрелости и фаза репродуктивне зрелости, у којој и наступа цветање. Цветање представља прелазак са продукције лисних пупољака (вегетативних органа) на продукцију цветних пупољака (репродуктивне органе) од стране меристемског ткива, а под утицајем спољашњих или унутрашњих сигнала. Цветање је једна од најважнијих карактеристика украсног биља. Поред боје, величине и мириса цвета, као битне карактеристике истичу се почетак и трајање цветања. Дендролошке врсте своју пуну функцију на зеленим површинама испољавају тек у цветању, те је кратак јувенилни период једна од најпожељнијих особина. Дуго се сматрало да је индукција цветних примордија регулисана хормонски и то супстанцама које се синтетишу у листовима што је предложено још 1887. године (Kozlowski and Palardi, 1997). Још далеке 1937. године постојала је теорија да је цветање биљака повезано са стварањем конкретне хормонске супстранце у листовима тзв. флоригена. Немогућност да се изолује и испита флориген указивала је да је реч о сложеном механизму односно о комплексу супстанци одговорних за цветање (слика 19). О постојању флоригена се дуго расправљало, али је захваљујући истраживањима на молекуларном нивоу доказано његово постојање (Aksenova et al., 2006). У међувремену 1975. постављена је хипотеза комплементарног бикомпонентног комплекса флоригена, по којој се флориген састоји од две групе хормонских супстанци: гиберелина – неопходних за образовање цветних изданака и хипотетичних антезина – неопходних за образовање цветова. Гиберелини играју значајну улогу у индукцији цветања код четинарских врста. Касних 50тих година двадесетог века примена $ГА_3$ имала је ефекта код индуковања цветања неколико врста родова: *Chamaecyparis, Cryptomeria, Cupressus, Juniperus, Metasequoia, Sequoiadendron, Taxodium, Thuja* и *Thujopsis* (Owens et al., 1990). Касније је исти ефекат гиберелина GA_4 и GA_7 утврђен код 17 врста родова *Larix, Picea, Pinus, Pseudotsuga* и *Tsuga*. Насупрот наведеном, код већине скривеносеменица индукција цветања најчешће је инхибирана егзогеним гиберелинима, а подстакнута цитокининима, што указује да је цветање регулисано хормонским балансом (Hoad, 1984; Kozlowski and Palardi, 1997).

Према молекуларној теорији, цветање ипак представља процес који се одвија кроз три међузависне фазе. Први је индукција у листу, где се под утицајем дужине дана (фотопериодизма) или ниских температура (вернализације), у паренхиму листа активира ген CONSTANS (CO). Он делује као молекуларни сат који покреће транскрипцију кључног гена за цветање – Flowering Locus T (FT). Производ овог гена је мали протеин FT, који заправо представља дуго тражени молекул флоригена. Потом следи системски транспорт кроз флоем, услед ког након синтезе у листовима, протеин FT одлази у ситасте цеви флоема. С обзиром на то да протеини тешко путују на велике удаљености, овај транспорт потпомажу специфични FT-интереагујући протеини (FIPA). Флориген се на овај начин креће усмерено (акропетално) ка вршним деловима биљке, односно ка меристему стабла. Када флориген стигне у вршни меристем стабла (SAM – Shoot Apical Meristem), он се везује за протеин FD, градећи функционални FT-FD комплекс. Овај комплекс служи као „молекуларни кључ" који откључава гене идентитета цветног меристема, као што су APETALA1 (AP1), LEAFY (LFY) и CAULIFLOWER (CAL). Активација ових гена зауставља производњу листова и покреће диференцијацију цветних органа (чашичних и круничних листића, прашника и тучка).



Слика 19: Илустрација механизма деловања флоригена – од иницијације у листу, преко транспорта до цветања (*фото: Љубојевић, М.*)

Треба знати и да је Chailakhyan 1975. године изнео и другачију хипотезу о постојању два механизма регулације цветања у биљака: аутономног и индукованог. У оба случаја цветање биљака се регулише кроз унутрашњи наследни механизам, али разлике су у томе што је аутономни механизам регулације цветања независан од дужине дана и других фактора спољашње средине и остварује се у свим органима биљке то јест стаблу, пупољцима и листовима у којима се стварају фитохормони обе компоненте флоригена. Индуковани механизам регулације цветања тесно је повезан са факторима спољашње средине (дужина дана) и остварује се у листовима као рецепторним органима.

Формирање цветних пупољака подстакнуто било аутономним или индукованим сигналима, означава се као **иницијација**. Након иницијације па све до

пуцања антера и ослобађања полена траје развитак цвета. Понекад цветање може бити одложено све до појаве другог сигнала. Тако на пример, неке врсте захтевају смену два различита фотопериода да би дошло до успешног буђења пупољака. Слично претхоном, неке врсте захтевају третман ниским температурама, праћен одређеним фотопериодом да би дошло до цветања. Сложеност механизама који регулишу цветање је толико велика да је право чудо како до цветања уопште може и доћи. Осетљивост сваке фазе и могућност нарушавања развитка цвета биотичким и абиотичким факторима често доводе до инхибиције цветања. Упркос наведеном биљке су инкорпорирале вишеструке механизме унутар процеса цветања како би неколико различитих сигнала надоместило еколошке промене и обезбедило исту реакцију – **цветање**.

Формирање пола у цветовима биљака се остварује на разним етапама органогенезе цвета (L'vova, 1963). Формирање сваког цвета почиње са појавом меристемског зачетка цвета у пупољцима. Код већине биљних врста у сваком цвету се образују истовремено зачеци прашника и тучкова због чега у раним фазама свога формирања цветови имају црте двополности. Њихова полност се одређује у значајној мери условима који владају током њиховог формирања и у том периоду могуће је још утицати на одређивање пола цвета. Chailakhyan (1988) је истакао еколошко-хормонално-генетичку концепцију регулације пола у биљака. Према тој концепцији механизам регулације полности је повезан са деловањем појединих фитохормона нарочито гиберелина – који стимулишу развој мушких полних обележја, и цитокинина који стимулишу развој женских полних обележја. Синтеза гиберелина у листовима биљака и цитокинина у кореновом систему је у тесној вези са условима спољашње средине, у првом реду са таквим факторима као што су: дужина дана, интензитет и квалитет светлости, температура, влажност, минерална исхрана, гасни састав атмосфере. Еколошки фактори као што су кратак дан, краткоталасна светлост, присуство CO_2 у атмосфери, висок садржај азота у земљишту, висока влажност и ниска температура, који потпомажу развој кореновог система и синтезу цитокинина појачавају женску сексуализацију, док фактори попут дугог дана, дуготалсна светлост, висок садржај калцијума у земљишту, висока температура и релативно ниска влажност тла, који стимулишу раст надземног дела биљке, а нарочито листова у којима се синтетишу гиберелини, појачавају мушку сексуализацију. Тако, наведени еколошки фактори утичу на промене садржаја поменутих фитохормона у биљци, а ти фитохормони затим делују на геном и заједнички са генетичким системом делују на испољавање пола у биљака.

Морфолошке карактеристике цвета скривеносеменица

Цветови могу бити појединачни или сконцентрисани у цвасти, међутим без обзира на организацију цветова, сваки појединачни цвет у цвасти има исту грађу. На комплетно развијеном цвету разликујемо цветну осу, на чијем се вршном делу налазе скраћене интернодије које носе густо збијене цветне листиће. Терминални део цветне осе који носи цветне листиће назива се цветна ложа (*receptakulum*), а остали део цветне осе назива се цветна дршка. Када не постоји цветна дршка цвет називамо седећим. За цветну ложу као осовину цвета причвршћени су најважнији делови цвета чашица (*calix*), круница (*corolla*), прашници и тучак (тучкови). Главна функција чашице је заштитна, док круница поред заштите пружа и подршку опрашивању и оплодњи. Цветни листићи могу бити стерилни и фертилни. Стерилни граде цветни омотач (*perianth*), у њих убрајамо чашичне и круничне листиће. Фертилни носе спорангије са спорама и то су прашници и тучкови – карпеле. Тако се типичан цвет састоји од 4 врсте листића – чашичних, круничних, прашника и тучкова. Ако недостаје неки од наведених листића, онда је такав цвет непотпун. Код рода *Clematis*, функцију крунице врше обојени чашични листићи, а код хортензије крупни, обојени цветови су заправо стерилни чашични листићи. Распоред цветних листића може бити ацикличан (спиралан) код неких цветница примитивније грађе као што су кукурек и гороцвет, затим цикличан (пршљенаст) и хемицикличан односно делом спиралан, делом пршљенаст. Постоје бројне поделе цветова у зависности од дела цвета према ком се врше.

Једна од подела је према положају цветне ложе која може бити равна (божур), испупчена и удубљена (јабука). Према положају плодника цвет може бити натцветан (хемерокалис), средцветан (пркос) и подцветан (петунија), што значајно утиче на технику и манипулацију цветом приликом планске хибридизације како не би дошло до оштећења плодника. Према томе да ли су срасли или слободни листићи, разликују се хорипетална круница (слободни листићи) и симпетална круница (срасли листићи). Према изгледу перианта цветови се деле на хомохламидан, када су листићи оба круга цветног омотача по боји и облику једнаки (код лале, ђурђевка) или хетерохламидан, када су листићи по боји и облику неједнаки (слика 20).



Слика 20: Хомохламидан цвет код лале (лево) и хетерохламидан цвет код петуније (десно) (*фото: Љубојевић, М.*)

Најважнија подела са становишта оплемењивања је свакако она на двополне (хермафродитне, савршене) и једнополне (несавршене). Већина цветова је двополна или савршена, јер садрже и прашнике и тучак. У једнополним или несавршеним

цветовима, прашници и тучак се налазе у одвојеним цветовима. Код једнодомих врста, несавршени цветови се појављују на истој биљци, док се код дводомих, несавршени цветови појављују на различитим биљкама, стварајући мушке и женске биљке (топола, киви, тиса, божиковина).

Псеудоантерија код *Begonia*

Бегоније су једнодоме биљке, са одвојеним мушким и женским цветовима. Мушки цветови садрже прашнике, али немају тучак, док женски цветови имају подцветан оваријум (проширење испод цветног омотача видљиво на слици 21). Тучкови женског цвета су јарко жути и изгледају као прашници, чиме се ствара визуелна сличност са мушким цветовима. Овај феномен назива се псеудоантерија, јер женски цветови, иако немају праве прашнике, привлаче инсекте који су обманути лажним изгледом полена на тучку. Пчеле и други опрашивачи, који су привучени бојом и изгледом тучка (слика 21), претпостављају да ће наћи полен, али не добијају никакву хранљиву награду. Међутим, док инсекти претражују цвет у потрази за поленом, влакна на тучку женског цвета могу прикупити полен који су инсекти пренели са претходне посете мушким цветовима. На овај начин, женски цветови се опрашују без директне награде за инсекте, што је стратегија која повећава шансе за успешну оплодњу.

Псеудоантерија је пример како биљке могу да користе обману за опрашивање, привлачећи инсекте без да им заправо пружају полен као награду.



Слика 21: Псеудоантерија код цветова рода *Begonia*. Женски цветови препознатљиви по истакнутом и врло декоративном подцветном плоднику (*фото: Љубојевић, М.*)

Цветови се могу класификовати на основу њихове симетрије на правилне и неправилне. Правилни или актиноморфни цветови (нпр. љиљан, лала, јабука) поседују радијалну симетрију, што значи да се кроз центар цвета може повући више од једне равни симетрије, које цвет деле на две идентичне половине. Сви чланови истог цветног круга (нпр. све латице) код ових цветова су међусобно идентични по величини и облику. Неправилни или зигоморфни цветови (нпр. гладиола, орхидеја, грашак) имају билатералну симетрију. Код њих постоји само једна раван симетрије која цвет дели на две симетричне половине (леву и десну). Неправилни цветови имају једну или више латица које се јасно разликују по величини, облику или боји од осталих. Код зигоморфних цветова латице се често разликују не само по изгледу, већ и по функцији (нпр. „заставица“, „крилца“ и „лађица“).

Пелоризам је мутација која мења нормалну симетрију цвета, доводећи до промене у структури и облику цветних делова. Пелоризам може резултирати променом из асиметричних цветова у симетричне или обрнуто, што може довести до стварања необичних и привлачнијих облика. Пелоризам је присутан код неколико врста орхидеја, као што је *Phalaenopsis,* затим *Digitalis purpurea, Gloxinia, Antirrhinum majus, Pelargonium* и *Auricula*. Пошто су пелорични цветови већи и често привлачнији од обичних цветова, биљке као што су култивари глоксиније (*Sinningia speciosa*) намерно су узгајане да имају пелоричне цветове. Пелорија је пример специјализоване мутације (хомеотичке) која контролише развој цвета. Хомеотички ген регулише изражавање низа гена који доводе до развоја одређеног органа, као што је латица. Хомеотичке мутације узрокују замену једног органа другим (нпр. трансформација усне орхидеје у обичну латицу), међутим не резултирају све хомеотичке мутације потпуном заменом. Степен ове трансформације директно зависи од фазе онтогенезе у којој мутација наступи, јер што се мутација раније активира у развоју цветног меристема, то је промена структуре потпунија.

Разноврсност у морфологији цвета (табела 7) често је повезана са разликама у систему опрашивања. Већи цветови обично подстичу унакрсно опрашивање, док је мања величина цветова често у корелацији са самооплодњом, нарочито у случајевима клеистогамије – када се опрашивање одвија унутар затворених цветова. Стопе унакрсног и самоопрашивања додатно зависе од просторног распореда прашника и жига тучка у време антезе, што директно утиче на вероватноћу самопрашивања или преноса полена између различитих јединки.

Табела 7: Морфологија цветова и системи оплодње код различитих врста и категорија хортикултурног биља

Морфолошка карактеристика цвета	**Типичан систем опрашивања**	**Примери врста**	**Напомена**
Крупни, живописни, мирисни	Унакрсно (Ентомофилија)	*Rosa × hybrida*, *Lilium* spp., *Magnolia*	Висока енергетска инвестиција за привлачење специфичних опрашивача
Ситни, зеленкасти, без мириса	Анемофилија (ветром)	*Fraxinus excelsior*, *Quercus* spp., *Poaceae*	Редукција нектара и крунице јер ветар не бира боју
Затворени или редуковани цветови	Аутогамија (самоопрашивање)	*Capsicum annuum*, *Saintpaulia* sp.	Сигурност стварања семена у одсуству опрашивача или у неповољним условима
Цветови са отвореним цветовима	Унакрсно или мешано опрашивање	*Solanum lycopersicum*, *Cucumis sativus*, *Petunia hybrida*, *Zinnia elegans*,	Могућност и само- и унакрсног опрашивања

		Philadelphus coronaries, Fritillaria	
Цветови са затвореним цветовима (клеистогамија)	Самоопрашивање	*Viola odorata*, *Viola* × *wittrockiana*, *Torenia fournieri*, *Canna indica*	Опрашивање унутар неотвореног цвета
Антере и жиг на истом нивоу	Висока вероватноћа самоопрашивања	*Lobelia erinus*, *Portulaca grandiflora*	Просторна блискост олакшава самопрашивање
Херкогамија	Просторна раздвојеност антера и жига унутар истог цвета.	*Antirrhinum majus*, *Delphinium* spp., *Aquilegia* spp.	Спречава случајно самоопрашивање механичким путем
Хетеростилија	Појава цветова са различитим дужинама стубића унутар популације.	*Forsythia* × *intermedia*, *Primula* spp., *Laburnum anagyroides*	Искључиво унакрсно опрашивање између различитих јединки

Врсте које се опрашују помоћу ветра продукују изузетно ситна, лака и бројна поленова зрна која ветар може пренети на велике удаљености. Код ових врста перијант (цветни омотач) је редукован, неугледан и непривлачан инсектима, јер нема потребу за визуелним или мирисним сигналима (слика 22). Док су мушке цвасти (често у облику висећих реса) прилагођене лаком отпуштању полена, женски цветови су еволутивно развили крупне, перасте или „чупаве" жигове тучка. Оваква морфологија омогућава тучку да ефикасније „зароби" поленова зрна која насумично лете кроз ваздух. У ову групу биљака спадају готово сви четинари (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Thuja*, *Taxus*) као и бројни лишћари (*Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Quercus*). Бреза је типичан пример прилагођености анемофилном опрашивању. Врста је једнодома, а карактеришу је једнополни цветови скупљени у једнополне цвасти – ресе. Мушке ресе развијају се крајем претходног лета и видљиве су током зиме, док женске ресе презимљавају у оквиру пупољака и постају видљиве при распуцавању пупољака у пролеће. Полен се продукује када тучкови нису зрели (рецептивни). Поред дихогамије, код брезе је страноопложња осигурана и унутрашњим генетичким механизмима који доводе до такве хемијске реакције да је спречено клијање полена на тучку исте индивидуе.



Слика 22: Цветови брезе, сакупљени у цвасти – ресе (лево мушке, десно женске), прилагођене анемофилном опрашивању (*фото: Љубојевић, М.*)

Ентомофилија представља процес опрашивања биљака уз помоћ инсеката (пчела, бумбара, лептира, мува и тврдокрилаца). Овај вид опрашивања доминира код украсних врста јер почива на сложеној интеракцији биљака и опрашивача. Биљке су развиле специфичне визуелне сигнале (јарке боје крунице) и олфакторне сигнале (мирисне супстанце) како би привукле инсекте (слика 23). Заузврат, биљка нуди „награду" у виду високоенергетског нектара или хранљивог полена. За разлику од анемофилних врста, полен ентомофилних биљака је крупан и поседује лепљиву површину, што му омогућава лако причвршћивање за егзоскелет инсекта. Најзначајнији представници ове групе су врсте из родова *Orchidaceae, Chrysanthemum, Lavandula, Rosa* и *Salvia*. Овај механизам је кључан за одржавање генетичког диверзитета, јер омогућава ефикасну размену генетичког материјала чак и код просторно удаљених јединки.



Слика 23: Ентомофилно опрашивање код вишње (лево) и нарциса (десно) (*Фото*: *Љубојевић, М. и Ђукић, К.*)

Још једна важна подела односи се на синкарпне и апокарпне цветове. **Синкарпни цветови** су они код којих су карпеле срасле у један заједнички тучак (слика 24). Овакав тип грађе доминира код многих орнаменталних врста као што су петунија (*Petunia*), геранијум (*Pelargonium*) и лала (*Tulipa*). Из оваквог гинецеума

најчешће се развија јединствен плод (нпр. чаура) који често садржи велики број семена. Синкарпија се сматра еволутивно напреднијом карактеристиком јер омогућава равномернију дистрибуцију полена на све семене заметке кроз заједнички стубић. Ове биљке су познате по великим и атрактивним цветовима који привлаче опрашиваче, као што су пчеле, чиме се омогућава успешан процес опрашивања и формирања семена. Синкарпни цветови су често симетрични, што их чини визуелно привлачним и погодним за украсне вртове и баште.

Апокарпни цветови имају тучкове који су потпуно слободни и међусобно не срастају. Овај примитивнији тип грађе присутан је код родова као што су љутић (*Ranunculus*), божур (*Paeonia*) и малина (*Rubus idaeus*). Након опрашивања, сваки појединачни тучак се развија у засебан плодић, формирајући тако **збирни плод** (нпр. збирна коштуница код малине или збирни мешак код божура). У овим цветовима, сваки тучак има свој одвојени плодник, а након опрашивања развијају се одвојени плодови који се често формирају у вишеструке капсуле или семене кућице. Апокарпни цветови имају предност у томе што сваки тучак може развити плод, чиме се повећава број плодова који се развијају на једној биљци. Ове биљке такође често имају веома атрактивне цветове, који су важан елемент у декоративним композицијама.

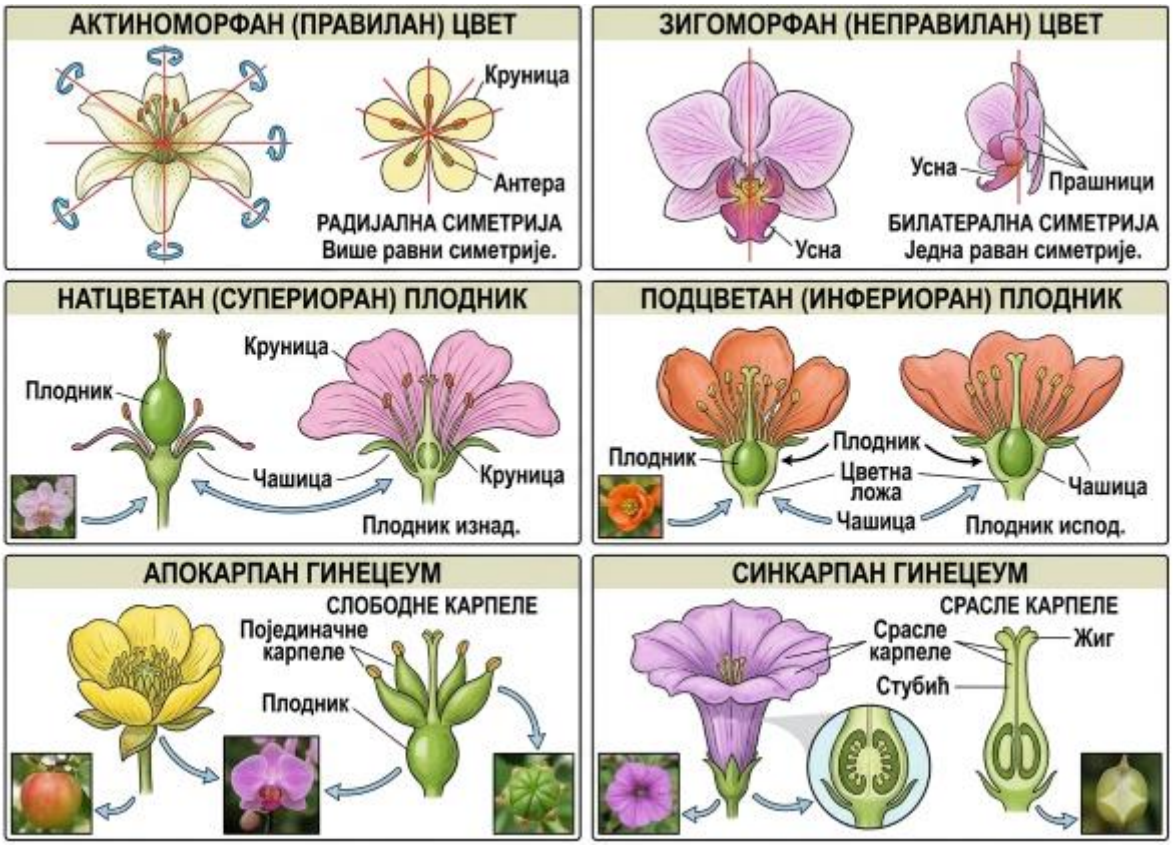


Слика 24: Синкарпни гинецеум код јапанске дуње (*Chaenomeles japonica*) (*фото: Љубојевић, М.*)

Поред морфолошких карактеристика цвета (упоредно приказаних на слици 25), за успешну планску хибридизацију неопходно је познавати време цветања и број хромозома, са чиме се студенти детаљно упознају на вежбама. Време цветања игра кључну улогу, јер биљке које цветају у различитим временским периодима неће бити доступне за опрашивање у исто време, што може ограничити успешност хибридизације. На пример, ако се мушки и женски цветови не појављују истовремено, неће доћи до опрашивања, а самим тим ни до стварања хибридног семена. Планирање времена цветања је посебно важно када се ради са врстама које имају различите периоде цветања или када је потребно синхронизовати опрашивање између различитих генетичких варијанти.

Такође, број хромозома је основни фактор који одређује успешност хибридизације. Разлике у броју хромозома између родитељских биљака могу довести до поремећаја у формирању хибридног семена, што може резултирати стерилношћу хибрида или неуспехом у њиховом развоју. Када су родитељске биљке са различитим бројем хромозома, потребно је применити методе као што су хромозомска удвостручавања или друга биотехнолошка решења како би се осигурао развој плодног хибрида. Познавање хромозомског броја и припадности одређеним геномским

групама такође је важно за избегавање некомпатибилности између родитељских биљака, чиме се баве касније поглавља.



Слика 25: Упоредни приказ основних морфолошких карактеристика цвета (*фото: Љубојевић, М.*)

Рекомбинација и ефекти гена

Конвенционални начин стварања нове, јединствене комбинације гена, или практично гледано, нове биљке са оригиналним својствима, чијом даљом вегетативном пропагацијом и селекцијом на људима важна својства се може створити нова сорта, јесте рекомбинација гена (табела 8). Међутим и као резултат спонтаног и планског генеративног начина размножавања, у коме може учествовати један (самооплодња) или два родитеља (приликом страноoплодње), са својим генетичким материјалом, настаје семе у коме је зачетак новог генотипа. Биљка која се развије из семена, показује својства која су резултат рекомбинације гена једног родитеља, ако је у питању самооплодња, или рекомбинације и интеракције гена оба родитеља, када је реч о страноoплодњи.

Табела 8: Главне разлике између система оплодње код хортикултурног биља

Карактеристика	Самооплодња	Страноoплодња
Дефиниција	Процес у којем се полен са исте биљке користи за опрашивање.	Опрашивање које се одвија када полен са једне биљке опраши цветове друге биљке.
Предности	Не захтева присуство друге биљке.	Генетичка разноликост се повећава.
	Осигурање опрашивања у изолованим условима.	Повећана отпорност на болести и штеточине.
	Бржи процес опрашивања.	Боље прилагођавање различитим условима.
Мане	Нижа генетичка разноликост.	Потребно је присуство друге биљке за опрашивање.
	Већа вероватноћа инбридинг депресије.	Може доћи до неуспешног опрашивања ако није присутна одговарајућа биљка.
Употреба у пољопривреди	Корисно за изоловане биљке или у условима када нема других припадника исте врсте.	Погодно за биљке које захтевају генетичку разноликост за бољи принос или декоративност.

Већина данашњих врста и сорти хортикултурног биља су по систему оплодње страноoплодне, мада има и оних који су представници друге групе, као што су на пример дан и ноћ (*Viola* sp.), лизијантус (*Eustoma* sp.), орхидеја (*Dendrobium antennathum*), јагода, бресква... Страноoплодња представља предност у живом свету, јер осигурава већу хетерозиготност и бољу адаптабилност на спољашње услове. Упркос томе што самооплодња води сужавању генетичке варијабилности и инбридингу, неочекивано велики број веома различитих сорти и култивара је створен и константно се ствара код наведених самооплодних врста. Код афричке љубичице (слика 26) потомство добијено страноoплодњом и самооплодњом, не показује значајне морфометријске разлике, али приликом страноoплодње извесне квалитативне карактеристике долазе до изражаја и доприносе варијабилности. Ово указује на опште познату чињеницу да самооплодне врсте, еволутивно прилагођене да обезбеде потомство у изолацији од других јединки своје врсте, ипак „воле“ страну оплодњу.



Слика 26: Диверзитет боја цвета код самооплодне цветне врсте афричка љубичица (*Фото: Шајин, Д.*)

Свака семенка, из сваког појединачног плода, представља јединствени генотип, који се развија у јединствену биљку, која се по својим карактеристикама разликује од било које друге биљке, и у биолошком смислу значи нову сорту, култивар или генотип. Уколико би се произвео већи број биљака и спровела тачно планирана укрштања, са циљем комбиновања тачно познатих генотипова, добила би се генетички хетерогена популација, погодна за даљу селекцију.

Како би се лакше разумела сама рекомбинација гена, дат је једноставан пример (табела 9). Нека се родитељи разликују само у два пара алелних гена. У случају невезаности гена и пуне доминације једног над другим, као резултат разилажења хромозома на полове и слободне оплодње мајчинских и очевих гамета у $Ф_1$ генерацији, у $Ф_2$ генерацији развијају се два нова хомозиготна генотипа. Уколико се родитељи разликују у три пара алелних гена, у $Ф_2$ генерацији развиће се 6 нових хомозиготних генотипова који се разликују од родитеља (табела 10).

Табела 9: Резултат раздвајања особина у случају хетерозиготности два пара алелних гена

П1	ААбб × ааББ	П2
$Ф_1$	АаБб	
$Ф_2$	ААББ (нови генотип)	
	ААбб (родитељски генотип)	
	ааББ (родитељски генотип)	
	аабб (нови генотип)	

Табела 10: Резултат раздвајања особина у случају хетерозиготности три пара алелних гена

П1	ААббЦЦ × ааББцц	П2
$Ф_1$	АаБбЦц	
$Ф_2$	ААББЦЦ (нови генотип)	
	ААББцц (нови генотип)	
	АаббЦЦ (родитељски генотип)	
	Ааббцц (нови генотип)	
	ааББЦЦ (нови генотип)	
	ааББцц (родитељски генотип)	
	ааббЦЦ (нови генотип)	
	ааббцц (нови генотип)	

Пуноћа цвета код великог броја хортикултурних врста наслеђује се по доминантно-рецесивном типу (Менделовом типу наслеђивања), а може бити контролисана једним или мултиплим генима. Код ружа пуноћа цвета је регулисана доминантним алелом, услед чега ће се дупли (пуни) цветови добити при сваком укрштању једноставних (простих, једноструких) и дуплих цветова (Debener, 1999).

Супротно наведеном, Chen et al. (2012) наводе да је пуноћа цвета код винке (*Catharanthus roseus*) под контролом рецесивног алела. Код ове врсте једноставни цветови су детерминисани доминантним алелом, како у хомозиготном тако и у хетерозиготном стању. Код хортензија (*Hydrangea*) појаву дуплих цветова контролише један такође рецесивни ген (Suyama et al., 2015).

Ако се биљке одабране за укрштања разликују у 4, 5, 10 или више парова алелних гена (n), услед хетерозиготности организама Φ_1 генерације, ствара се велики број различитих гамета (2^n), што у условима слободне оплодње доводи до великог броја разних генотипова (3^n), и разних фенотипова (2^n), у Φ_2 генерацији. Тако настаје огромна нова генетичка варијабилност, која оплемењивачу служи за стварање нових линија и сорти. У случају невезаности гена, нове рекомбинације гена се могу предвидети у фреквенцији и времену, и оне још увек представљају само комбинацију гена које родитељи поседују. Међутим, постоје различити ефекти гена и долази до интералелне интеракције гена, те се могу добити генотипови са својствима, које није поседовао ни један родитељ (Borojević, 1981). Тако постоје коепистаза, семиепистаза, изоепистаза, доминантна епистаза, рецесивна епистаза, двострука рецесивна епистаза, као и примери инхибиторног деловања гена. Све су то извори нове генетичке варијабилности, детаљно изучавани у оквиру предмета „Генетика“, те се овде неће понављати, него је фокус на поменутим појавама и њиховим ефектима код хортикултурног биља.

Ладолеж (*Ipomoea purpurea*) је веома хетероген у погледу боје цвета, захваљујући алелној варијабилности на локусу *P*. Овај локус одређује да ли ће цветови бити љубичасти или роза, где је љубичаста боја доминантна над розом. Zufall and Rausher (2003) су утврдили да ген за флавоноид 3'-хидроксилазу (f3'h) – ензим одговоран за биосинтезу антоцијанина – одговара управо *P* локусу. У алелу гена за роза боју (f3'h) постоји велика инсерција (хромозомска аберација), која условљава нефункционални ензим флавоноид 3'-хидроксилазу (F3'H) што резултира развојем роза цветова уместо љубичастих.

Код јагорчевине (*Primula*) јавља се доминантна епистаза приликом регулације плаве боје цвета, за шта је заслужна синтеза пигмента малвидина. Малвидин припада групи антоцијанидина заједно са пеларгонидином, цијанидином, делфинидином, пеонидином и петунидином. Синтеза малвидина је под контолом гена *K*, чију експресију може потиснути ген *D*. У овом случају алел *D* (велико *D*) је доминантан над алелом *K* (велико *K*), те генотипови са конституцијом *KkDd* неће синтетисати малвидин услед присуства *D* алела. Уколико би се укрстиле две јединке са генетичком конституцијом *KkDd* однос раздвајања би био 9:3:3:1, односно 12:3:1, јер до синтезе малвидина не долази ни када не постоји супресија (*dd*), али исто тако не постоји ни синтеза уколико је комбинација алела на гену *K* рецесивна (*kk*). Само када су оба алела гена *D* у рецесивном облику, а ген *K* у доминатном, долази до формирања плаве боје цвета (означено у табели 11).

Табела 11: Могуће комбинације приликом укрштања две јединке јагорчевине са генетичком конституцијом *KkDd*

		Јајна ћелија			
	Генотип	***KD***	***Kd***	***kD***	***kd***
Поленово зрно	***KD***	*KKDD*	*KKDd*	*KkDD*	*KkDd*
	Kd	*KKDd*	*KKdd*	*KkDd*	*Kkdd*
	kD	*KkDD*	*KkDd*	*kkDD*	*kkDd*
	kd	*KkDd*	*Kkdd*	*kkDd*	*kkdd*

Уобичајена метилација антоцијанина, 3'- and 5'-хидроксилација, одговорна за продукцију антоцијанидина пеонидина, петунидина и малвидина, има значајан сложени ефекат на крајњу боју цвета. Поменуту метилацију врши *S*-аденозил-l-метионин-зависна *O*-метилтрансфераза, за коју је детерминисано да је код петуније (*Petunia* × *hibrida* Vilm.) регулисана (кодирана) већим бројем гена, обележених као: *Mt1, Mt2, Mf1* and *Mf2*. Петунија стиче све већи значај као модел биљка за испитивање наслеђивања и интеракције гена. Род *Petunia*, потиче из Јужне Америке и припада породици *Solanaceae*, а баштенска или вртна петунија, са својим крупним разнобојним цветовима и разноврсном морфологијом, у свету је једна од најпопуларнијих цветних врста. Комерцијални култивари петуније, као и стандардне лабораторијске линије, имају хибридно порекло (отуда и назив *Petunia* × *hibrida*). Наслеђивање многобројних специфичних боја и начина обојености цвета код петуније може се објаснити комбинованим наслеђивањем антоцијанске пигментације и pH. Наслеђивање обојености услед синтезе антоцијанина контролисано је мултиплим независним генима (*Hf* и *Mf*) који прате једноставне Менделове законе наслеђивања. Насупрот овоме, наслеђивање pH је сложеније и контролисано од стране два независна кодоминантна гена означених као *Ph1* и *Ph2*. Везаност гена за pH и синтезу антоцијана спречава експресију свих потенцијалних (ре)комбинација гена.

Додавањем већег броја копија гена који регулишу синтезу халкон синтетазе (ген за синтезу пигмента антоцијанина), у настојању да се произведе што тамнија боја цвета код петуније, добијен је изненађујући резултат – потпуно бела боја цвета или химерични бело-плави и бело-роза цветови. У овом случају егзогено додавање мултиплих копија гена, доводи до утишавања ендогеног хомологног гена (појаве зване ко-супресија). Утишавање гена је један од начина регулације експресије. Захваљујући рецесивној мутацији код „*Star*“ петуније и способности појединих вируса да проузрокују реверзибилну мутацију гена који доводи до утишавања, овај механизам је детаљно проучен. Код експресије гена за биосинтезу антоцијанина у белим и обојеним ткивима код „*Star*“ мутације познато је да у белим ткивима долази до одсуства активности ензима халкон синтетазе (CHS) у поређењу са обојеним ткивима (Mol et al., 1983). Анализом експресије структурних гена „*Star*“ мутације указано је да нема значајне разлике у нивоу експресије гена за халкон изомеразу (*Chi*), флаванон 3-хидроксилазу (*F3H*), дихидрофлавонол редуктазу (*Dfr*), флавоноид 3-глукозилтрансферазу (*3Gt*), и антоцијанин синтетазу (*Ans*), између белог и обојеног ткива (Koseki et al., 2005). Ген за халкон синтетазу (*Chs*) је био једини ген за биосинтезу антоцијанина са другачијом експресијом, наводећи на закључак да долази до ефекта утишавања осталих гена (слика 27).



Слика 27: Губитак боје цвета код петуније услед инактивације (утишавања) гена (*фото: Љубојевић, М.*)

Ген који не носи информацију за синтезу антоцијанина (енг. „*anthocyaninless gene*“), са локусима al-1 до al-5 спречава синтезу љубичасте боје, што за производ има жуту боју антера код украсне паприке (*Capsicum annuum* L.). Овај ген је **епистатичан** над геном за љубичасту боју (*A*), који је у овом случају **хипостатичан**. Додатни локуси *al6* и *al7*, издвојени из *C. chinense*, као и *al8* из *C. chacoense*, понашају се слично локусима из *C. annuum* (Csillery, 1983), што указује да се особина понавља широм рода *Capsicum* и да својство прати закон **хомологних** серија.

Епистатични ефекти утврђени су и код других врста и њихових особина. Испитивањем система оплодње код хризантема утврђена је појава аутоинкомпатибилности, услед које не долази до клијања функционалног полена на жигу тучка, а у регулацији наведене аутоинкомпатибилности учествује барем три епистатична локуса (Zagorski, et al., 1983; Stephens, et al., 1984).

Број хромозома у полним ћелијама код појединих врста може бити изузетно мали (*n*=3 код неких врста импатијенса, *n*=10 код цинија), услед чега се намеће потреба да већи број особина буде детерминисан од стране **једног гена**. Ова појава назива се **плеиотропизам** и честа је код хортикултурног биља, чиме се процес селекције на поједина својства може знатно скратити. Уколико се зна да је један ген одговоран за синтезу антоцијанина и појаву тамније обојености леторaста и нерватуре листа, могу се у раним фазама селекције (јувенилном стадијуму) селекционисати биљке код којих се очекује и тамнија боја цвета, без да се чека годинама или деценијама до преласка у генеративни стадијум. Код нас је ова појава коришћена за селекцију стубастих јабука тамноцрвене боје плода, на основу обојености цветова и листова.

Плеиотропизам је дакле појава када један једини ген утиче на више различитих особина организма. Пример је боја крунице и прашника код петуније (*P.* × *hibrida*), приказана на слици 28. Светлије обојене цветове карактерише слабија обојеност крунице (роза) и прашника (зелена), док тамне култиваре одликује интензивно (љубичасто) обојена круница и љубичастоплави прашници. Код других врста истог рода (*Petunia integrifolia* и *P. axillaris*), један ген регулише концентрацију нектара и морфологију (издуженост) перијанта, Надаље, код ириса (*Iris hexagona* и *I. fulva*) боју и морфологију цвета, као и карактеристике андрецеума такође контролише један ген, док код панстемона један ген регулише чак пет особина – боју цвета, карактеристике андрецеума, гинецеума, концентрацију нектара и морфологију перијанта. Плеитропизам је нарочито изражен у погледу морфологије – издужености чашице, крунице, прашника и тучка код две врсте панстемона прилагођене различитим начинима



Слика 28: Различит интензитет обојености крунице и прашника код два култивара петуније, услед плеиотропног ефекта гена одговорног за синтезу антоцијанина (*фото: Љубојевић, М.*)

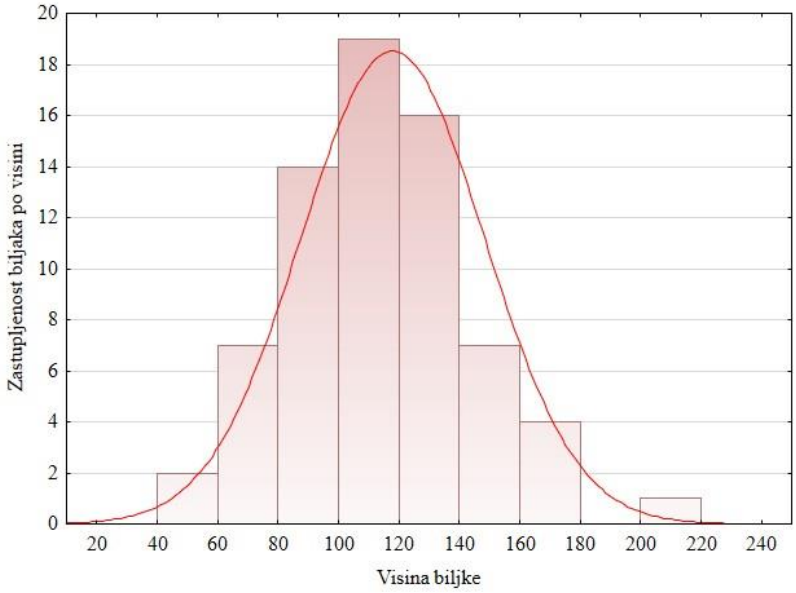
опрашивања. Код врсте *Panstemon neomexicanus* прилагођене опрашивању пчелама, круница, прашници и тучак су краћи у поређењу са *Panstemon barbatus*, чија је издужена круница интензивније обојена, производи више нектара, а прашници и тучак су дужи, прилагођени опрашивању од стране колибрија.

Још један интересантан ефекат гена, који се појављује код хортикултурног биља јесу **ксеније** и **метаксеније**. То су доминантне, поленовим карактеристикама изазване појаве у наслеђивању, које се јављају на ткивима, плодовима и семенима на мајчинској биљци у самој години оплодње, и не преносе се даље на потомство.

Иако рекомбинација и различити ефекти гена (попут плеиотропизма или епистазе) представљају унутрашњи, молекуларни механизам стварања варијабилности, они су само први део сложене слагалице експресије гена. Да би се разумело како се та оком невидљива генетичка архитектура претвара у особину – боју латице, отпорност на сушу или висину стабла, мора се изаћи из оквира самог гена. Тако ће се у наредном поглављу дефинисати три кључна стуба биологије: својство као предмет интересовања, генотип као наслеђени оквир и фенотип као крајњи резултат – оно што оплемењивачи и корисници – пејзажне архитекте заправо виде и бирају у врту. Разумевање овог „трија“ омогућава предвиђање колико на изглед биљке утиче њена генетика, а колико средина у којој расте.

Својство, генотип и фенотип

Својство или особина која се спољa види и жели побољшати оплемењивањем, представља одређену карактеристику фенотипа – висину и грађу биљке, димензије листа и цвета, отпорност на абиотичке и биотичке факторе, и принос код повртарских врста, воћака и винове лозе. Образовање својстава као што је у претходном поглављу приказано, може зависити од доминантно-рецесивног начина наслеђивања, уз појаву мултиплих алела и различитих интраалелних интеракција гена. Предвиђање крајњег исхода код квалитативних својстава, код овог начина наслеђивања је извесније, уз познавање Менделових закона. Док се менделовска, квалитативна својства углавном наслеђују по типу присутно-одсутно, округло-срцасто, тамно-светло својство, квантитативна или метричка својства не могу јасно да се поделе на тачне односе раздвајања, него прате криву нормалне дистрибуције фреквенција. По овој дистрибуцији највећи број варијанти потомства се налази око средње вредности и готово једнаком, мањом заступљеношћу у плус и минус варијанти, идући од средине ка крајевима криве (графикон 4).



Гафикон 4: Фенотипска дистрибуција висине потомства стубасте јабуке болеро (приказана хистограмом) у односу на нормалну дистрибуцију (приказану линијом)

Креирање модела сорте или култивара – скупа квалитативних и квантитативних карактеристика као жељеног резултата оплемењивања, не зависи само од генски условљених особина. Експресија гена и крајњи фенотип многих својстава зависи и од утицаја спољашњих фактора. Јасно је дакле да генотип није увек једнак фенотипу, као што је случај код квалитативних својстава детерминисаних мајор генима, услед чега је неопходно познавање генотипа и фенотипа, као и метода за мерење (процену) њиховог удела. Оплемењивање се у већини случајева не врши на ген, гене односно генотип, него на одређено својство (оком видљиви фенотип), те је сагледавање везе између генотипа и спољашње средине, као и њихова интерација важан део оплемењивачког процеса.

Фенотип и компоненте фенотипске варијабилности

Јединка у виду култивара, сорте, индивидуе сакупљене из дивље популације, као и било ког другог полазног материјала, одабраног за укрштање како би се побољшала одређена карактеристика или својство гајене биљке представља генотип, који у садејству са факторима спољашње средине чини фенотип. Укупну фенотипску варијабилност (σ^2_F) тако чине генотип (σ^2_G), са различитим деловањем гена, услови спољашње средине (σ^2_E), интеракција генотипа и еко-средине (σ^2_{GE}), али и неконтролисани фактори (σ^2_{error}), како је приказано у следећој формули:

$$\sigma^2_F = \sigma^2_G + \sigma^2_E + \sigma^2_{GE} + \sigma^2_{error}$$

Генотипска варијабилност се надаље може рашчланити на адитивни ефекат гена (σ^2_A), доминантан ефекат гена (σ^2_D), као и њихову интеракцију (σ^2_I):

$$\sigma^2_G = \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_I$$

Када се претходна два израза обједине, добија се формула за укупну фенотипску варијабилност квантитативних својстава:

$$\sigma^2_F = \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_I + \sigma^2_E + \sigma^2_{GE} + \sigma^2_{error}$$

У ранијим истраживањима процена генотипске у укупној фенотипској варијабилности вршила се путем коефицијента регресије, одступања од регресије, коефицијента варијације и процене ековаленце. Анализе новијег датума користе савременије методе попут анализе варијансе (ANOVA), анализе главних компоненти (PCA), анализе група (Cluster analysis) и анализе главне адитивне и мултиваријационе интеракције (AMMI). AMMI модел комбинује анализу варијансе, регресиону анализу и анализу главних компонената и као такав представља најпотпунији начин процене генотипске и фенотипске варијабилности. Анализа варијансе испитује адитивне ефекте, PCA анализира неадитивне ефекте, док регресиона анализа испитује мултиваријационе везе између доприноса генотипа и еко-средине. Сумирано, основу AMMI модела чини комбинација анализе варијансе са адитивним параметрима и анализе главних компонената са мултиваријационим параметрима. Према Zobel et al. 1998. године, AMMI модел карактерише следећи израз понашања генотипа (g) у условима средине (e).

$$Y_{ge} = \mu + \alpha_g + \beta_e + \sum_n \lambda_n \varepsilon_{gn} \acute{\eta}_{en} + \theta_{ge}$$

где је :

Y_{ge} – принос или нека друга посматрана особина, датог генотипа, у условима средине (e).

μ - општа аритметичка средина.

α_g - просечна девијација генотипа.

β_e - просечна девијација еко-средине.

λ_n - вредност карактеристичне, посебне вредности (eigenvalue) осе главне компоненте (PCA axes) n.

ε_{gn} - оцена главне компоненте генотипа за осу главне компоненте n.

$\acute{\eta}_{en}$ - оцена главне компоненте еко-средине за осу главне компоненте n.

N – број оса главних компонената, садржан у моделу.

Θ_{ge} - остатак, резидуа.

ε_{ger} – у случају када се у обзир узимају и понављања.

Први део модела представља анализу варијансе ($Y_{ge} = \mu + \alpha_g + \beta_e + \theta_{ge}$), а други део представља анализу главних компонената ($Y_{ge} = \mu + \sum_n \lambda_n \varepsilon_{gn} \acute{\eta}_{en} + \theta_{ge}$), те је јасно да AMMI модел представља комбинацију ова два. Разлику између PCA и AMMI анализе чини то што прва разлаже укупну варијансу на главне компоненте варијације, док се у другој врши раздвајање на адитивне и неадитивне компоненте (интеракција генотип/спољашња средина).

Еко-средину у којој биљка расте и развија се, чини велики број биотичких и абиотичких фактора, као и њихова стална интерација. У ширем смислу посматрано може рећи да су најчешћи чиниоци еко-средине, који модификују експресију гена елементи климе – падавине, температуре, инсолација и друго. Уже посматрано, сваки елемент у окружењу биљке, па и микроклима може извршити модификацију експресије гена, али у мањој мери у односу на главне климатске параметре. Свака биљка заузима јединствен животни простор, са различитим рељефом, земљишним карактеристикама (физичким и хемијским саставом), микрофлором и другим модификаторима, што се приликом калкулација појављује као грешка или σ^2_{error}. Праву еко-варијабилност треба разликовати од „развојне“ варијабилности која се може појавити услед различите фазе у којој се поједини биљни органи налазе. Листови једне исте биљке, па чак и гране могу имати сасвим различиту морфологију (урезаност, назубљеност ивице, облик лике) уколико су у питању веома млади листови у развоју, у односу на потпуно формиране листове. На базалном делу гране позиционирани су најстарији и потпуно формирани листови, на средишњем делу су нешто млађи листови, често још увек и фази развоја, која је идући ка врху гранчице све скорија, а листови млађи. Узорковање листова са нодуса (коленаца) ближе базалном делу гране и на истом месту код свих генотипова који ће се испитивати, елиминише грешку која би на овај начин настала.

Принос грожђа као резултат генотипа и екосредине

Принос, као једно од најкомплекснијих својстава послужиће као пример анализе стабилости, односно зависности овог параметра (фенотипа) од генотипа и фактора спољашње средине код 12 сорти грожђа (табела 12).

Девијација од укупног просека у овом огледу показала се далеко већом код генотипског просека, него код просека еко-средине. Варијабилност генотипа била је очекивана, будући да су у испитивању биле укључене стоне сорте, винске сорте, сорте са редовним и алтернативним рађањем, као и аутохтоне и интродуковане сорте. Класичном анализом варијансе утврђена је статистички значајна варијација оба адитивна извора варијације, и генотипа и еко – средине. Варијабилност генотипова, са 41,86% варијације у укупној варијацији огледа, показала се као много значајнија (скоро три пута већа) у односу на варијацију година, која је износила 14,73%. Међутим, интеракција генотип/спољашња средина, као мултиваријациона компонента, показала је највећи удео у укупној варијацији огледа, чак 43,39% .

Табела 12. Анализа варијансе за 12 сорти винове лозе током 9 посматраних година

Извор варијације	Степени слободе	Сума квадрата	Средина квадрата	F однос	F таб. 0,01	F таб. 0,05
Третмани	107	85,86	0,8024	8024	**1,00**	**1,00**
Генотип (G)	11	35,95	3,2685	32658	**2,18**	**1,75**
Година (E)	8	12,65	1,5812	15812	**2,51**	**1,94**
Блокови	18	0,0	0,0001	1,00	**1,87**	**1,57**
Интеракција (GxE)	88	37,26	0,4234	4234	**1,00**	**1,00**
PCA I	18	13,12	0,7287	7287	**1,87**	**1,57**
PCA II	16	8,82	0,5511	5511	**1,87**	**1,57**
PCA III	14	5,42	0,3874	3874	**1,87**	**1,57**
PCA IV	12	4,96	0,4136	4136	**2,18**	**1,75**
PCA V	10	2,71	0,2708	2708	**2,32 1,85**	
Остатак	18	2,22	0,1236	1236	**1,00**	**1,00**
Погрешка	198	0,02	0,0001			
Укупно	**323**	**85,88**	**0,2659**			

Посматрајући главне компоненте унутар интеракције генотип/спољашња средина, јасно је да прва компонента (PCA I) носи највећи део (35,21%). Друга компонента свега 12% заостаје за првом, али то је и даље веома висок проценат (23,67%) и веома велики утицај на принос.

Треба истаћи да тек пет оса објашњава 94% варијације интеракција. Принос је веома сложено или „супер својство“, те су нивои интеракције, односно значајности

ишли чак до осме варијабле. Једноставности ради, приказано је само првих 5 оса, али то не значи да остале немају значаја.

PCA I + PCA II = 58,88%

PCA I + PCA II + PCA III = 73,43%

PCA I + PCA II + PCA III + PCA IV = 86,74%

PCA I + PCA II + PCA III + PCA IV + PCA V = 94,01%

Како први и други фактор, чине чак 58,88 % целокупне варијације интеракције, у даљем тексту фокус ће бити само на њима. На основу података о приносу и вишегодишњих података о клими, изведеном AMMI анализом дошло се до закључка да су падавине имале пресудан утицај на принос, односно да је прва главна компонента интеракције висина падавина у току године, и превасходно у току вегетације. Као потврда, да су падавине прва главна компонента интеракције, изведена је корелациона анализа, која је показала да је коефицијент корелације падавина и приноса r = 0,332, док је коефицијент корелације температуре и приноса r = -0,246. Поређење података из AMMI анализе са вишегодишњим климатским показатељима, показало је да температура представља други главни чинилац. Када су посматране само средње месечне температуре, никакав значајан закључак се није могао извести. Међутим, анализа минималних и максималних месечних температура, дала је јасан одговор на питање који је то други значајан фактор. Највеће вредности интеракције (било да су PCA оцене високе негативне или високе позитивне), појавиле су се у годинама са јаким зимским мразевима и ниским пролећним температурама. Такође се дешавало да је максимална температура у јануару прелазила двадесети подеок, а да су се после неколико таквих дана појавили упорни и јаки мразеви. Како температуре и падавине увек заједнички делују, указала се потреба сагледавања понашања генотипова и еко-средина, у односу на оба посматрана главна фактора интеракције. Ово је могуће извести преко дводимензионалног графика, где се на апсцису наносе вредности PCA 1, а на ординату вредности оцене PCA 2.

Са графикона 5 се закључује да су генотипови око центра најстабилнији, а еко-средине најповољније. Мада се ни један генотип у погледу приноса не може назвати стабилним, међу овако нестабилним сортама, препорука за гајење дала би се сортама G7, G8, G10 и G11. Будући да је утврђена значајна корелација приноса, падавина и температуре, у наредном периоду истраживања и рада, пажња се може посветити управо ублажавању неповољног деловања ових чиниоца (нпр. наводњавањем).

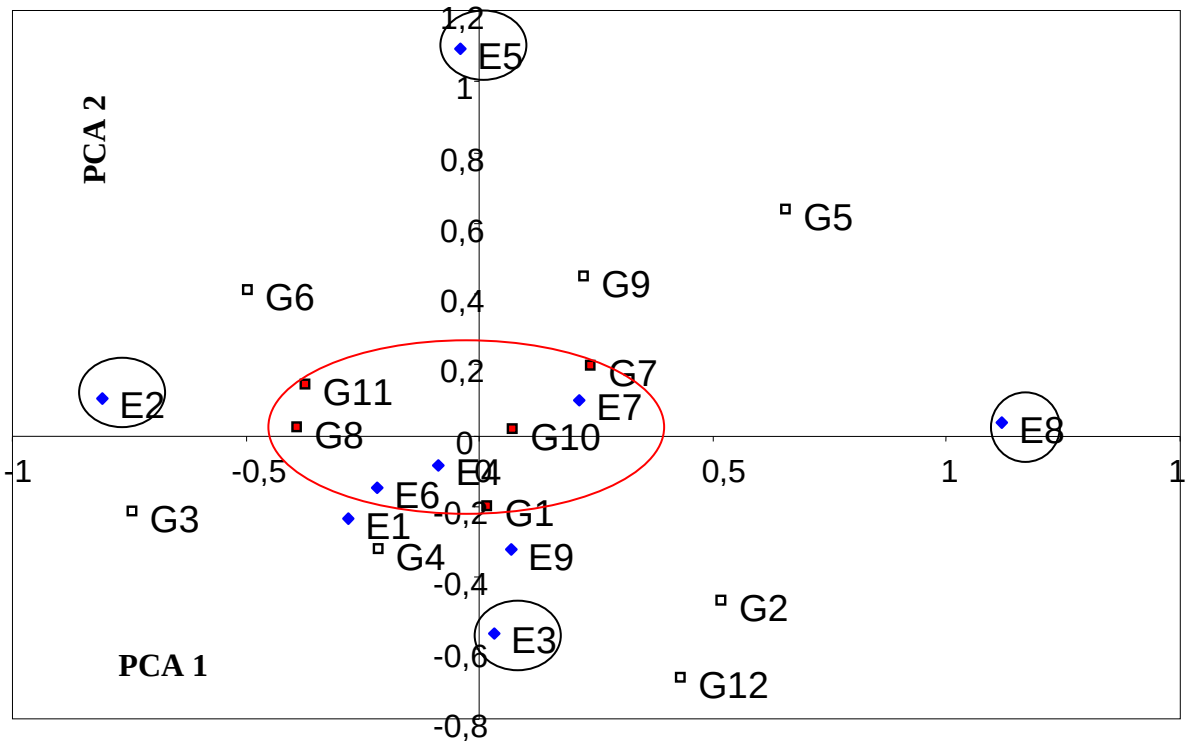


График 5: Распоред испитиваних сорти (генотипова) грожђа и година (екосредина) према спроведеној AMMI анализи

Анатомија припадника рода *Prunus* као резултат генотипа и екосредине

Сасвим другачији је пример квантитативних својстава са великим учешћем генотипске у укупној фенотипској варијабилности дат кроз случај анализе попречних пресека и ткива гранчица, као и спроводних судова – трахеја код неколико врста и међуврсних хибрида у оквиру рода *Prunus*. Прунуси су вишегодишње дрвенасте врсте, које током дугог живота формирају усправно дебло, одговорно за стабилност, раст и развој биљке. Трахеје као структурни и функционални елементи ксилема, представљају важан фактор напред наведене улоге дебла. Наиме, у току једне до две године, трахеје углавном представљају основне јединице спровођења воде и минералних материја асцендентно из кореновог система у круну, док као градивни део ксилема доживотно представљају механичку потпору биљци. Током две године, испитивањем је обухваћено пет врста (*P. avium, P. mahaleb, P. cerasus, P. canescens, P. maackii*), четири међуврсна хибрида, један хибрид из повратног укрштања (енг. „*backcross*“ хибрид) и седам клонова међуврсних хибрида сложеног хибридног порекла. Велика варијабилност материјала и већи број понављања у овом случају је одабран као метод да се надомести недостатак већег броја година или локалитета. Полази се, као и у претходном случају, од анализе варијансе, те генотипској у укупној фенотипској варијабилности, односно рачунања херитабилности у ширем смислу. Коефицијенти генетичке (GCV) и фенотипске (PCV) варијације представљају степен генетичког, односно фенотипског варирања, у односу на просечну вредност дате особине (Bhagasara et al., 2017). Удео генетичке варијабилности у укупној фенотипској варијабилности, квантитативних својстава, представља херитабилност (h^2), према формулама:

$$\text{GCV}= \frac{\sqrt{\sigma_G^2}}{\bar{x}} \times 100$$

$$\text{PCV}= \frac{\sqrt{\sigma_F^2}}{\bar{x}} \times 100$$

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_F^2} \times 100$$

где σ_G^2 представља генетичку варијансу, а σ_F^2 представља фенотипску варијансу.

Херитабилност, као коефицијент наследности особина у ширем смислу, зависи од удела генотипске у укупној фенотипској варијацији. Високи коефицијенти херитабилности, односно велики удео генотипске у укупној фенотипској варијабилности, морфометријских особина указују на постојаност својстава и слаб утицај спољашње средине на њихово испољавање. Обрнуто, ако је генотипска у укупној фенотипској варијацији мањег удела, утицај спољашњих фактора на развој особина је велики и потомство може бити веома различито у односу на родитеље који су коришћени у укрштању.

Анализа је, у овом примеру, показала да особине везане за радијални раст (условљене активношћу камбијума и означене браон бојом у табели 13), имају мању херитабилност. Иако се у генетици и оплемењивању тежи особинама које су стабилније и показују мању реакцију на услове еко-средине, у овом случају пластичност камбијума је више него пожељна особина. Код врста које не поседују пластичност камбијума, дешава се да приликом смене сушних и периода обилних падавина, камбијум трајно заустави своју активност, а биљке заврше раст већ током јуна – јула месеца (чиме из године у годину слабе и на крају се суше). Насупрот њима, врсте које одликује камбијална активност способна да се прилагоди циклусима суше и падавина, покрећу и заустављају радијални раст са сваким новим циклусом, остављајући видљиве трагове – лажне годове, лажне прстене ксилема на попречним пресецима гранчица. Испоставило се да су главни диктирајући фактори управо **падавине** и **температура** (Ljubojević et al., 2018), **као што је био случај и код приноса грожђа**. Раст и развој ових адаптабилних врста се нормално одвија током вегетације и тек крајем лета престаје активност камбијума када су потпуно спремне за мировање током зиме.

Анализом резултата је утврђено да наведене макроанатомске карактеристике имају херитабилност у рангу од само 16,2% за проценат перидерма до 51,2% за проценат флоема (табела 13). Тако мала херитабилност директно указује да на формирање макрокарактеристика у великој мери утичу фактори спољашње средине. Микроанатомске карактеристике, карактеристике самих трахеја – просечна површина, минимална и максимална утврђена вредност, процентуална заступљеност по класама величине трахеја и изведена теоријска проводљивост, имају непроцењиви значај у снабдевању биљака водом и минералним материјама. Из тог разлога не чуди податак да је код ових особина херитабилност ишла чак до 76,3%, уз вредности које нису биле мање од 45%.

Табела 13: Варијабилност и херитабилност макро- и микроанатомских карактеристика једногодишњих грана дивергентне гермплазме у оквиру рода *Prunus*

Особина	GCV (%)	PCV (%)	σ_g^2	σ_p^2	h^2
Површина попречног пресека	21,7	31,9	3,002	6,510	46,1
Површина сржи	32,2	46,7	0,036	0,076	47,4
Проценат сржи	17,9	36,0	1,775	7,225	24,6
Површина ксилема (дрвета)	24,9	40,0	0,780	2,020	38,6
Проценат ксилема	9,20	15,6	15,86	46,06	34,4
Површина флоема	20,8	30,8	0,418	0,914	45,7
Проценат флоема	9,76	13,6	15,08	29,48	51,2
Површина перидерма	21,1	46,1	0,023	0,110	25,0
Проценат перидерма	10,7	26,7	1,010	6,250	16,2
Просечна површина трахеја	21,8	24,9	15436	20242	76,3
Максимална површина трахеја	19,7	24,9	36646	58421	62,7
Минимална површина трахеја	23,3	31,4	4674	8431	55,4
K_h видног поља	31,6	37,4	0,005	0,007	71,4
K_h укупног ксилема	45,4	64,4	37,20	75,00	49,6
% трахеја мањих од 300 μm^2	119	141	181,85	257,2	70,7
% трахеја 300 – 700 μm^2	21,7	31,9	180,71	392,3	46,1
% трахеја већих од 700 μm^2	65,1	80,1	301,52	457,32	65,9

Особине ксилема и трахеја, нису „супер својство“ као принос, те је анализа главних компоненти (PCA) одабрана као најпогоднија анализа за овај пример. Анализа главних компонената је показала да су особине, које највише доприносе укупној варијабилности (61,1%) и дефинишу прву осу површина читавог пресека, ксилема и флоема, као и особине везане за величину трахеја (табела 14). Друга оса је дефинисана процентом ксилема и објашњава следећих 12,7% варијабилности, док је трећа оса дефинисана процентом флоема и објашњава 11,4% варијабилности узорка. У табели 14 назначене су вредности које су биле значајне за прве три осе.

Табела 14: Анализа главних компоненти варијабилности макро- и микроанатомских карактеристика једногодишњих грана дивергентне гермплазме у оквиру рода *Prunus*

Особина	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5
Површина попречног пресека (mm^2)	**0,861**	0,202	-0,033	-0,156	-0,394
Површина сржи (mm^2)	0,671	-0,378	0,129	0,316	-0,502
Проценат сржи	0,147	-0,659	0,215	0,538	-0,320
Површина ксилема (дрвета) (mm^2)	**0,803**	0,447	0,121	-0,121	-0,304
Проценат ксилема	0,317	**0,817**	0,422	0,088	-0,023
Површина флоема (mm^2)	**0,748**	0,118	-0,360	-0,121	-0,395
Проценат флоема	-0,365	-0,229	**-0,791**	0,117	0,087
Површина перидерма (mm^2)	0,587	-0,363	0,175	-0,652	-0,219
Проценат перидерма	-0,113	-0,641	0,279	-0,681	0,124
Просечна површина трахеја (μm^2)	**0,950**	-0,144	-0,108	0,098	0,090
Максимална површина трахеја (μm^2)	**0,910**	-0,107	-0,118	0,056	0,144
Минимална површина трахеја (μm^2)	**0,859**	-0,208	-0,087	0,055	0,086
K_h видног поља	**0,880**	-0,146	-0,131	0,008	0,349
K_h укупног ксилема	**0,939**	0,151	0,039	-0,075	0,072
% трахеја мањих од 300 μm^2	-0,680	-0,035	0,511	0,094	0,092
% трахеја 300 – 700 μm^2	-0,462	0,260	-0,525	-0,259	-0,231
% трахеја већих од 700 μm^2	**0,921**	-0,200	0,070	0,155	0,131
Својствена вредност	**10,2**	12,5	14,5	15,4	16,3
Кумулативна објашњена пропорција	**61,1**	73,8	85,2	90,6	95,7

Приказани су примери испитивања фенотипске и генотипске варијације код вишегодишњих врста у пољским условима, где је мали број фактора под контролом и утицајем човека. Са друге стране, оплемењивање бројних хортикултурних врста може бити знатно олакшано уколико се испитивање врши у контролисаним условима. Да би се елиминисале нерегуларности ограничавајућих фактора еко-средине, у оплемењивачким програмима процес селекције је пожељно вршити у вештачким условима у оквиру стакленика, пластеника, клима-комора, лабораторија и сличним контролисаним условима. На овај начин се може пратити наслеђивање тачно одређених особина, на пример само отпорности/толерантности на сушу, на заслањеност земљишта, отпорности/толерантности на одређене проузроковаче гљивичних обољења или вирусе, ниске температуре и измрзавање и друго.

Мутације гена и генома

Мутације се дефинишу на разне начине, али, углавном, под мутацијама се подразумевају промене у генетичком материјалу једне јединке, које се преносе на потомство. Некада се мутације дефинишу и као све оне промене које нису наслеђене од родитеља, а преносе се и појављују у потомству. Најпрецизније, мутација је промена у секвенци ДНК у геному. За еволуцију органских бића од значаја су само оне промене генетичког материјала (својстава) или процеса које се преносе на потомство. Такве наследне промене су назване „sport“ односно мутације, за разлику од ненаследних промена или модификација. Промене постојећих генотипова могу се створити првенствено променама основног материјала наслеђивања и уграђивањем корисних промена у биљке. Када дође до промене редоследа нуклеотида, било спонтаним путем или индуковањем од стране човека, те промене се преносе и одржавају кроз генерације. Грешке могу настати изменом редоследа база, супституцијом једне базе са другом, губитком једне или више база (дефиција) или инверзијом база унутар појединих сегмената ДНК. Било да мутације настају спонтано или индуковано, постоје места у геному која су „пријемчивија” за њих, те се поједине мутације гена чешће одвијају, а таква места су названа горућа места (engl. „*hotspots*“), где мутације могу бити и до 100 пута чешће. Промене у коду матичне ДНК имају за последицу промене у кодону информационе РНК, услед чега долази до везивања друге аминокиселине и промене у синтези протеина, што се манифестује као промена у функцији или грађи организма код ког се промена десила. У оним гранама пољопривреде, где се коначан производ не користи у исхрани, као што је случај у цвећарству и декоративној дендрологији, мутације су биле и остају један од најзначајнијих извора варијабилности. Често је довољно да дође до промене у боји и облику цвета (слика 29), па да се економска добит вишеструко повећа.



Слика 29: Мутације код лала – са назубљеном ивицом (лево), виридифлора (у средини) и дупли цветови (десно) (*Фото*: *Ђукић, К. и Лоц, М.*)

Упечатљив је пример мутација код голосеменица, које доводе до смањене продуктивности и адаптивности, као што су патуљаст или жалостан раст, атипична грађа крошње, као и промене у вегетативним или генеративним органима, што представља изузетно вредан материјал за хортикултуру. Примери таквих мутација су

Larix decidua 'Pendula' (слика 30), *Pinus strobus* 'Pendula', *Picea abies* 'Pendula', *Tsuga canadensis* 'Pendula', *Chamaecyparis obtusa* 'Nana', *Juniperus squamata* 'Blue Star' (слика 31) и *Juniperus procumbens* 'Nana'.



Слика 30: Стабло и падајуће гране *Larix decidua* 'Pendula' (*Фото*: *Јокић, Б.*)



Слика 31: Изузетно патуљасти мутант *Juniperus squamata* 'Blue Star' (*Фото*: *Атанасов, К.*)

Већина мутација је негативна са становишта опште адаптивне вредности организма, а тиме и са агрономског аспекта. Уколико мутације доводе до крупнијих (за живот виталних) промена, онда оне у крајњој линији постају леталне, те такав организам (мутант) није у стању да преживи. Понекад, мутације могу изазвати крупне промене у организму и довести до значајних промена бројних својстава, али ће организам (биљка) бити нормално развијена, са изузетком генеративних органа. У оваквом случају мутант се успешно развије у биљку, али је стерилан и није у стању да пренесе своја мутирана својства на наредну генерацију, изузев вегетативним размножавањем.

Варијабилности јединки у популацији значајно доприносе мутације. Догађају се у свим организмима и ћелијама, као резултат физиолошких процеса и интеракције са животном средином. Такве мутације се називају спонтане и узрок њиховог постанка није познат. За разлику од њих, мутације које изазива неки познати фактор спољашње средине су индуковане мутације. Фактори који доводе до мутација називају се мутагени. То могу да буду хемијски, физички или биолошки фактори. Колхицин је хемијски агенс, изолован из биљке мразовца (*Colhicum autumnale*) који се употребљава за индуковање полиплоидије. Колхицин делује на деобу ћелије, током митозе инхибира синтезу деобног вретена и цитокинезу, те се због тога број хромозома у ћелији удвостручи, о чему ће бити више речи у поглављу „Оплемењивање мутацијама“.

Епигенетика – некодиране наследне информације

Традиционално схватање наслеђивања особина везано је за информације записане на двоструком ДНК ланцу, које су путем транскрипције и транслације преносе на потомство. Новија истраживања довела су до проширења схватања функционисања саме ДНК и њених функција. Епигенетика је веома младо поље генетике, чији је фокус проучавање наследних промена у функцији гена које се јављају без промене у секвенци ДНК. Последњих година ова област науке привлачи све веће интересовање, како се све већи број доказа за њено постојање појављује. Будући да промене на ДНК нема, а оне су видљиве на фенотипу потомства, објашњење лежи у промени функционисања ДНК, односно различитом веома комплексном одговору на различите факторе спољашње средине. Епигенетички механизми се све чешће наводе као важан начин на који геном реагује на услове животне средине. Епигенетички показатељи, попут метилације ДНК и модификације хистона, могу бити изазване ефектима спољашње средине и доводе до трајних промена у експресији гена, које утичу на крајњи фенотип организма. Епигенетички механизми су у новије време довели до објашњења пластичности код појединих врста или јединки, што омогућава да се генотипови боље адаптирају или да услови околног екосистема обликују будућу експресију гена. Век у ком живимо ће имати огроман значај у разумевању како ови механизми утичу на биологију човека, животиња и биљака, као и која је њихова улога и утицај на екологију и еволуцију у целини.

Реч **епигенетика** потиче из грчког језика и сама њена структура открива суштину појма.

- **„Епи“ (ἐπί)** значи „на“, „изнад“ или „поврх“. У научном контексту то означава нешто што се надовезује или стоји изнад основног процеса.
- **„Генетика“** долази од грчке речи *genesis* – „порекло“, „стварање“, „рођење“. У биологији, генетика је наука која проучава наследне информације записане у ДНК.

Када се ове две речи споје, добија се појам **епигенетика**, који дословно значи „оно што је изнад генетике“. То не значи да епигенетика замењује генетику, већ да се бави додатним слојем регулације – начином на који се гени користе, активирају или искључују, без промене у самом генетичком коду.

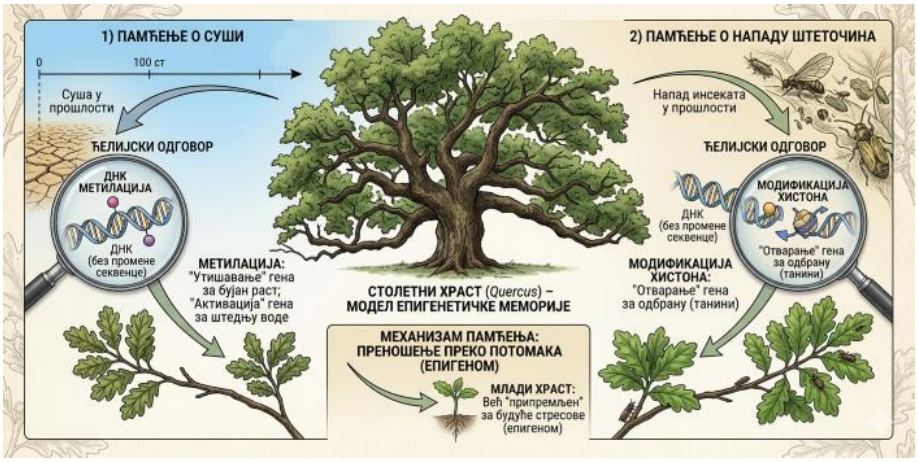
Историјски гледано, термин епигенетика увео је британски биолог Конрад Вадингтон тридесетих година 20. века. Он је желео да објасни како се из генотипа развија фенотип, односно како наследне информације записане у ДНК доводе до видљивих особина организма. Вадингтон је епигенетику видео као процес који стоји „изнад“ генетике – као додатни слој регулације који управља развојем. У наредним деценијама појам је добијао све јасније научно значење. Шездесетих и седамдесетих година истраживачи су открили да постоје хемијске промене на ДНК и хистонима које утичу на активност гена без промене секвенце. То је био први корак ка модерном разумевању епигенетике. Осамдесетих и деведесетих година појам је добио молекуларну основу. Откривено је да метилација ДНК и модификације хистона могу трајно утицати на експресију гена. Истовремено, појавила су се истраживања о некодирајућим РНК молекулима као новим регулаторима. Епигенетика је тако постала призната као засебна област генетике.

Данас епигенетика има важно место у биологији. Она објашњава како фактори средине – исхрана, стрес, токсини, климатске промене – могу утицати на експресију гена и фенотип. Истраживања показују да епигенетички механизми имају улогу у развоју болести, адаптацији врста и еволуцији. У медицини, епигенетика је постала кључна за разумевање карцинома, неуролошких поремећаја и метаболичких болести, док у екологији објашњава како организми брзо реагују на промене у околини.

Епигенетички механизми

Најважнији епигенетички механизми укључују метилацију ДНК, модификације хистона и деловање некодирајућих РНК молекула. Метилација ДНК подразумева додавање метил група на одређене делове генома, што може трајно утицати на активност гена. Модификације хистона мењају начин на који је ДНК упакована у хроматин, чиме се регулише приступ генима и њихова експресија. Некодирајуће РНК, попут микроРНК, делују као регулатори који утичу на стабилност и превођење информационе РНК. Епигенетички процеси имају кључну улогу у развоју организма, јер омогућавају да се исти генотип може различито испољити у зависности од услова. Они су одговорни за појаве као што су ћелијска диференцијација, где све ћелије имају исти генетички материјал, али различите функције. Поред тога, епигенетика објашњава и феномене као што су импринтинг гена, где се одређени гени активирају или искључују у зависности од родитељског порекла.

У екологији и еволуцији, епигенетика се све више препознаје као механизам који омогућава брзу адаптацију врста на промене у околини, без потребе за дуготрајним генетичким мутацијама. Тако се епигенетика посматра као мост између генетике и спољашњих фактора, који обликује фенотип и утиче на еволутивне процесе. Епигенетика у биљкама представља поље које проучава наследне промене у експресији гена без измена у секвенци ДНК. Последњих година истраживања су показала да биљке користе епигенетичке механизме као одговор на различите облике стреса – сушу, високе температуре, салинитет земљишта или нападе патогена. Ови механизми омогућавају биљкама да се прилагоде условима средине и да „памте“ претходне стресне ситуације, што им даје предност у будућим условима (слика 32).



Слика 32: Илустрација „епигенетичког памћења“ код вишегодишњег биља (*фото: Љубојевић, М.*)

Један од кључних концепата је прајминг, процес у коме биљка након благог стреса постаје отпорнија на будуће, теже услове. Прајминг делује као „тренирање“

биљке, јер се у њеном геному и епигеному бележе промене које омогућавају бржи и ефикаснији одговор. Други важан концепт је соматска меморија стреса. Она подразумева да одређене епигенетичке промене остају присутне и након што стрес прође, па се преносе на нове ћелије током деобе. Типичан пример епигенетичке контроле развоја путем спољашњих фактора је вернализација (јаровизација). Код многих вишегодишњих и двогодишњих врста, цветни индуктори су блокирани специфичним генима (нпр. FLC ген). Дуготрајно излагање ниским температурама изазива епигенетичко „утишавање“ ових гена путем модификације хистона и метилације ДНК. Ова промена је стабилна и након престанка хладноће, што омогућава биљци да „памти“ да је зима прошла и да у пролеће започне цветање. Без овог епигенетичког меморијског записа, биљка би остала у вегетативној фази. На тај начин биљка задржава „сећање“ на претходне услове и може да реагује боље у будућности. Тиме епигенетичка меморија стреса има велики значај за разумевање аклиматизације и адаптације. **Аклиматизација** представља краткорочно прилагођавање индивидуе на услове средине, док **адаптација** подразумева дугорочне промене у популацији. Ово има директан утицај на пољопривреду, јер разумевање епигенетичких механизама може помоћи у стварању сорти које боље подносе климатске промене. Такве сорте би имале већу отпорност на сушу, високе температуре или салинитет земљишта, што је од пресудног значаја за стабилну производњу хране у будућности. Епигенетичка меморија стреса је проучавана и код украсних биљака, где показује како оне могу да се прилагоде условима средине и задрже „сећање“ на претходне стресове.

Метилација ДНК

Метилација ДНК је један од најважнијих епигенетичких механизама који регулише активност гена без промене секвенце ДНК. Она подразумева додавање метил група (- CH_3) на цитозинске остатке унутар C-G динуклеотида. Овај процес не мења сам редослед нуклеотида, већ утиче на то да ли ће одређени ген бити активан или искључен. На тај начин метилација делује као „молекуларни прекидач“ који контролише експресију гена.

Улога метилације у развоју организма је пресудна. Током ембрионалног развоја, метилација омогућава да се исти геном различито испољи у различитим ћелијама, што доводи до диференцијације. Тако се формирају нервне, мишићне, епителне и друге врсте ћелија, иако све имају идентичан генетички материјал. Метилација такође обезбеђује „ћелијску меморију“, јер се једном успостављени обрасци метилације преносе током деобе ћелија, чувајући њихов идентитет.

Метилација има и заштитну улогу. Она спречава неконтролисану активност покретних елемената у геному, који би могли да изазову мутације и наруше стабилност генома. На тај начин метилација доприноси очувању интегритета наследног материјала.

Ипак, фактори спољашње средине могу утицати на метилацију. Исхрана, токсини, стрес или климатски услови могу довести до промена у обрасцима метилације. На пример, недостатак фолата и витамина Б12 у исхрани људи може утицати на нормалну метилацију, док изложеност загађењу или тешким металима може довести до абнормалних образаца.

Неправилна метилација може имати озбиљне последице. Хиперметилација, односно прекомерно додавање метил група, може искључити гене који контролишу деобу ћелија, што је повезано са развојем карцинома код људи. Са друге стране, хипометилација, односно недовољна метилација, може довести до неконтролисане експресије гена и геномске нестабилности.

У контексту хортикултуре, епигенетика игра кључну улогу код вегетативног размножавања. Иако су клонови генетички идентични, они могу показивати разлике у бујности или отпорности због специфичних образаца метилације ДНК који су накупљени у матичној биљци (феномен познат као сомаклонална варијабилност). Такође, код калемљења, све је више доказа да некодирајуће РНК могу путовати кроз спроводне судове из подлоге у племку, изазивајући епигенетичке промене које утичу на фенотип сорте, што отвара потпуно нове путеве у разумевању интеракције подлога-племка.

Модификације хистона

Модификације хистона представљају други велики епигенетички механизам који регулише експресију гена. Хистони су протеини око којих је ДНК намотана и заједно са њом граде хроматин. Начин на који је ДНК упакована у хроматин одређује да ли ће гени бити доступни за транскрипцију или ће остати „скривени".

Основни принцип је да хемијске промене на хистонима мењају структуру хроматина. На пример, ацетилација хистона (додавање ацетил група) обично доводи до „отварања" хроматина, чиме гени постају доступни и активни. Са друге стране, метилација хистона може имати двоструки ефекат – у зависности од положаја и броја метил група, она може или активирати или утишати гене. Поред ових, постоје и друге модификације као што су фосфорилација и убиквитинација, које додатно утичу на динамику хроматина.

Улога модификација хистона у развоју је пресудна. Оне омогућавају да се исти геном различито користи у различитим ћелијама, што доводи до диференцијације и специјализације. Такође, модификације хистона учествују у процесима као што су поправка ДНК, репликација и одговор на стрес.

Фактори спољашње средине могу утицати на ове модификације. Исхрана, токсини, температура или патогени могу довести до промена у обрасцима модификација хистона, што резултира трајним променама у експресији гена. На тај начин, хистони делују као „молекуларни посредници" између генома и околине.

Некодирајуће РНК (ncRNA)

Некодирајуће РНК (ncRNA) су молекули РНК који се не преводе у протеине, али имају важну регулаторну улогу у ћелији. Најпознатије групе су микроРНК (miRNA) и мале интерферентне РНК (siRNA), али постоје и дуге некодирајуће РНК (lncRNA).

Основни принцип је да ови молекули утичу на стабилност и превођење информационе РНК (mRNA). Када се miRNA веже за одређену mRNA, она може да спречи њено превођење у протеин или да доведе до њене разградње. На тај начин некодирајуће РНК делују као „фини регулатори" који контролишу колико ће се одређени протеин производити.

Улога у развоју и диференцијацији је огромна. Некодирајуће РНК учествују у процесима као што су формирање ткива, одговор на стрес и имунолошке реакције. Оне омогућавају да се исти геном различито користи у различитим условима, што доприноси пластичности организма.

Фактори спољашње средине могу утицати на ncRNA. На пример, стрес, исхрана или изложеност токсинима могу променити обрасце експресије miRNA, што

доводи до трајних промена у експресији гена. Ово је један од начина на који околина обликује фенотип без промене у ДНК секвенци.

Да ли је Ламарк био у праву?

Иако је Дарвинова теорија природне селекције поставила темеље модерне биологије, Ламаркова идеја о „наслеђивању стечених особина" доживљава своју ренесансу кроз епигенетику, нарочито у специфичним условима градске средине. У природи, еволуција путем генетичких промена траје хиљадама година. Међутим, урбанизација се дешава сувише брзо да би се биљке генетички прилагодиле. Ту на сцену ступа „ламаркистички" механизам – епигенетичка адаптација односно брзи одговор на стрес. Наиме, дрво у граду се свакодневно бори са топлотним острвима, асфалтом и загађењем. Оно нема времена за мутације, већ користи епигенетичке маркере (метилацију) да „утиша" или „активира" гене који му помажу да преживи сушу, инсолацију или високе температуре. Градска средина је „школа" за биљке. Биљка која је преживела екстремно лето у граду „памти" тај стрес (ћелијска меморија). То је заправо ламаркистички принцип по ком средина (град) мења функцију гена током живота јединке, припремајући је за будуће изазове. Ако се погледа детаљније, пре ове школе биљка је већ имала припрему или „тренинг". Расадник у ком је садница произведена није само место узгоја, већ својеврсна „епигенетичка вежбаоница" у којој се кроз процес прајминга саднице постепено излажу контролисаним стресовима. Ово „тренирање" омогућава формирање специфичне соматске меморије, чиме се биљка молекуларно припрема да након садње у суровом урбаном језгру одговори брже и ефикасније, ослањајући се на већ успостављене епигенетичке механизме отпорности.

Ако се део тих епигенетичких информација пренесе на потомство (семе) или кроз резнице (вегетативно), добију се биљке које су „научиле" како да живе у граду. Тако старе идеје нису погрешне, већ су само чекале технологију и молекуларну биологију да буду потпуно доказане. У доба климатских промена и екстремне урбанизације, ослањање само на „спору" генетику неће бити довољно, те је фокус на брзој епигенетици новина која чека оплемењиваче током 21. века.

Начини планског оплемењивања биљака

Оплемењивање биља се често везује за селекцију супериорних генотипова и њихову директну или индиректну употребу у стварању нових сорти. Уколико се у једној биљци – генотипу налазе све жељене позитивне карактеристике, самом селекцијом и даљим вегетативним умножавањем долази до стварања нове сорте или култивара (директна употреба). Насупрот томе, уколико се у два или више генотипа налазе жељене карактеристике, прво се мора извршити њихова рекомбинација путем укрштања, и тек потом вршити селекција на нивоу потомства (индиректна употреба). Спајање генотипова не мора се вршити само генеративних путем (укршањем), него и вегетативно, путем калемљења. Ова три типа оплемењивања – селекција, хибридизација и калемљење – представљају конвенционалне (класичне) начине оплемењивања. Искоришћавање хетерозиса као последице укрштања две чисте линије (две инбред линије), такође спада у класичан начин оплемењивања. Као што је већ поменуто селекција је стара колико и појава самосвести, док је хибридизација добила на значају након открића Грегора Мендела 1900. године. Како су све особине биљака под контролом гена лоцираних на хромозомима, конвенционално оплемењивање се може сматрати манипулисањем комбинацијама хромозома односно гена. Поред класичних начина оплемењивања са развојем науке и технологије нови начини оплемењивања добијају на значају. То су пре свега индуковане мутације, култура ткива, хромозомски инжењеринг, фузија протопласта и маркер аиситирана селекција.

Селекција је настарији и најједноставнији вид оплемењивања, који сеже у најраније доба људске цивилизације, али траје и до данашњих дана. Главне одлике овог вида оплемењивања су селекција из великог броја јединки или велике почетне и веома варијабилне популације, слабо познавање генотипа, масовна елиминација потомства које није задржало жељене особине, тестирање потомства на већем броју локалитета и током више сукцесивних година како би се утврдио допринос генотипске у укупној фенотипској варијацији. Генотипови који се издвајају путем селекције често показују одличну прилагођеност локални условима, где је популација била изложена природном тестирању од стране локалне еко-средине и сету биотичких и абиотичких повољних и неповољних спољашњих фактора.

Хибридизација је најзаступљенији вид унапређења хортикултурног биља, чија је примена имала значаја током свих фаза оплемењивања кроз историју. Хибридизацијом су се прво несвесно, а касније свесно и плански спајале особине родитеља и стварале нове комбинације каквих раније није било. Број генотипова, у зависности од одабране комбинације родитеља, метода и технике, који се у потомству одбацује услед непожељних особина, много је мањи у односу на селекцију из природних популација. Планирањем родитељских комбинација за укрштање повећава се извесност, смањују трошкови и скраћује период неопходан за оплемењивање и добијање жељених особина у потомству. Уколико се хибридизација култивара или сорти врши са генотиповима из популација дивљих сродника ради увођења пожељних особина попут отпорности/толерантности на патогене или абиотичке факторе, неизвесност се повећава услед уношења вишеструких негативних карактеристика. Тако родитељски парови, односно материјал који стоји на располагању као извор жељених особина, диктира (условљава) све поступке везане за процес хибридизације, а о њима ће детаљно бити речи у поглављимима која следе. Током хибридизације (слика 33) долази до рекомбинације гена, али и испољавања свих скривених ефеката обрађених у претходном поглављу, чиме се генетички диверзитет унутар и између врста константно надограђује.

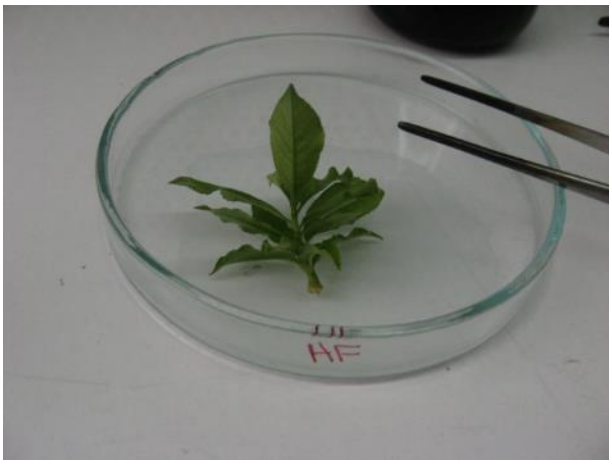


Слика 33: Планска хибридизација – наношење полена сакупљеног са биљке одабране као очинска на жиг тучка биљке одабране као мајчинска, код дрвенасте (лево) и зељасте врсте (десно) (*фото: Љубојевић, М.*)

Мутације, природна појава која увек превазилази еволутивне потребе врсте, у спонтаним условима, без икаквог деловања човека и под притиском природне селекције, у малом проценту могу допринети унапређењу хортикултурног биља. Редовним праћењем и анализом, веома пажљивим уочавањем и издвајањем мутаната из природних популација знатно се обогаћује генофонд. Уколико су мутације планске, индуковане од стране човека, оне су извор великог броја сорти и култивара код већине орнаменталних врста. Најчешћа мутација корисна за добијање нових култивара и сорти у шумарству и хортикултури је полиплоидија (повећавање бројева читавих сетова хромозома). Полиплоиде у највећем броју случајева одликује повећање прираста, масе и димензија главних вегетативних и генеративних органа, што често води већој естетској вредности и варијабилности хортикултурног биља. Услед већег броја гарнитура хромозома, долази до неправилне деобе и стерилности, што такође може представљати предност, услед нпр. одсуства формирања сочних плодова који прљају тротоаре, својом тежином представљају опасност по аутомобиле на паркинзима, својим хемијским саставом могу угрозити здравље корисника зелених површина и слично.

Наведени начини оплемењивања (селекција, хибридизација и мутације) теку и текли су независно од човека милионима година, док их је својим деловањем и свесним манипулисањем он само убрзао и усмерио ка својим потребама. Насупрот овим начинима, последњих деценија развијене су биотехнолошке методе, које захтевају специјализоване просторије, опрему, обучене истраживаче и велика улагања, али за узврат пружају много већу контролу и прецизност у планирању и добијању резултата. Биотехнологија је научна дисциплина која се бави истраживањем живих организама (биљака, животиња и микроорганизама) у индустрији, са крајњим циљем њиховог коришћења у заштити околине, медицини и пољопривреди (Popov, 2007).

Биотехнологија тако представља спој инжењеринга и природних наука, усмерен ка унапређењу великог броја активности од значаја за људску егзистенцију. Иако се данас биотехнологија везује за веома савремене лабораторијске методе и технике манипулације генетичким материјалом, она у ширем смислу постоји одавно и обухвата сасвим једноставне процедуре које су водиле константном напретку пољопривреде и индустрије (врење и ферментација, производња органских ђубрива, доместификација и гајење културних биљака...). У најширем смислу посматрано, већ наведене традиционалне методе оплемењивања и пољопривредна производња сама по себи, могу се сматрати биотехнологијом, јер манипулишу живим организмима. У оквиру предмета „Оплемењивање хортикултурног биља“ и истоименог уџбеника, ипак поједностављено под биотехнологијом сматраће се савремени приступи и методе као што су култура ткива (слика 34), *in vitro* селекција, соматска хибридизација, генетички инжењеринг и молекуларна биологија.



Слика 34: Биљни експлант (избојак) припремљен за фазу ожиљавања применом културе ткива (*фото: Остојић, Ј.*)

Познавање основних принципа генетике и компонената фенотипске варијабилности не гарантује успех у оплемењивању жељених својстава хортикултурног биља. Правилан одабир начина оплемењивања, уз карактер почетног материјала, који стоји на располагању условљава ток и трајање, као и успех оплемењивачког процеса. У поглављима која следе ће се из тог разлога детаљно обрадити сваки од наведених начина оплемењивања, њихов значај у оплемењивању хортикултурних, али и биљака уопште.

Селекција из природних и доместификованих популација

Селекција из природних и гајених (доместификованих) популација, као први и основни вид оплемењивања биљака, појавила се током фазе несвесног оплемењивања и текла паралелно са култивисањем биљних врста од значаја за исхрану, одевање и градњу (заштиту). Селекцијом или одабирањем не врши се директна манипулација генетичким материјалом, као што је то случај приликом хибридизације или укрштања, али се индиректно форсирају одређени генотипови. Назив потиче из латинског језика - *selectio* и означава избор, одабирање, издвајање јединки са најбољим, одн. најприкладнијим особинама за одређени, унапред постављени циљ или задатак. Мада најстарији и најпримитивнији вид оплемењивања, селекција из природних популација још увек може да пружи значајан материјал за оплемењивање хортикултурног биља.

Селекција из природних популација

Селекцијом из природних популација ретко се може директно постићи нови производ или култивар на тржишту. Много чешће тако одабрани генотипови служиће као родитељи у планским укрштањима како би се у познате сорте и култиваре унеле нове, недостајуће особине. Ипак, уколико неки таксон (врста, подврста или веријетет) поседује одговарајуће орнаменталне особине, могуће је његово патентирање и укључивање на тржиште уколико се претходно испуне важни захтеви. Они су формулисани од стране Nau (2007), а односе се на пет изузетно важних карактеристика званих "Пет тачака успеха" (графикон 6). Да би таксон био потенцијално нов производ на тржишту, мора да добије високе позитивне оцене у оквиру следећих пет питања:

Иновативност	• Да ли је то потпуно нови тип биљке, који раније није виђен на тржишту?
Јединственост	• Да ли има јединствену, занимљиву или нову боју цвета, форму, облик и / или величину?
Различитост	• Да ли има приметно другачији хабитус, висину или неке друге особине које раније нису виђене у вртовима - баштама?
Стабилност	• Да ли се период цветања одвија током одговарајуће сезоне, нпр. током лета, зиме или током целе године? Да ли је отпорна/толерантна на временске услове на регионалном или ширем нивоу ?
Потражња	• Да ли задовољава или превазилази потребе индивидуалних башта и да ли је погодна/ у складу са потребама професионалних узгајивача?

Графикон 6: Пет тачака успеха према методологији Nau (2007)

Кроз ових пет тачака, од којих су три обухваћене добро познатим ДУС (DUS) тестом који се користи у свим проценама сорти, испитују се потребе тржишта за датим новим производом. Спровођењем дате анкете у нашим условима утврђено је да поједине терестричне орхидеје имају потенцијал да прерасту у нов производ на

тржишту хортикултурног биља (Dulić, 2019), под строгом контролом начина увођења њихове гермплазме у државне програме оплемењивања, будући да већина представља заштићене врсте. Свака испитана врста орхидеје је имала више од три позитивне оцене што указује на високу потенцијалну декоративност, а самим тим и заинтересованост привреде и потрошача за овим орнаменталним биљним материјалом на тржишту. Оно што је заједничко за све врсте биле су оцене које показују стабилност, односно потврда да све врсте могу успешно да се гаје у педо-климатским условима Републике Србије и суседних региона. Испитаници су показали већу заинтересованост за ливадске врсте пре свега због интересантног хабитуса, цветања и обојености цветова. Овакав резултат се посебно истиче код врсте *S. spiralis* коју карактерише интересантан облик цвасти, период цветања (септембар) као и способност да расте на сиромашним земљиштима, која су слабо снабдевена фосфором. Врсте *O. purpurea, O. militaris* и *H. jankae* као и А. *pyramudalis* и *N. tridentate* су привукле пажњу испитаника својом висином, атрактивним изгледом и могућности да расту на сувим до релативно влажним теренима док је већина испитаника нагласила да би примену ових врста нашла у баштама и перењацима на јавним површинама (слика 35).



Слика 35: Тржишно високо оцењене аутохтоне терестричне орхидеје Фрушке горе – *Neotinea tridentata* (Scop.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase (лево) и *Orchis purpurea* Huds. (десно) (*Фото*: *Остојић, Ј.*)

Две врсте које припадају роду *Gymnadenia*, су показале нешто слабији резултат у односу на остале ливадске врсте. Наиме, *G. conopsea* и *G. odoratissima* су добиле високе оцене за изглед цвасти и интензиван и пријатан мирис, међутим, добиле су нешто ниже оцене за атрактивност што их чини мање јединственим на тржишту. За врсте које расту у пределима прекривене шумском вегетацијом (*L. abortuvum, O. mascula, P. bufolua, E. helleborune, E. mucrophylla*), четири од пет критеријума је позитивно оцењено, али са мањим процентом афирмативних одговора за тржишну иновативност, јединственост и различитост (дистинктивност) која варира између 58% и 91%. Такође, шумске врсте су оцењене са знатно нижим степеном атрактивности, што је директно утицало на резултат који указује на ниске потенцијалне потребе тржишта за овим биљним врстама (30 – 49% позитивних одговора).

Селекција из природних популација и истраживања попут наведеног су неопходна са становишта обогаћивања хортикултурног тржишта новим производима. Наиме, потребе тржишта могу бити диктиране на сасвим два различита начина. Захтеви за новим производима, у овом случају цветним културама, долазе услед нових или измењених преференци потрошача, затим услед засићења тржишта дуготрајном и униформном понудом, или услед нових трендова у другим сферама живота. Тако потрошачи директно или индиректно диктирају какав ће нов или побољшан производ бити предмет трговине. Неретко међутим и произвођачи као друга карика овог ланца, а нарочито оплемењивачке куће, лансирањем новог производа усмеравају потражњу ка својим призводима. Потрошачи често могу бити необавештени о култиварима или понуди, те су анкете међу свим интересним групама, попут спроведене у овом истраживању, неопходне како би се подигла свест и усмерила пажња ка цветним културама које раније нису биле предмет трговине. Управо овакве свеобухватне студије – рад на очувању, умножавању, унапређењу и популаризацији – отварају врата потенцијалних тржишта и препознатљивости терестричних орхидеја као цветних култура за потребе хортикултуре и пејзажне архитектуре. У суседној Хрватској, постоји пример обогаћивања тржишта хортикултурним биљем управо аутохтоним врстама, које представљају неистражени ресурс. Karlović (2009) наводи да је интродукција и комерцијализација угрожених орнаменталних врста, поред иновирања понуде, један од важних начина *ex situ* конзервације. Кострика (*Ruscus hypoglossum* L. и *Ruscus aculeatus* L., слика 36) је аутохтона врста на територији Хрватске, присутна и у Србији на територији Фрушке горе, која се упркос статусу заштићене врсте у обе државе, користи у цвећарству. Како би се заштитиле њене природне популације, али и искористили сви потенцијали ове врсте у хортикултури предложена је селекција кострике из њених природних популација и даље умножавање и комерцијализација.



Слика 36: Кострика (*Ruscus aculeatus*) у природним популацијама на Фрушкој гори (*фото: Љубојевић, М.*)



Слика 37: Цвет персијске љубичице (*Exacum trinervium*), значајне ендемске врсте Шри Ланке (интернет извор [2])

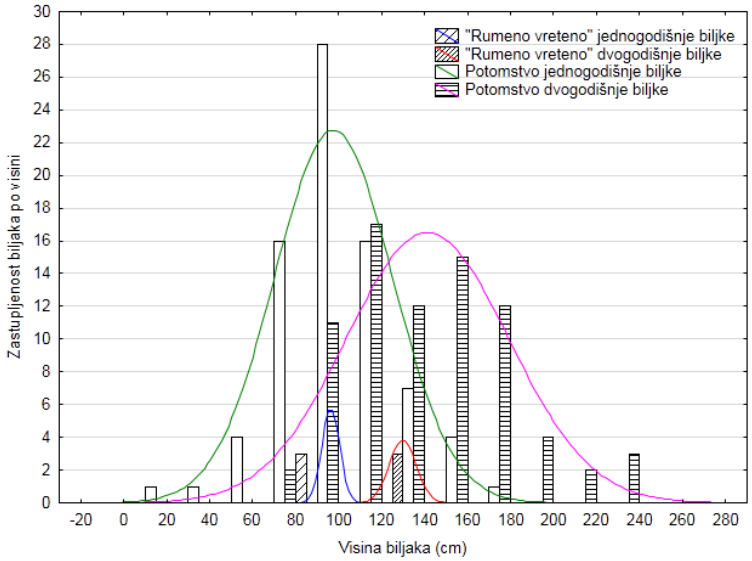
Удаљенији пример долази са Шри Ланке, где су ендемске врсте рода *Exacum* spp. (*Binara*) представљене као потенцијално нов производ на тржишту цветне индустрије (слика 37). Анкета је обухватала 125 испитаника, припадника млађе популације – студената основних студија (Perera et al., 2017). Резултати су показали да испитаници претходно нису имали никаква сазнања о овим врстама односно нису били упознати са њиховим потенцијалом. Визуелне – естетске карактеристике биљака и цветова оцењене су високим оценама и испитаницима биле прихватљиве управо у изворном облику, какве јесу на биљкама из природних популација. Резултати анкета тако указују на могућности селекције из природних популација персијске љубичице и директно обогаћивање цветне индустрије новим производом без претходних великих улагања у оплемењивачке процесе.

Род са великим и значајним распростирањем на Балканском полуострву, широм Словеније, Хрватске, Босне и Херцеговине, Србије, Црне Горе, Северне Македоније и Албаније, јесу звончићи (*Campanula*). Хетерогеност је међу главним карактеристикама овог рода, што представља веома богату основу за селекцију и комерцијализацију нових генотипова селекцијом из природних популација. Са 65 врста и 19 познатих подврста (Kovačić, 2004), неистраженим унутарврсним и међуврсним хибридима, база за оплемењивање звончића пружа могућност издвајања генотипова за различите услове средине и потребе цветне индустрије. Слично је и са представницима рода *Crocus, Cornus, Crataegus, Fritilaria, Prunus, Pheonia, Rosa* и многим другим, које својим карактеристикама доприносе унапређењу хортикултурне производње и квалитета зеленила. Богатство рода *Rosa* у Србији огледа се у великом броју дивљих врста (преко 20), чија адаптабилност, нутритивна вредност плодова, биомелиоративни карактер и декоративност могу бити основа за селекцију и оплемењивање у будућим програмима. Селекцијом из природних популација и даљим калемљењем сачувани су јединствени генотипови златног бора. Према наводима Тошић (2006) борови са златножутим четинама, познати и као „златни борови", одавно су предмет интересовања, стручњака за пејзажну архитектуру. На Златибору су до сада описана два варијетета белог бора са жутим четинама *Pinus silvestris* вар. *zlatiborica* Омановић, 1937. год. и *P. silvestris* вар. *aurea zlatiborensis* Тошић, 1995. год.

Одговорним и одрживим руковањем генетичким ресурсима хортикултурног биља у њиховим природним популацијама и асоцијацијама, њиховим планским умножавањем и *ex situ* конзервацијом, могуће је директном селекцијом обогатити тржиште и сачувати их за будуће генерације.

Селекција из домаћих (гајених, доместификованих) популација

У уводу овог поглавља је споменуто да селекција може бити и из домаћих, гајених популација. Пример селекције из домаћих популација захваљујући трансгресивном раздвајању гена јесте селекција патуљастих генотипова из слободне оплодње јединки унутар популације стубастих јабука. У селекцији јабуке стубастог типа раста трансгресија гена као извор нове генетичке варијабилности довела је до раздвајања својства (бујност усправне кордунице) у оба правца, од веома патуљастих форми до врло бујних (графикон 7).



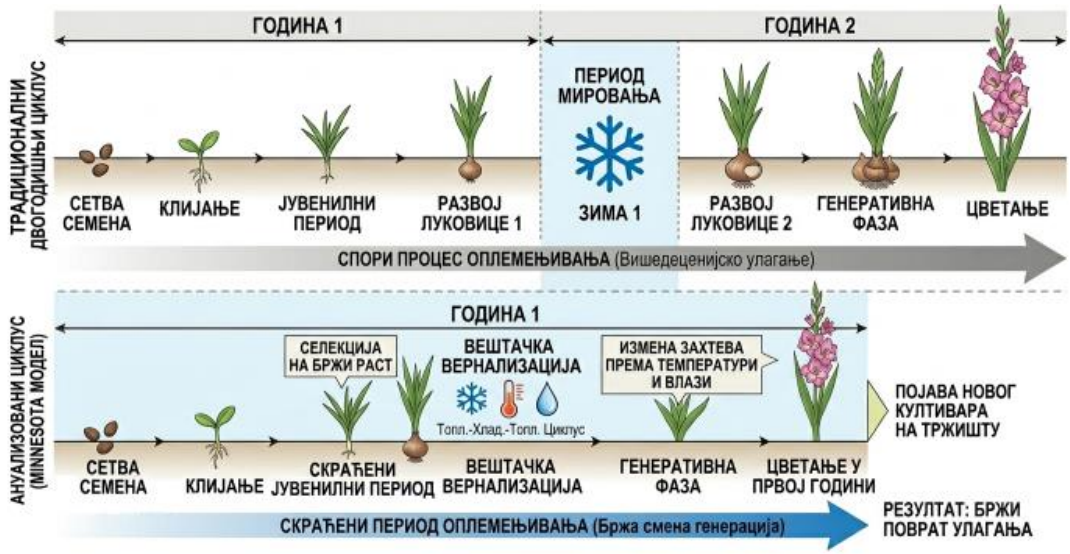
Графикон 7: Дистрибуција висина и броја биљака са датим висинама, код родитеља и потомства на крају прве и друге вегетације

Селекција HC 11/09 касније именована као сорта софија, представља издвајање патуљастог генотипа, изузетне атрактивности у цветању, крупних интензивно црвених плодова. С обзиром на распон између апсолутних минималних и максималних висина, мерених на крају прве (20 – 45 цм; 130 – 170 цм) и друге вегетације (55 – 75 цм; 185 – 240 цм), може се претпоставити да у геному стубастих јабука постоји велики број минор гена са адитивним ефектом. Широка генетичка база је основни предуслов за успешност селекционог рада и програма унапређења културног биља (Sharma et al., 2013). Јабука, ружа и хризантема су у том погледу изузетно погодне због свог алополиплоидног порекла и високе хетеризогтности као страноoплодне биљка. Иако је друга крајност представљала непожељну рекомбинацију, ове генотипове никако не треба занемарити будући да представљају врло важан материјал за добијање веома високих генотипова у даљој рекомбинацији и трансгресији својства.

Надаље, облачинска вишња представља један од најзначајнијих примера селекције из гајених популација, где је из хетерогене групе јединки, настале спонтаним размножавањем и дуготрајним узгојем у специфичним еко-условима, издвојен врхунски генетички материјал. Процес је започет препознавањем позитивних варијација унутар домаћих засада, након чега је примењена индивидуална клонска селекција како би се из популације елиминисала неквалитетна стабла, а фаворизовала она са високим садржајем суве материје, малом коштицом и слабом бујношћу. Резултат ове селекције је стандардизација клонова који су задржали супериорну адаптивност домаће популације на локалне агроеколошке услове, али са

уједначеним морфолошким и технолошким особинама плода које су данас незаменљиве у индустријској преради и машинској берби. Облачинска вишња је посебно занимљива јер се не посматра само као племенита сорта, већ и као изврсна вегетативна подлога слабе бујности. С обзиром на то да се природно размножава изданцима, да поседује одличан афинитет према многим сортама вишње и трешње, а селекционисани клонови значајно смањују бујност калемљене сорте (за око 40–70% у односу на дивљу трешњу или магриву), облачинска вишња постаје стандардна подлога код нас.

Селекцијом унутар гајене популације – постојеће *ex situ* колекције на Универзитету у Минесоти (The University of Minnesota Flower Breeding and Genetics program), сетом неинвазивних метода издвојени су нови, побољшани генотипови са краћим периодом односно бржом сменом генерација код двогодишњих цветних врста (*Gladiolus, Lilium, Iris*), што је илустровано на слици 38. Према Anderson (2019) од брзине процеса оплемењивања зависи појављивање новог побољшаног култивара на тржишту, његово позиционирање и поврат вишегодишњег или вишедеценијског улагања. У циљу скраћења периода од клијања семена до цветања водећих геофита примењују се различите селекционе и пред-селекционе технике. Геофите су специфичне по томе што је неопходна смена топлог и хладног времена у виду топло-хладно-топлог циклуса, како би дошло до цветања. Скраћењем овог периода дошло се до „ануализације“ двогодишњих или вишегодишњих геофита, које цветају већ у првој години након сетве семена. Наведени циљ је постигнут код *Lilium* × *formolongi, Chionodoxa luciliae, Ornithogalum pyramidale, O. arabicum, Iris orchioides, I. sindjarensis, I. bucharica, Cyclamen persicum, C. europaeum, Iris domestica, Eranthis hyemalis, E. cilicica,* и *Ranunculus asiaticus* скраћењем јувенилног периода, скраћењем периода герминације семена и/или изменом захтева генотипа према сменама температуре и влаге.



Слика 38: Упоредни приказ традиционалног и ануализованог циклуса оплемењивања геофита према истраживању спроведеном на Универзитету у Минесоти (*фото: Љубојевић, М.*)

Оплемењивање биљака хибридизацијом

Хибридизација или укрштање је генеративни начин размножавања хортикултурног биља, у којем се захваљујући рекомбинацији гена ствара највећи фонд генетичке варијабилности. Хибридизација дакле означава процес спајања полних ћелија са различитим генетичким конституцијама или међусобно размножавање индивидуа са алтернативним својствима. Захваљујући разноврсности коју сваки од родитеља уноси у потомство, хибридизација је основа за пораст генетичке разноликости и могућност добијања хетерозиса или хибридне снаге. Хибридизација је природни процес, који обезбеђује диверзификацију и адаптабилност, како на нивоу јединки, тако и читавих популација, што је омогућило еволуцију и преживљавање врста током векова. Већ познато епохално откриће Грегора Мендела, али и истраживања његових претходника, довела су до планирања комбинација укрштања и сигурнијег предвиђања њихових исхода, што је планску, вештачку хибридизацију од стране човека, сврстало у сам врх процедура за добијање нових сорти и култивара украсног биља и осталих пољопривредних култура. Након издвајања пожељних генотипова, проистеклих из генеративног размножавања, могућност размножавања вегетативним путем, код хортикултурног биља, скраћује период производње нових сорти и број генерација за њихово добијање. Некада се већ у првој генерацији, након укрштања добија велики број рекомбинација погодних за даљи оплемењивачки рад и селекција се одвија на Φ_1 нивоу. Ово је од изразитог значаја приликом укрштања украсног дрвећа и жбуња, где се због њихове дуговечности не може рачунати на добијање позитивних – жељених својстава у наредним генерацијама (Tucović, 1979). Поред дуговечности, веома сложена генетичка конституција хортикултурног биља, ствара додатне потешкоће постављању модела сорте и планирању родитељских парова за укрштање. Хибриди могу испољити општу бујност – хетерозис, парцијалну доминацију једног од родитеља, позитивне особине једног или другог родитеља, нове комбинације својстава, негативне особине једног или другог родитеља – депресију.

У зависности од учешћа човека, хибридизација може бити **спонтана**, **субспонтана** и **вештачка** (**планска**), док према филогенетичкој блискости таксона који се користе приликом укрштања, хибридизација може бити унутарврсна (**intraspecies**), међуврсна (**interspecies**) и између различитих родова (**intergenus**). Унутарврсна и међуврсна хибридизација дешавају се спонтано у природним популацијама, субспонтано у расадницима и ботаничким баштама и плански у *in situ* и *ex situ* условима, док се укрштање између различитих родова одвија искључиво плански од стране човека. Најлакше се међусобно укрштају биотипови исте врсте, што се означава као блиска, интраспецијска или унутарврсна хибридизација. Унутарврсна хибридизација представља синтетско оплемењивање, којим се комбинују пожељне особине изражене код различитих индивидуа одабране врсте. Под удаљеном хибиридизацијом подразумевамо укрштање индивидуа различитих врста истог рода или различитих родова исте фамилије.

Без обзира на удаљеност родитеља према броју генерација хибридизација може бити **једнострука** или **вишеструка**. Једнострука се примењује уколико се већ у првој генерацији (Φ_1) након укрштања потомство одликује оном комбинацијом својстава због које је укрштање изведено, а умножавање се даље врши вегетативним путем у циљу што брже производње великог броја потомства.

Унутарврсна спонтана хибридизација, као основ продужетка постојања једне врсте, дешава се пре свега сасвим природно, што је детаљно објашњено код система оплодње хортикултурног биља и не захтева даљу дискусију, изузев констатације да

представља неисцрпан извор нове варијабилности. Спонтана међуврсна хибридизација, која се одвија тамо где се сучељавају географска подручја две или више врста, захтева детаљније појашњење и примере. Уколико су врсте довољно географски близу, поседују исти или сличан број хромозома, цветају у исто време и немају репродуктивних баријера, доћи ће до међусобног успешног укрштања. На тај начин настали су бројни хибриди четинарских врста: ариша, хибриди између *Picea engelmani* и *Picea glauca*, спонтани хибриди између црног и белог бора *(Pinus × nigro-silvis)* прво запажени у Аустрији (1867.), затим између *Juniperus communis* × *Juniperus nana*; *Nothofagus solandri* × *Nothofagus truncata*; као и лишћара *Acer obtusatum* × *Acer pseudoplatanus*; *Acer heldreichii* × *Acer pseudoplatanus* (Tucović, 1979).

Интродукцијом многих врста и њиховим гајењем у арборетумима, ботаничким баштама, парковима и вртовима, човек се умешао у природни распоред врста, и дошло је до многих **субспонтаних** хибридизација. Човекова умешаност у овај процес огледа се у физичком приближавању индивидуа које се у природи никада не би сусреле услед велике географске удаљености, док се хибридизација даље одвија без утицаја човека, односно сасвим спонтано природним путем. Јаворолисни платан (*Platanus* × *acerifolia*) представља међуврсни хибрид настао у Енглеској 1640. године субспонтаном хибридизацијом између *Platanus orientalis* и *Platanus occidentalis* (Vukićević, 1996). Субспонтаном хибридизацијом такође су настали хибриди јапанског (*Larix kaempferi*) и европског ариша (*Larix decidua*) чија су стабла била посађена близу (Henry and Flood, 1919). Током 1990тих година у арборетуму руског града Сочи, извршена је ревизија изврсне збирке борова, која укључује 49 врста, 4 подврсте и 7 међуврсних хибрида (Businský, 2012). Том приликом утврђена су два претходно непозната таксона, настала субспонтаном међуврсном хибиридизацијом *Pinus* × *transamericana* (*P. muricata* × *P. rigida*) and *Pinus* × *critchfieldii* (*P. patula* × *P. taeda*), што уз претходно наведену спонтану међуврсну хибридизацију борова, указује на велике могућности комбинацијског укрштања унутар овог рода. Баштенска јагода – *Fragaria* × *ananassa* Duch.; *Fragaria grandiflora* Ehrh. настала је у стакленику у Француској, субспонтаним укрштањем вирџинијске и чилеанске јагоде, средином осамнаестог века. Остали интересантни примери субспонтане хибридизације дати су у табели 15.

Табела 15: Субспонтана хибридизација код различитих врста и категорија хортикултурног биља

Род	Врсте у хибридизацији	Локација/услови	Напомена
Prunus	*P. speciosa* × *P. pendula*	паркови, ботаничке баште	Појава разноликих фенотипова; извор нових декоративних култивара
Clematis	*C. viticella* × *C. texensis* × *C. integrifolia*	јавне и приватне баште	Нестабилни, али декоративно атрактивни хибриди са различитим облицима цветова
Aquilegia	*A. vulgaris, A. canadensis*	цветне баште, природне зоне близу насеља	Широка палета боја и форми цветова; субспонтано се шири

Iris	*I. germanica, I. pallida*	вртни засади и њихова околина	Хибриди имају већу виталност и декоративну вредност
Rhododendron	*R. ponticum* × други украсни таксони	Велика Британија, Западна Европа	Неки хибриди постају инвазивнији од родитеља
Hibiscus	*H. syriacus* × *H. sinosyriacus*	суптропске зоне, ботаничке баште	Ређа појава; хибриди често имају ниску плодност
Pelargonium	различите врсте у роду *Pelargonium*	саксије, терасе, оранжерије	Хибриди могу настајати спонтано у контролисаним, али отвореним условима
Salvia	*S. greggii* × *S. microphylla*	вртни услови, топлије области	Јављају се природни хибриди са обилним цветањем
Lonicera	*L. japonica* × *L. periclymenum*	урбане зелене површине	Потенцијал за инвазивност; могуће хибридне популације
Digitalis	*D. purpurea* × *D. lutea*	полуприродна станишта и вртне зоне	Хибриди често стерилни, али веома декоративни

Планска међуврсна хибридизација

У развоју хортикултуре и експанзији тржишта орнаменталним врстама, ипак је значајну улогу одиграла **планска међуврсна хибридизација** те ће се истој посветити највише пажње. Овај тип планског укрштања употребљава се код свих категорија украсног и шумског биља. Према Tucović (1979) познати су међуврсни хибриди код четинарских врста (*Larix decidua* × *L. leptolepis*, *Picea omorica* × *P. sitchensis*, *Pinus sylvestris* × *P. nigra*), затим *Picea pungens* × *P. glauca* (Stine et al., 1989), *Pinus strobus* × *P. wallichiana* (Lu et al., 2007) и многи други. Планска међуврсна хибридизација код већине поменутих родова касније је извођена ради проширења генетичког диверзитета, комбиновања родитељских својстава и постизања хетерозиса у потомству. Укрштања јапанског (*Larix kaempferi*) и европског ариша (*Larix decidua*) изведена су у циљу комбиновања квалитета грана европског ариша са брзим вегетативним растом, квалитетом дрвета и отпорношћу на рак (*Dasyscypha willkommii*) из јапанског ариша. Код смрча укрштања су обухватала обичну смрчу (*Picea abies*) и панчићеву оморику (*Picea omorica*) како би се одличан пораст смрче обогатио отпорношћу оморике на пролећне мразеве. Смрча је из истог разлога укрштана са северноамеричком врстом *Picea glauca* синоним *canadensis*.

Међуврсном хибридизацијом лишћара и жбунастих врста такође је постигнут напредак у оплемењивању код великог броја врста. Једна од омиљених декоративних врста, чији се крупни цветови појављују пре листања у раним пролећним месецима јесте *Magnolia* × *soulangeana* (слика 39), хибрид између *M. denudata* и *M. liliiflora*. Као хибридна врста *M.* × *soulangeana* показује интермедијарност у погледу величине цвета и времена цветања, док боја цвета варира од скоро потпуно беле до тамно љубичасте. Други међуврсни хибриди унутар овог рода укључују *M.* × *veitchii* (*M. campbellii* × *M. denudata*), *M.* × *brooklynensis* (*M. acuminata* × *M. liliiflora*), култиваре

„Eight little girls“ (*M. liliiflora* × M. *kobus* var. *stellata*), „Porcelain dove“ (*M. globosa* × *M. virginiana*) и друге. Главни циљеви оплемењивања у свим програмима који се баве магнолијом обухватају крупноћу цветова, интензивирање мириса, продужено цветање, облике и боја цвета (Callaway and Callaway, 2000).



Magnolia denudata



Magnolia × soulangeana „Alexandrina“



Magnolia liliiflora

Слика 39: *Magnolia* × *soulangeana* култивар „Alexandrina“ и родитељи чијим укрштањем је ова врста настала (*фото: Љубојевић, М.*)

Надаље, јорговане одликује велики број врста, и њихових међуврсних хибрида међу којима су најпознатији *Syringa* × *chinensis* (*Syringa laniciata* × *Syringa vulgaris*), *Syringa* × *hyacinthiflora* (*Syringa oblata* × *Syringa vulgaris*) и *Syringa* × *persica* (*Syringa afghanica* × *Syringa laciniata*). Јорговани који припадају различитим подродовима *Syringa* и *Ligustrina* не могу да се укрштају, док је успех унутар истих успешнији, а све са циљем стварања култивара са крупнијим цветовима и цвастима, дуплим цветовима и тамним бојама.

За хортикултуру и пејзажну архитектуру од изузетног значаја је међуврсни хибрид *Aesculus* × *carnea* (црвени дивљи кестен) као адекватна, отпорна замена дивљем кестену, на зеленим површинама широм Европе. Црвени дивљи кестен је настао укрштањем *Aesculus pavia* и *A. hippocastanum* и сматра се мање осетљивим на лисног минера, него што су његови родитељи. Дрво је светла и сенке, а због своје толерантности на минера и изузетне декоратовности користи се као парковска врста и солитерно стабло на окућницама. Обе врсте рода *Aesculus*, поседују изузетну декоративност али је главна разлика у толерантности на ову веома инвазивну штеточину. Дивљи кестен (*A. hippocastanum*) је доминантна врста на јавним површинама на овом подручју, посебно у Новом Саду где је изузетно цењена врста због великих орнаменталних листова, густе крошње и белих цветова који красе крошње стабла у рано пролеће. С друге стране, *A.* × *carnea* је изузетно атрактивна због ружичастих цветова, али је слабо заступљена на овим подручјима. По карактеристикама, ове две врсте су доста сличне али се и умогоме разликују што је и приказано на слици 40. Последњих деценија дивљи кестен је под константним нападом кестеновог минера који током пролећа и лета уништава асимилационо ткиво листа, те се оно коврца, суши и опада што доводи до пребрзе дефолијације стабала. За разлику од дивљег кестена, листове црвеног кестена ова штеточина не напада па се

код њих јавља продужена декоративност и боља виталност стабала што их чини подесним за ширу примену.



Слика 40: Упоредне карактеристике црвеног и дивљег кестена (*Фото*: *Падејчев, Ј.*)

Најзаступљенија жбуната врста *Spiraea* × *vanhouttei* на нашим зеленим површинама представља хибрид између *Spiraea cantoniensis* × *Spiraea trilobata*. Да се и друге врсте овог рода успешно могу укрштати показује и пример настанка *Spiraea* × *arguta*, из родитељске комбинације *Spiraea multiflora* × *Spiraea thunbergii*. Пењачица *Clematis* × *jackmanii* представља хибрид између *Clematis viticella* и *Clematis lanuginosa*, а од родитеља је наследила изузетно велике цветове и својство обилног цветања.

Међуврсна хибридизација се успешно одвија код великог броја цветних хортикултурних врста и представља главни извор нових генотипова код орхидеја, руже, хризантеме, каранфила, лале, љиљана, гладиоле, нарциса, петуније, тагетеса, алстромерије и бројних других. Орхидеје имају слабу репродуктивну баријеру што их чини изузетно погодним за међусобно укрштање и стварање нових хибрида (Hossain et al., 2013). Краљевско хортикултурно друштво („Royal horticultural industry“) је крајем 2011. регистровало 250000 култивара и преко 106000 атрактивних хибрида, створених спонтаном или планском хибридизацијом (Hossain et al., 2013). Конвенционалне методе оплемењивања који подразумева класичну хибридизацију могу да трају од 2-13 година када су у питању орхидеје (Arditti, 1992; Kostenyuk et al., 1999; Sim et al, 2007; Tang and Chen, 2007). Међутим, већина хибрида који се налазе на тржишту, настала је спонтаним и планским укрштањем епифитних тропских врста орхидеја, док је знатно мање пажње посвећено врстама које припадају групи терестричних орхидеја. Према литератури, спонтана међуврсна хибридизација између терестричних орхидеја у природним условима забележена је између врста родова *Gimnadenia* × *Dactylorhiza* (Stace, 1975; Preston et al., 2002; Stace, 2010), *Gimnadenia* × *Anacamptis* (Stace, 1975) *Gimnadenia* × *Pseudoarchis* (Sell and Murrell, 1996), *Anacamptis* × *Orhis*, *Anacamptis* × *Platanthera* (Savić, 1998), као и унутарврсна хибридизација врста које припадају родовима *Anacamptis*, *Orchis*, *Ophrys*, *Gymnadenia*, *Neotinea* и многе друге (Savić, 1998; Đorđević et al., 2002; Radak et al., 2019). Gardes (2002) као највећи проблем у животном циклусу орхидеја и опстанку нових хибрида истиче сложен процес клијања семена, те да су неопходна даља истраживања из ове области. Важно

је напоменути да је код орхидеја заступљено цитоплазматско наслеђивање. Bateman (2006), као и Bateman et al. (2008) потврђују у својој студији да код већине орхидеја наследне особине мајчинске биљке у већој мери доприносе фенотипу него очинске. Као пример тога наводи се природни хибрид *Orchis angusticruris* (*Orchis purpurea* × *Orchis simia*) код којег су вегетативне карактеристике скоро идентичне карактеристикама *Orchis purpurea*, док су код генеративних органа једнако заступљене особине оба родитеља, или су можда чак више заступљене особине мајчинске биљке. Наслеђивању морфолошких особина по мајчинској линији сведоче и молекуларна истраживања која потврђују да се код орхидеја пластиди једино наслеђују од мајчинске биљке (Corriveau and Coleman, 1988; Cafasso et al., 2005).

Иако су постојале сумње и дискусија у вези тачног порекла *P.* × *hybrida*, опште је прихваћено да ова изузетно важна цветна врста води сложено хибридно порекло и потиче из раног деветнаестог века када је дошло до укрштања између *P. axillaris* и *P. integrifolia* (слика 41). Изузев наведеног примера *P. axillaris* се као мајчинска биљка успешно користи у међуврсној хибридизацији са *P. exserta*, *P. interior*, *P. altiplana*, *P. saxicola*, *P. scheideana* и многим другим.



Petunia axillaris



Petunia integrifolia

Слика 41: Врсте рода *Petunia* за које се претпоставља да су учествовале као родитељи приликом настанка баштенске петуније *P.* × *hybrida (фото: Љубојевић, М.)*

Watanabe et al (1996) су приликом укрштања *P. axillaris* и *P. altiplana* утврдили успех од свега 14%, иако је виабилност полена износила чак 68%. Ове две врсте се и таксономски веома разликују, будући да је *P. altiplana* пузајућа (полегла) форма, са округласто-широким, кожастијим листовима и са ситним, тамнољубичастим и уско-звонастим цветовима (слика 42), насупрот *P. axillaris* коју одликује усправан раст, нежни листови и крупни бели цветови.



Слика 42: Морфолошке карактеристике полегле петуније *P. altiplana (фото: Љубојевић, М.)*



Слика 43: Декоративност и употреба алстромерије као резаног цвета (*фото: Љубојевић, М.*)

Bridgen et al., (2009) су представили програм оплемењивања алстромерије (перуански или инка љиљан) у ком је био циљ стварање нових култивара отпорних на ниске температуре и интензивног мириса, унутар и међуврсном хибридизацијом. Као донор отпорности на ниске температуре коришћена је чилеанска врста *Alstromeria aurea*, док је за донора мириса употребљена бразилска врста истог рода *Alstromeria caryophyllea*. Након спроведених огледа са $Ф_1$ хибридима у пољским и стакленичким условима утврђен је само један мирисни култивар „Sweet Laura“, као и два култивара са изразитом отпорношћу на ниске температуре, сталноцветајућим карактером и дугим цветним дршкама, именовани као „Mauve Majesty“ и „Tangerine Tango“. Последњих деценија алстромерија стиче све већу популарност на тржишту, услед великих цвасти, различите обојености цветова (љубичаста, светло љубичаста, роза, пинк, жута, кајсија, наранџаста, бела и различите двобојне комбинације наведених боја), могућности употребе као перена и резан цвет (слика 43), и изузетно дуге трајашности (преко 2 недеље). Врсте овог рода потичу из Јужне Америке где им је фреквенција и дистибуција гена, те и могућност искоришћавања генетичких ресурса највећа. На Корнел Универзитету (САД) у периоду 1986 – 2002 из постојбине је сакупљена колекција врста – *A. aurea* (syn. *A. aurantiaca*), *A. pelegrina*, *A. pelegrina alba*, *A. haemantha*, *A. magnifica*, *A. magnifica magenta*, *A. caryophyllea*, *A. braziliensis* и *A. pulchella*, на чијим се комбинационим способностима и стварању нових хибрида константно ради.

Слабо истражен род са становишта могућности оплемењивања међуврсном хибридизацијом представљају *Fuchsia* (фуксије, минђушице), које броје чак 110 врста унутар овог рода (Talluri, 2009). Припадници овог рода насељавају Јужну Америку, Нови Зеланд и острво Тахити. Спонтана међуврсна хибридизација је врло честа код блиских врста рода *Fuchsia* иако већина припадника по својој биологији представља

самооплодне врсте, што је искоришћено у програмима планских укрштања. Постојећи комерцијализовани хибриди су претежно вишегодишњи жбунови, са цветовима код којих преовлађује црвена, љубичаста, роза и бела боја, док недостају култивари са жутом бојом. Врсту *F. procumbens* одликују управо жута боја цвета и полегли раст, те је она коришћена као један од родитеља приликом укрштања са другим врстама, што је био циљ оплемењивачког програма новозеландског Универзитета у Окланду. Укрштањем *F. encliandra* и *F. procumbens* добијен је жељени генотип, док је из укрштања *F. procumbens* са *F. splendens* добијен само полегли хабитус. Други новитети добијени међуврсним укрштањем *Fuchsia* представљају веома тамна обојеност вегетативних делова (*F. boliviana* × *F. magellanica*), продужено време цветања (*F. fulgens* × *F. magellanica*) и мушко стерилни цветови са круницоликим прашницима (*F. triphylla* × *F. boliviana*). Бегоније се такође лако међусобно укрштају како у природним асоцијацијама, тако и планским укрштањем од стране човека, те већина комерцијално значајних бегонија води порекло од више врста. Примери неких најпознатијих међуврсних хибрида су:

B. socotrana × *B. tuberhybrida* → елатиор бегоније (*Begonia* × *hiemalis*)

B. semperflorens × *B. schmidtiana* → сталноцветајуће бегоније (*Begonia* × *semperflorens*)

Успех међуврсне хибридизације у многоме зависи од броја хромозома и плоидности јединки које се укрштају, те је познавање ових карактеристика изузетно важно.

Још једна цветна, диплоидна врста *Impatiens wallerana* (n=8, 2n=2x=16) лако се укршта са другим врстама рода *Impatiens*: *Impatiens cinnabarina*, *Impatiens dalzellia*, *Impatiens pseudoviola* (n=8, 2n=2x=16), као и са *Impatiens garneriana*, *Impatiens linearifolia*, *Impatiens viscosa* (n=16, 2n=2x=32). Још 1930-их и 1940-их година успешно су извођена укрштања између *Iris sibirica* и *Iris sanguine* што је водило стварању модерних сибирских ириса. Лакоћа укрштања између врста рода *Lilium* које припадају различитим секцијама је велика, будући да су све врсте љиљана диплоидне (2n=2x=24), изузев форми *L. tigrinum* и *L. bulbiferum* које постоје у природним асоцијацијама.

Род *Helleborus* обухвата 22 врсте распоређене у шест различитих секција. Врсте овог рода показују разлике у морфологији листова и цветова, као и у осетљивости на различите штеточине и болести. Програми оплемењивања усмерени на ове карактеристике захтевају укључивање већег броја врста из овог рода, поред најпознатијих као што су *H. niger* (божићна ружа) и *H.* × *hybridus* (лентенска ружа), што подразумева потребу за извођењем међуврсних хибридизација (Winkelmann et al., 2015). Током истраживања спроведено је 661 укрштање које је обухватило 13 различитих врста рода *Helleborus*, а из њих је добијено 40.885 јајних ћелија. Када су коришћени родитељи са малим генетичким разликама, чак 26,08% јајних ћелија произвело је хибридне потомке, док је у међу-секцијским укрштањима овај проценат био само 0,17 до 0,85%, показујући интермедијарну морфологију листова и цветова у односу на родитељске врсте.

И код водећих воћних врста рода *Prunus*, шљива, бресквi и кајсија успешно су изведа међуврсна укрштања, а као резултати настале су нове воћне врсте плумкот, плуот, априум, априплум и пеакотум. Плумкот представља прву генерацију укрштања од стране оплемењивачке куће Зајгер и садржи по 50% гермплазме шљиве и кајсије.

Наредне генерације садржале су већи удео једног од родитеља те су и називи тако настали – плуот садржи 75% гермплазме шљиве и 25% гермплазме кајсије, док априум садржи 75% гермплазме кајсије и 25% гермплазме шљиве. Априплум такође садржи по 50% гермплазме шљиве и кајсије, али означава хибриде који су настали у другим оплемењивачким програмима. Новитет је представљала комбинација шљиве, кајсије и бресквe, представљена 2010. године, такође од стране Зајгера, што је названо пеакотум. Интересантно је напоменути да плумкоти могу водити порекло од више врста шљива односно настати из хомоплоидне (*P. armeniaca* × *P. cerasifera,* 2n=2x=16 код обе) и хетероплоидне хибридизације (*P. armeniaca* 2n=16 × *P. salicina* 2n=4x=32 или *P. armeniaca* 2n=16 × *P. domestica* 2n=6x=48).

Интергенус планска хибридизација

Код украсног дрвећа и цвећа, примери интергенус хибридизације су: *Sorbus* × *Crataegus*, *Sorbus* × *Aronia*, *Juglans* × *Carya*, *Gloxinia* × *Smithiantha*, *Gloxinia* × *Diastema*, *Rosa* × *Hulthemia*. Наиме, једна од најближих рођака ружама јесте *Hulthemia persica*, ксерофитна врста пореклом са Средњег Истока, раније класификована као *Rosa persica* (Cairns, 2000). Оплемењивачи су деценијама желели да изразито тамно црвену боју основе латице (кримсон) из ове врсте унесу у руже. Проблем су представљале репродуктивне баријере и проблеми одгајања хибрида *H. persica*. Повратно укрштање хибрида ових двеју врста са *Rosa* sp. било је тешко, а мање од једног виталног сејанца у 50 повратних укрштања поседовало је типичну и препознатљиву боју основе латице. ‘Tiggles’ је први цветни култивар са израженом бојом пореклом из комбинације *Rosa* × *Hulthemia*. Неки од бројних примера дати су у табели 16.

Укрштање између хризантеме (*Chrysanthemum morifolium*) и ајаније (*Ajania przewalskii*) донело је вишеструке предности као што су отпорност на сушу и отпорност на ниске температуре (Deng et al., 2011; Deng et al., 2012). Слично истраживање потомства из укрштања између хризантема и ајаније (*A. pacifica* × *C. vestitum*, *A. pacifica* × *C. indicum* и *A. pacifica* × *C. nakingense*) било је усмерено на унапређење карактеристика цвета. Мали проценат фертилних хибрида са јединственим карактеристикама цвасти и новом бојом доказао је да је и укрштање у наредним генерацијама могуће, упркос различитим бројевима хромозома (потомство *A. pacifica* × *C. vestitum* карактерише 71, 81 и 82 хромозома). Плодност хибрида била је довољно висока да се користи за даље оплемењивање, што је процењено на основу високог броја семена у BC1 или даљим укрштањима. Овај рад документује први корак у напорима да се у будућности комбинују пожељне хортикултурне особине у међуродним хибридима (Wu et al., 2013).

Табела 16: Укрштање између припадника различитих родова хортикултурног биља

Род родитеља 1	**Род родитеља 2**	**Хибрид**	**Карактеристике**
Sorbus	*Crataegus*	× *Sorbocrateagus*, × *Crataegosorbus* 'Ivan's Belle'	Хибрид између рода *Sorbus* и *Crataegus*, познат по отпорности на климатске услове и декоративном изгледу са јарким плодовима и цветовима
Rosa	*Hulthemia*	× *Hulthemosa*	Хибрид између ружа и *Hulthemia persica*, који се истиче светлом, црвеном бојом основе латица и већом отпорношћу на болести
Gloxinia	*Smithiantha*	× *Smithicodonia*	Комбинација у породици *Gesneriaceae*, позната по живописним цветовима и разноврсним бојама, које су привлачне за баштоване и индустрију украсног цвећа
Polianthes	*Manfreda*	× *Mangave*	Хибрид између два рода у породици *Asparagaceae*, познат по декоративним цветовима и аромама које се користе у баштованству и индустрији парфема
Solidago	*Aster*	× *Solidaster*	Познат пример у индустрији резаног цвећа
Helleborus	*Helleborus*	*H.× ericsmithii*	Укрштање различитих секција унутар рода за већу виталност

Приликом удаљене хибридизације потомство често испољава низ негативних карактеристика, а на првом месту стерилност Φ_1 и Φ_2 генерације, због великих разлика у геномима, броју и саставу хромозома, разлика у цитоплазми и слично. Фертилност у крајњој линији може бити резултат не само успостављања парног броја хромозома пореклом из удаљених јединки (алополиплоидија) него и равнотеже између једра и цитоплазме, тј. стварања хармоничног односа унутар читаве новонастале ћелије, будућег ембриона. У класичној пољопривредној производњи где је крајњи циљ висина приноса плода или семена, стерилност представља изузетан проблем. Како је приликом укрштања украсног и шумског дрвећа и жбуња, најважније добити најбоље комбинаторне способности већ у Φ_1 генерацији, депресија у даљим генерацијама не представља проблем. Код оплемењивања украсног биља селекција генотипова са одсуством формирања плода и семена може представљати чак велику предност, о чему је већ било речи у претходним поглављима. Приликом удаљене хибридизације услед интеракције гена, често долази до превазилажења родитељских особина, тј. до појачавања хибридних особина што се изражава у хибридној бујности. На успех укрштања утичу структура и број хромозома, а по правилу најбољи резултати се добијају код врста са истим бројем хромозома у геному. Особине потомства су често интермедијарне, јер су разлике између родитеља велике. Различити исходи удаљене хибридизације приказани су у табели 17.

Табела 17: Резултати појединих укрштања приликом удаљене хибридизације

Родитељске врсте / хибрид	Интермедијарне особине у потомству	Напомена
Helleborus niger* × *H. argutifolius	Листови и цветови средњих димензија; специфична боја	Комбинација зимске отпорности и крупног цвета
Rosa chinensis* × *R. gigantea	Цветови средње величине, умерена мирисност и облик између оба родитеља	Важан хибрид у модерном оплемењивању ружа
Petunia axillaris* × *P. integrifolia	Цвет средње величине, полутрубасти облик и боја између беле и љубичасте	Основ за већину модерних *Petunia* × *hybrida*
Pelargonium zonale* × *P. inquinans	Звездасти облик листа, цветови умерене јаркости и компактнији раст	Потомство је основа за зониране пеларгоније
Dianthus barbatus* × *D. chinensis	Листови умерене ширине; мешовити колорит цветова	Повећана отпорност на високе летње температуре
Begonia cucullata* × *B. boliviensis	Полупузави хабитус; светлије нијансе цветова	Идеални хибриди за вертикално озелењавање
Tagetes erecta* × *T. patula	Интермедијарна висина и величина цветне главице	Стерилни триплоиди; изузетно дуг период цветања

Техника хибридизације

Планска хибридизација представља једну од најважнијих и најпознатијих техника у савременом оплемењивању биљака, која се користи за стварање нових генотипова са побољшаним или жељеним карактеристикама. Ова техника подразумева контролисано укрштање различитих родитељских биљака са циљем да се комбинују њихове најповољније особине. Планска хибридизација је примењива и у оплемењивању украсног, пољопривредног и воћног биља, као и у производњи нових сорти које задовољавају специфичне комерцијалне или научне захтеве. Основна идеја планске хибридизације је да се створи потомство које ће наследити побољшане карактеристике од оба родитеља, као што су боја, величина, отпорност на болести или климатске услове, као и дуговечност биљке. Успех планске хибридизације не зависи само од варијабилности која стоји на располагању и поклапања броја хромозома међу изабраним родитељима, него и од низа активности које спроводи оплемењивач (слика 44).

Претпоставке успешне технике планске хибридизације

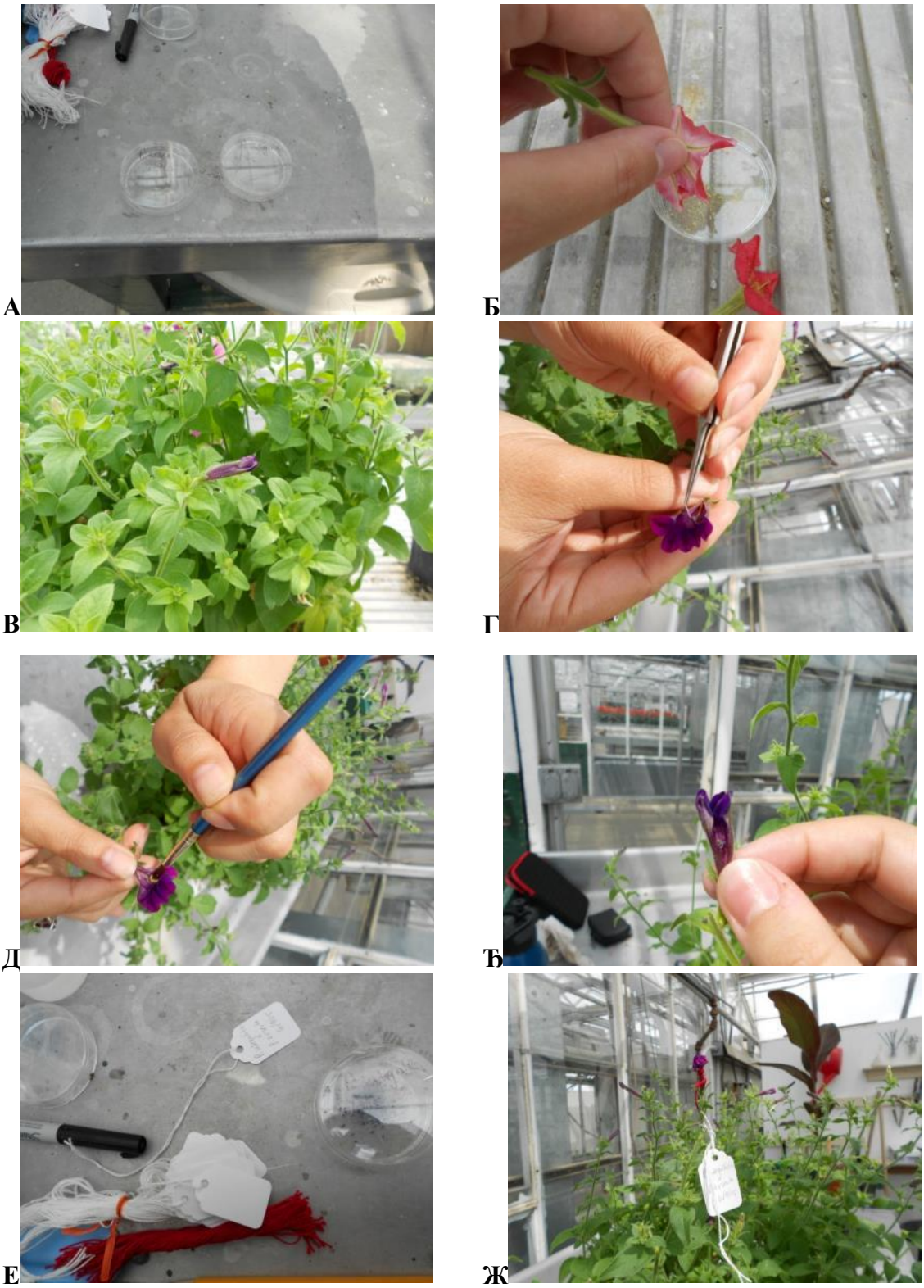
- Контрола укрштања – Планска хибридизација захтева строго контролисани процес, што значи да се оплодња мора вршити на начин који искључује било какву спонтану оплодњу или неконтролисане мешавине полена. Ово се обично постиже емаскулацијом и изолацијом, које подразумевају уклањање прашника са женских цветова пре него што се на њих нанесе полен са других биљака и заштиту таквих цветова.

- Правилан избор родитељских биљака – Избор родитељских биљака је кључан за успех хибридизације. Родитељи треба да поседују жељене карактеристике које ће бити пренете на потомке. Одабир биљака са високим генетичким потенцијалом, као и познавање њихове генетике и морфологије, омогућава постизање стабилних и продуктивних хибрида. Генетичке разлике између родитеља такође играју значајну улогу у одређивању успеха хибридизације.

- Технике оплодње – За успешну хибридизацију, полен мора бити прецизно и пажљиво нанет на тучак женског цвета. У зависности од природе биљке, могу се користити различите методе прикупљања и наношења полена, као што су ручно или механичко прикупљање полена, као и техника *in vitro* оплодње.

- Обележавање и праћење потомства – Након што се полен нанесе на тучак, важно је пажљиво означити сваки опрашени цвет како би се касније пратио развој потомства. Тиме се осигурава да ће се хибриди касније идентификовати и анализирати на основу њихових фенотипских и генотипских особина.

- Испитивање стабилности хибридних особина – Један од највећих изазова у планској хибридизацији је осигурање да добијени хибриди буду стабилни у својим жељеним особинама. Ово се постиже кроз вишеструка укрштања и пажљиво праћење фенотипских и генотипских промена током генерација.



Слика 44: Поступак међуврсне хибридизације код петуније – (А) петри кутије за полен; (Б) прикупљање полена са очинске биљке; (В) избор цвета за оплодњу на мајчинској биљци; (Г) емаскулација; (Д) наношење полена; (Ђ) затварање цвета; (Е) означавање и (Ж) обележавање (*фото: Љубојевић, М.*)

Емаскулација и изолација у планској хибридизацији

Емаскулација и изолација су кључне технике у планској хибридизацији које имају за циљ да омогуће контролисану оплодњу и спрече самооплодњу или нежељена укрштања. Емаскулација подразумева уклањање прашника са женских цветова пре него што се на њих нанесе полен са другог родитеља. Ова техника је нарочито важна у хибридизацији биљака које имају тенденцију ка самооплодњи, јер спречава самосталну оплодњу и омогућава пренос полена са друге биљке (на пример друге сорте или култивара). Изолација, с друге стране, подразумева физичко одвајање цветова или биљака како би се спречила нежељена оплодња од других биљака (слика 45). Ово се може постићи коришћењем заштитних мрежа или других метода које осигуравају да полен са других биљака не утиче на цветове који се припремају за укрштање. Изолација је нарочито корисна када су у питању биљке које су склоне слободној оплодњи и које могу неконтролисано мешати полен са других биљака у околини.



Слика 45: Спречавање опрашивања и оплодње нежељеним поленом приликом планске хибридизације код трешње (*фото: Остојић, Ј.*)

- Емаскулација и изолација приликом укрштања самооплодних врста

У случају самооплодних биљака, емаскулација и изолација су од кључног значаја за успешну хибридизацију. Иако се самооплодне врсте могу природно оплодити са својим поленом, за креирање нових хибрида потребно је осигурати да полен из другог извора (са друге биљке) буде на женском цветном органу. Емаскулација у овим случајевима спречава самостално оплођење, а изолација се користи да би се осигурало да не буде мешања са поленом других биљака. У овим биљкама, јер већ имају способност да се самооплоде, хибридизација је изазовнија, али и важнија, јер може довести до стварања нових варијација, које не би могле да се постигну самооплодњом. Стога је пажљиво уклањање прашника, пре сазревања и

пуцања антера и изолација од других биљака неопходна да би се осигурао пренос полена од других генетичких линија (слика 46).

- Емаскулација и изолација приликом укрштања страноoплодних врста

У случају страноoплодних биљака, које захтевају полен са других индивидуа за оплодњу, емаскулација и изолација су такође важне, али у нешто другачијем контексту. Страноoплодне биљке не могу се самооплодити, што значи да је потребно осигурати да полен који се користи у оплодњи буде од правилно одабраног родитеља. Емаскулација ће спречити непотребно мешање полена и омогућити лакши приступ тучку. Изолација овде игра кључну улогу у спречавању оплодње из спољашњих извора полена, који би могли нарушити циљано укрштање. За разлику од самооплодних биљака, у страноoплодним врстама није потребно бринути о самооплодњи, али је потребно осигурати да се не догоди нежељено укрштање са другим биљкама из околине.



Слика 46: Емаскулација и изолација приликом укрштања страноoплодних сорти трешње (*фото: Остојић, Ј.*)

Стерилност и инкомпатибилност код хортикултурног биља

Стерилност (неродност, бесплодност) представља појаву када матична биљка није у стању да образује генеративно потомство. Разлози за ову појаву могу бити различити и односе се на све фазе репродукције: од формирања цветних пупољака, преко оплодње, до развоја плодова. Овај феномен је од посебне важности у оплемењивању хортикултурног биља, јер директно утиче на продуктивност и добијање култивара и сорти. Неродност може да наступи услед три чиниоца везана за процес размножавања:

- Неродност услед одсуства образовања цветних пупољака (јувенилни стадијум сејаца, алтернативна-периодична родност, стадијум неродности услед старости биљке).
- Неродност услед сметњи при образовању полена и ембрионове кесице при опрашивању, оплођењу и заметању плодова (морфолошка стерилност, цитогенетичка стерилност, инкомпатибилност и еколошка стерилност).
- Стерилност услед сметњи око развоја плодова.

Неродност услед одсуства образовања цветних пупољака типична је за јувенилни – стадијум незрелости. Млади, јувенилни стадијум, почиње образовањем зигота. У току овог стадијума сејац не ствара цветне пупољке, не цвета и не роди. Овај стадијум може трајати и 6 – 10 година код појединих воћака, па чак и 20 година код неких украсних дрвенастих биљака. Постоје различити начини скраћења јувенилног стадијума код вишегодишњих врста. Селекција током јувенилног стадијума може се вршити на својства попут већег или мањег броја листова, на крупније или ситније листове, а са циљем постизања максималне фотосинтетнске површине (повећане синтезе фотосинтата) и ранијег ступања у период зрелости, или брзину отварања и издуживања нових листова. Све ове особине су у функцији минимализовања времена захваљујући максимизацији раста и развића и подстицања цветања – што бржи пролазак кроз фазу вегетативног раста и иницирање генеративне фазе. Други начин скраћења периода герминације и селекције генотипова са ранијим цветањем постиже се селекцијом крупнијих складишних подземних органа – кртола, луковица и ризома. Установљено је да су крупнији подземни органи директни индикатори способности меристема да иницира формирање генеративних органа и цветање. Трећи, много успешнији начин скраћења периода герминације и селекције генотипова са ранијим цветањем постиже се манипулацијом услова средине (стварањем селекционих услова, селекционог окружења). Код ризоматичних хризантема *Chrysanthemum* × *grandiflorum*, (квантитативна биљка кратког дана) примењивање су различите комбинације осветљења и температуре, што је омогућило издвајање три дневно неутралне селекције, толерантне на високе температуре, применом дугог дана (континуираним осветљењем 24h) и температурним шоковима 31±2/26.7±3°C (Anderson and Ascher, 2001).

Сејанци хибридне врсте љиљана (*Lilium* × *formolongi*) гајени су у класичним условима иницијације цветања (23-21°C дневна и ноћна температура, 16h дужина фотопериода), али без излагања хладним температурама неопходним за јаровизацију (4°C током 1000 h) код родитељске врсте *L. longiflorum*. Као контрола коришћени су услови кратког дана, а показало се да хибриди могу цветати у условима оба фотопериода, односно да су дневно неутрални, за разлику од родитељске врсте *L. longiflorum*. Овом изменом спољашњих услова, селекционисани су дневно неутрални хибриди *Lilium* × *formolongi* отпорни на мраз и ниске температуре, а чије цветање

наступа већ након <200 дана односно <1 године од сетве семена, за разлику од *L. longiflorum* код које је потребно око 5 година. Тако је утврђено и да неутралност у односу на фотопериод долази од другог родитеља *L. formosanum* (Zlesak and Anderson, 2010). Трећа врста код које је омогућена селекција нових генотипова захваљујући модификацији спољашњих услова је *Gladiolus* × *grandiflorus*. Након шеснаестогодишњег оплемењивања, период од ницања семена до цветања скраћен је са почетних пет година, на мање од годину дана, применом дужине фотопериода од 16h и високих температура (24°C дању и 20°C ноћу).

Захваљујући везаним својствима, могуће је селекцију померити на још ранији ниво, односно селекцију вршити на основу особина семена и брзине клијања. Наиме, уколико се код појединих генотипова у оквиру популације раније „сломи“ (елиминише) дормантност, а семе брзо клија (1 – 3 недеље од сетве), могуће је издвајање јединки које имају краћи период до листања, иницијације цветних пупољака и самог цветања, управо код већ наведених геофитних врста *Chrysanthemum* × *grandiflorum*, *Gladiolus* × *grandiflorus* и *Lilium* × *formolongi*. Избором начина вегетативног размножавања, услова складиштења и регулацијом температуре, Gilad et al. (2001) успели су да скрате јувенилни период код израелске аутохтоне врсте лука *Allium aschersonianum* и да је позиционирају као нову орнаменталну врсту на тржишту. Претходно су као орнаменталне гајене две аутохтоне врсте *A. ampeloprasum* и *A. neapolitanum* селекционисане из природних популација.

Неке сорте показују склоност да једне године обилно роде, а друге слабо или никако. Такво рађање се назива алтернативно или наизменично. Основни узроци алтернативне родности су склоност саме сорте ка алтернативном рађању (због саме генетичке конституције), претерана родност у једној години односно исцрпљеност мајчинске биљке, страдање пупољака и слично. Међутим, чак и сорте са израженом алтернативном родношћу могу редовније рађати, ако им се обезбеде сви повољни услови – одговарајућа агротехника, ђубрење, редовна обрада земљишта, наводњавање, заштита од болести и штеточина, као и правовремено прорећивање плодова. Исто тако неродност се јавља и када биљка остари односно изађе из своје репродуктивне фазе.

Неродност услед сметњи при образовању полена и ембрионове кесице при опрашивању, оплођењу и заметању плодова (морфолошка стерилност, цитогенетичка стерилност, инкомпатибилност и еколошка стерилност) јавља се током периода родности. Типови стерилности који се јављају током репродуктивне фазе биљке приказани су у табели 18, а сви резултирају истим – изостанком хибридног потомства односно неуспехом извршене хибридизације.

Табела 18: Типови стерилности код хортикултурног биља

Тип стерилности	**Карактеристике**
Морфолошка	Недостатак или закржљалост цветних органа (прашника, тучка, крунице)
Цитогенетичка	Наследни поремећаји у процесу мејозе, нерегуларна деоба хромозома
Еколошка	Утицај спољашњих фактора, температура, исхрана, вируси
Полна инкомпатибилност	Немогућност оплодње услед генетичке неусаглашености поленовог зрна и тучка

Морфолошка стерилност се јавља се као последица одсуства или закржљалости прашника, тучка или других делова цвета, док је цитогенетичка стерилност проузрокована поремећајима у мејотичкој деоби, посебно код неравномерног распоређивања хромозома, што резултира нефункционалним гаметофитом. Типична је за непарне полиплоиде, нпр. триплоидне сорте и култиваре, о чеме ће посебно бити речи касније. Овде треба разликовати два типа:

- *Гаметна стерилност* – нефункционалан полен и/или јајна ћелија
- *Зиготна стерилност* – оплођење је могуће, али се ембрион не развија нормално

Гаметна стерилност се односи на ситуацију када су полен (мушки гамет) и/или јајна ћелија (женски гамет) нефункционални, што значи да не могу да учествују у процесу оплођења. Овај механизам стерилности често се јавља као резултат генетичких или биохемијских поремећаја. Пример за ову врсту стерилности је већ споменута *Lantana camara* (лантана), популарна декоративна биљка која у неким случајевима показује гаметну стерилност, што спречава неконтролисано ширење путем семена. Слично, *Cercis canadensis* (јудино дрво) такође може бити гаметно стерилан, чиме се избегава производња полена и семена, што може бити корисно у урбаним и парковским пејзажима. Такође, *Callistemon citrinus* може бити гаметно стерилан, чиме се спречава саморасејавање у баштама.

Зиготна стерилност, с друге стране, подразумева ситуацију у којој се оплођење може догодити, али развој ембриона није нормалан, те семе не клија. Ова врста стерилности може се јавити услед генетичких неслагања или некомпатибилности између очинских и материнских гена. *Canna indica* (кана) је пример биљке која може показивати зиготну стерилност, нарочито у случају хибридизације различитих сорти. Слично, *Petunia* (петунија) може показивати зиготну стерилност у хибридним сортама, што значи да, иако оплођење може да се догоди, семе неће развити нормалне ембрионе. Такође, *Tulipa* (лала) у својим хибридним сортама може бити зиготно стерилна, што спречава стварање семена и саморасејавање.

Украсне цветне врсте са гаметном или зиготном стерилношћу имају неколико предности. Оне не стварају семе које би се самостално ширило у природи, чиме се спречава неконтролисано распростирање у околини. Ове биљке такође често имају боље декоративне особине, јер не улажу енергију у производњу семена. За професионалне узгајиваче, стерилне врсте омогућавају лакше управљање размножавањем и растом, чиме се побољшавају могућности за контролисану и квалитетну производњу.

Еколошка стерилност изазвана је стресним факторима животне средине попут екстремних температура, недостатка хранљивих материја, напада болести и штеточина. Ови услови могу пореметити све фазе репродукције: од образовања пупољака до клијања поленових зрна, али и фазе развоја плодова. Ови фактори не само да утичу на продуктивност биљке, већ могу значајно ограничити њену способност да се размножава, што има велики утицај на украсне биљке које се користе у пејзажном уређењу и хортикултури.

- Екстремне температуре, било да су у питању веома високе или ниске температуре, могу изазвати еколошку стерилност код многих украсних врста. У условима изузетно високих температура, биљке могу патити од термалног стреса, што омета развој цветова, њихову способност да производе функционалан полен и долази

до исушивања тучкова. Супротно томе, ниске температуре могу оштетити цветове и пупољке, спречавајући нормалну оплодњу јер кристали леда унутар пупољка униште плодник.

- Недостатак одређених хранљивих материја, као што су азот, фосфор или калијум, али и бројних микроелемената може такође довести до еколошке стерилности. Биљке које пате од нутритивних дефицита неће бити у стању да развију здраве и продуктивне цветове, што нарушава њихову способност за оплодњу и стварање семена.
- Болести и штеточине могу имати изразито значајан утицај на репродукцију украсних биљака, изазивајући еколошку стерилност. Напад на цветове или пупољке од стране различитих инсеката и патогена, као што су гљиве, бактерије или вируси, може уништити репродуктивне органе, чиме се омета процес оплодње и развоја семена. Неки инсекти, попут рутаве бубе – цветоједа (*Tropinota hirta*), представљају значајне штеточине воћних и украсних врста (слика 47). Ова врста из породице *Scarabaeidae* позната је по томе што се храни деловима цвета, чиме директно узрокује стерилност. За разлику од инсеката који исисавају биљне сокове, рутава буба конзумирањем прашника и тучка врши механичку деструкцију гаметофита. Као резултат, онемогућена је продукција функционалног полена и јајних ћелија, што води ка потпуном изостанку оплодње и формирања семена. Ова стерилност се може манифестовати кроз потпуну деструкцију цвета или делимичан пад виталности полена, што значајно ограничава капацитет за природно размножавање. Такође, штеточине као што су биљне ваши и гриње могу ослабити биљке, чинећи их подложним другим стресним факторима и смањујући њихову способност да се репродукују. Код ружа се дешава да цветни пупољци опадају посебно када су изложени нападима ваши, које извлаче сок из биљке и али и често преноси вирусне болести. Поменути *Cercis canadensis* али и многе друге дрвенасте врсте могу бити подложне нападима болести као што је *Verticillium* (гљивична трулеж), која нарушава здравље корена и стабла. Ова болест може ослабити биљку до те мере да она више није у стању да произведе цветове и семе, чиме се јавља еколошка стерилност.



Слика 47: Исхрана рутаве бубе репродуктивним деловима цвета (*Фото*: *Шарац, В.*)

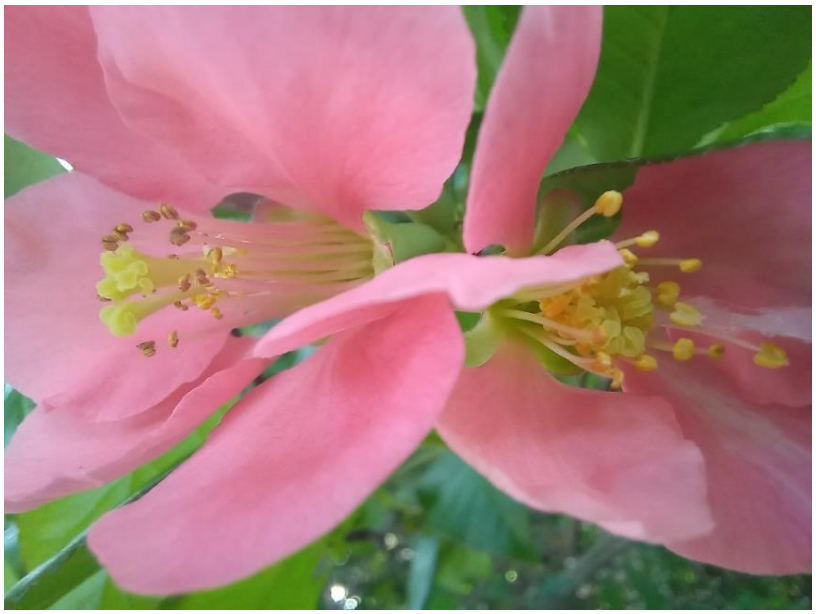
Полна инкомпатибилност

Полна инкомпатибилност је појава када и поред виталног полена и функционалне јајне ћелије, не долази до оплодње, а разликују се **аутоинкомпатибилност** – неспојивост у оквиру исте сорте/култивара и **интеринкомпатибилност** – неспојивост између различитих сорти/култивара. И у овом случају треба разликовати типове инкомпатибилности приказане у табели 19. Већ је објашњено да страноопрашивање и страноoплодња спречавају нежељену појаву – инбридинг. Инбридинг се односи на узгој у сродству и може довести до смањења генетичке варијабилности, што често има негативне последице по здравље и плодност популације. Самооплодња представља највиши степен узгоја у сродству и могућа је код хермафродитних организама, односно двополних биљака. Инкомпатибилност спречава ток процеса који резултира високим степеном хомозиготности, што често води до депресије у биљној популацији. У току еволуције су се развили посебни механизми – генетичке, морфолошке и физиолошке природе, који доводе до инкомпатибилности или немогућности да се развије семе спајањем мушке и женске полне ћелије са истог цвета, што омогућава аутостерилност и омогућава страноoплодњу. Механизми инкомпатибилности могу бити **морфолошки** и **механички**, као што је дихогамија (протандрија и протогинија). Протандрија је случај када прашници сазревају пре тучка, па полен не може обавити оплодњу у истом цвету, него само у неком другом. Протогинија је појава када тучак сазрева пре прашника, па не може доћи до опрашивања у оквиру исте сорте или у истом цвету.

Табела 19: Типови полне инкомпатибилности код хортикултурног биља

Тип инкомпатибилности	Механизам
Морфолошка	Временско неслагање зрелости тучка и прашника (дихогамија: протандричност, протогинија)
Генетичка	Хетероморфна и хомоморфна – контролисана S-алелима; спречавање клијања полена на жигу тучка

Протандрија и протогинија су важни *морфолошки механизми* који утичу на процес опрашивања код биљака, укључујући и орнаменталне врсте. У орнаменталним биљкама, као што су неке врсте врбе (*Salix*), неке врсте божура (*Paeonia*), као и код неких врста лала (*Tulipa*), протандрија омогућава пренос полена са различитих биљака и тако подстиче генетичку разноликост. Протогинија се може наћи код неких врста орнаменталних биљака као што су космос (*Cosmos*), неке врсте хортензија (*Hydrangea*), или код неких врста камелија (*Camellia*), где женски делови цвета сазревају пре мушких, чиме се омогућава размена полена између различитих биљака. Протандрични цветови код јапанске дуње (*C. japonica*) приказани су на слици 48. Код цвета на слици лево тучкови су се издужили и сазрели тек након што су антере попуцале и ослободиле поленова зрна, док су на цвету десно антере пред пуцањем и расејавањем, а тучкови неиздужени и незрели. Дати цветови се налазе на истој грани, али сукцесивно цветају.

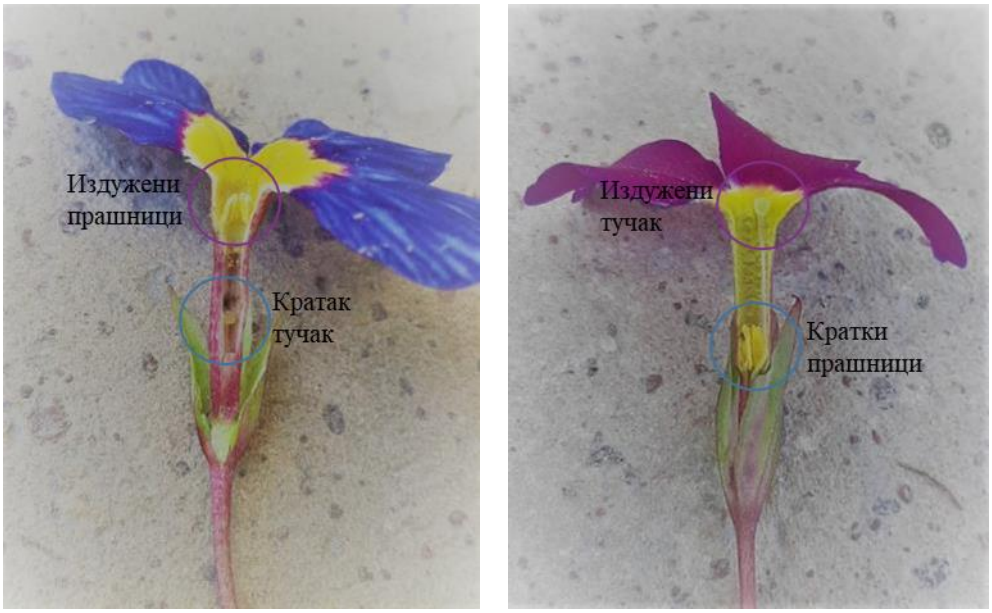


Слика 48: Протандрични цветови код јапанске дуње (*C. japonica*)
(*фото: Љубојевић, М.*)

Генетичка инкомпатибилност је кључни механизам који спречава самоопрашивање. Она се може класификовати у две основне врсте: хетероморфну и хомоморфну инкомпатибилност. Хетероморфна инкомпатибилност заснована је на морфолошким разликама између типова цвета. Ова врста инкомпатибилности обично укључује хетеростилију, где се цветови налазе у два различита облика названих Thrum тип (*thrum* – реса) и Pin тип (*pin* – чиода, игла). Док Thrum тип има кратак тучак и дуге прашнике, Pin тип одликује дуг тучак и кратки прашници. У овом случају, полен из једног типа цвета не може да оплоди цвет из истог типа због морфолошких разлика које ометају контакт између полена и тучка што се може видети на слици 49, као и на попречним пресецима (слика 50).



Слика 49: Хетеростилија као вид аутоинкомпатибилности –Thrum тип цвета са израженим прашницима (лево) и Pin тип цвета (десно) са израженим тучковима
(*Фото: Шајин, Д.*)



Слика 50: Попречни пресек хетеростиличних цветова –Thrum тип цвета (лево) и Pin тип цвета (десно) (*Фото: Ђукић, К.*)

У основи хетероморфне инкомпатибилности, оком видљиве као јасне разлике у грађи цвета и позиције прашника у односу на тучак, леже **генетички** условљене разлике које се појављују услед присуства различитих алела. Тип цвета који има дугачак тучак, а прашнике на кратким дршкама (*pin*) одликује генетичка конституција *ss*, док тип цвета са кратким тучком и прашницима на дугим дршкама (*thrum*) одликује генетичка конституција *Ss*, с тим да је *S* потпуно доминантан над *s* (табела 20).

Табела 20: Могуће комбинације приликом хетероморфне инкомпатибилности

	pin (ss)	***thrum (Ss)***
pin (ss)		гам. s S,s *Ф*1 Ss и ss
thrum (Ss)	гам. S,s s *Ф*1 Ss и ss	

Хомоморфна инкомпатибилност подразумева присуство серије S-алела у генотипу полена и тучка, који регулишу процес инкомпатибилности. У овом случају, опрашивање није могуће ако полен из истог генотипа покуша да оплоди тучак. Ова врста инкомпатибилности може бити подељена у две категорије: гаметофитну и спорофитну инкомпатибилност. У гаметофитном систему (нпр. код јабуке, крушке, трешње, али и неких украсних врста попут петуније), S-RNase ензими се излучују на жигу тучка и деградирају РНК поленових зрна која носе идентичан S-алел као и стубић, те се дешава деградација током раста поленове цеви. У спорофитном систему, S-протеини на жигу препознају S-протеине у полену на основу генотипа спорофита који је формирао полен.

Гаметофитна инкомпатибилност зависи од генотипа полена. У овом случају, успех оплодње зависи од тога да ли су S-алели полена компатибилни са S-алелима на тучку. Ако су алели полена и тучка идентични, неће доћи до оплодње. Ова врста инкомпатибилности је често регулисана S-геном који контролише хемијску

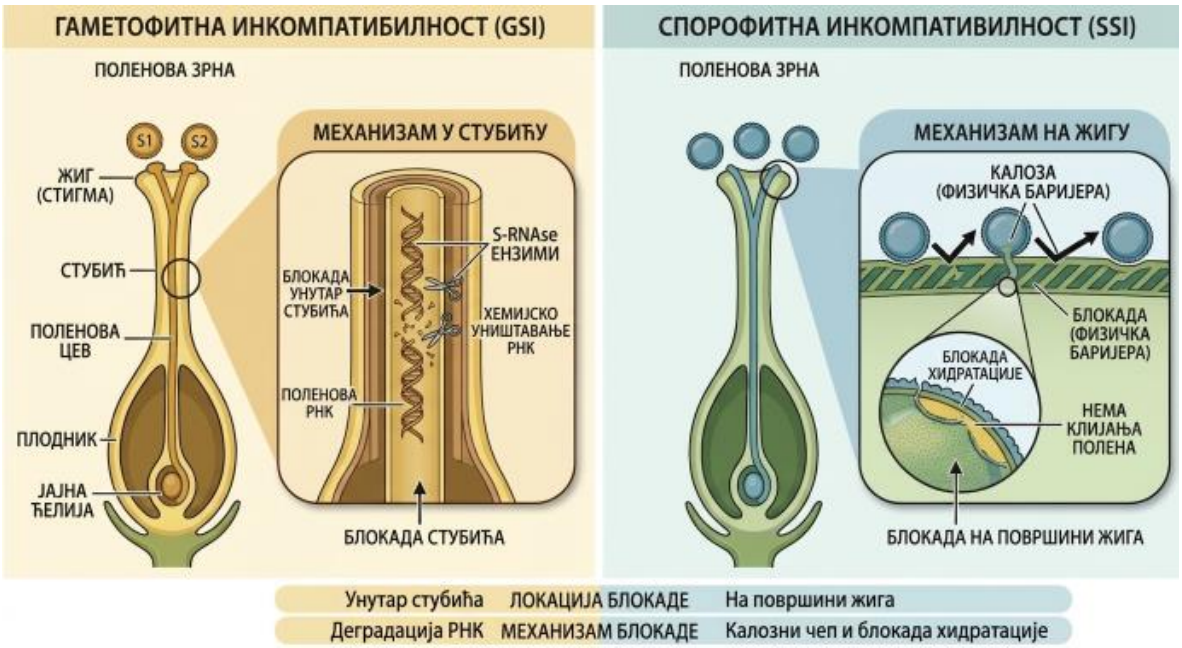
комуникацију између полена и жига тучка. Систем се заснива на дејству S-алела, смештених на S-локусу, који кодирају протеине укључене у препознавање сродног полена. S-бокс ген је централни елемент у процесу инкомпатибилности и игра важну улогу у регулацији опрашивања. S-гени одређују да ли ће полен бити прихваћен од стране тучка и, у зависности од комбинације S-алела, може доћи до инкомпатибилности која спречава самоопрашивање. Клијање полена је процес у којем полен клија на тучку цветова, а развија се поленова цев која носи мушке гамете до женске полне ћелије у плоднику. У овом процесу, ако су генетичке карактеристике полена и жига компатибилне (односно ако имају различите S-алеле), поленова цев ће успешно клијати и оплодити тучак. Међутим, ако се полен и жиг тучка имају исти S-алел, клијање полена ће бити блокирано, што резултира неуспехом оплодње (слика 51).

Petunia × hybrida, у овом случају представља модел-организам за проучавање гаметофитне самоинкомпатибилности (GSI). Као и код других припадника *Solanaceae*, SI код *Petunia* се заснива на деловању S-RNase ензима који деградира поленову РНК уколико S-алел у полену одговара неком од S-алела у тучку. Наиме, након лучења ензима сва поленова зрнца апсорбују S-RNase, али само она која носе идентичан S-алел као тучак нису у стању да је неутралишу. На тај начин сваки полен покушава да разгради туђу S-RNase како би преживео, јер полен поседује механизам за детоксикацију туђих RNaza, али је немоћан пред RNazom сопственог генотипа, која га на крају неутралише. У том случају долази до деградације РНК унутар поленове цевчице, што резултира прекидом њеног раста и, као последица, неуспешним оплођењем. Слично је и код туберозе (*Polianthes tuberosa*), где је експериментално у поновљеним огледима са различитим поленом, доказана гаметофитна инкомпатибилност.

Спорофитна инкомпатибилност зависи од генотипа биљке која је произвела полен. За разлику од претходног система, спорофитна инкомпатибилност (SSI), типична за породице *Asteraceae* и *Brassicaceae*, заснива се на интеракцији између генотипа тучка и генотипа биљке-родитеља која је произвела полен (слика 51). Пресудну улогу овде игра егзина (спољашњи омотач) поленовог зрна, у коју су инкорпорирани протеини пореклом из тапетума прашника. Због тога се свако поленово зрно идентификује према диплоидном генотипу свог родитеља, без обзира на сопствени хаплоидни састав. Препознавање је изузетно брзо и дешава се на самој површини жига (стигме). Уколико дође до подударања алела, жиг блокира хидратацију полена или врши брзу депозицију калозе на месту контакта. Овај калозни чеп делује као физичка баријера која спречава продор поленове цеви у ткиво тучка. У овом систему често долази до појаве доминантности међу S-алелима, што додатно компликује односе компатибилности, али истовремено омогућава већу еволутивну флексибилност у поређењу са гаметофитним системом. Нека од најзначајнијих сазнања о инкомпатибилности проистекла су из експеримената спроведених код украсних биљака породице *Asteraceae* (*Compositae*), за које је спорофитна инкомпатибилност типична. Први докази о спорофитским SI системима са полиалелном регулацијом на једном локусу датирају са половине прошлог века и односе се на *Parthenium argentatum* и *Crepis foetida*. Касније је потврђен исти тип система код више врста, укључујући: *Calotis cuneifolia, Cichorium intybus, Chrysanthemum cinerariaefolium, Senecio cruentus, Ageratum houstonianum, Carthamus flavescens, Chrysanthemum carinatum* и *Cosmos bipinnatus*. За *Helianthus annuus* и *Chrysanthemum morifolium* предложена је полиалелна регулација на више локуса.

У већини до сада истражених случајева код врста са спорофитском инкомпатибилношћу, забележена је доминантна улога S-алела у полену и аутономија

(самостална експресија оба S-алела) у тучку. Такав тип алелске интеракције потврђен је код *Chrysanthemum carinatum, Crepis foetida, Carthamus flavescens, Chrysanthemum cinerariaefolium* и *Parthenium argentatum*. Са друге стране, за *Cosmos bipinnatus* и *Cichorium intybus* показано је да у тучку постоје и доминантни и аутономни алели, док је за *Ageratum houstonianum* описан линеаран низ доминантности без аутономије. Код полена су забележени сви облици интеракције – доминантност, аутономија или једноставан линеаран низ доминантности, зависно од врсте.



Слика 51: Илустрација кључних разлика између гаметофитне и спорофитне инкомпатибилности (*фото: Љубојевић, М.*)

Као и код гаметофитне инкомпатибилности неусаглашене интеракције између хемијских једињења које производе жигови тучка и зидови поленових зрна могу пореметити развој полена на жигу, а затим и спречити формирање поленове цевчице и оплођење. Код врсте *Cosmos bipinnatus*, већ у року од неколико минута након неспојивог укрштања, уочено је формирање калозе на папилама жига, што представља јасну физиолошку баријеру непожељном оплођењу.

Код појединих украсних врста примећен је феномен делимичне самоинкомпатибилности, где оплођење може бити остварено, али са смањеном успешношћу, или се јавља варијабилност у реакцији SI система у зависности од еколошких услова или старости цвета. Иако текома (*Campsis radicans*) поседује активан SI механизам, понекад долази до самооплодње, што указује на незавршен или слаб SI одговор, што представља еволутивну пластичност и репродуктивну сигурност у неповољним еколошким условима. Овај феномен омогућава ограничено самоопрашивање у условима недостатка опрашивача, када ће биљка, иако преферира страни полен, ипак прихватити сопствени. Код љиљана (*Lilium* spp.) постоји варијација у интензитету SI одговора, што се користи за контролисано укрштање и избор пожељних комбинација. Ова појава је посебно значајна за оплемењиваче јер омогућава флексибилност у избору стратегије укрштања, као и потенцијал за селекцију генотипова са новим карактеристикама. Разумевањем тренутка када SI баријера „попушта“, могуће је извршити самооплодњу и добити инбред линије које су иначе недостижне у стандардним условима. Ова појава наглашава да су SI системи

динамичне баријере које балансирају између потребе за генетичким диверзитетом и императива за репродуктивним успехом.

Посебан аспект у проучавању физиологије оплодње представља феномен псеудо-самокомпатибилности (PSC), који се манифестује као привремено или делимично слабљење баријера самоинкомпатибилности **код старијих цветова**. Ова појава се често означава и као „компатибилност на крају сезоне" (енг. „*End-of-season compatibility*"), при чему се рестриктивни механизми S-локуса деактивирају у финалним фазама антезе. Са еволутивног аспекта, овај модел се дефинише као стратегија репродуктивног осигуравања (енг. „*Reproductive assurance*"). Како цвет стари, селективни притисак за унакрсним опрашивањем опада у корист императива за формирањем семена, чак и по цену инбридинг депресије. За оплемењиваче украсног биља, ово представља „прозор" који омогућава вештачку индукцију самооплодње ради фиксације пожељних особина у хомозиготном стању, што би у регуларним фазама цветања или код млађих, новоформираних цветова било онемогућено деловањем S-RNase или калозних блокада.

Стерилност при међуврсној хибридизацији – цитогенетичка стерилност

Хибриди настали укрштањем родитеља различитог нивоа плоидности често показују изражену цитогенетичку стерилност, чији је примарни узрок поремећај у току мејозе. Будући да плоидност представља број комплетних хромозомских гарнитура у ћелији, диплоидни генотипови (2n) су стабилни са два сета хромозома, али триплоидни хибриди (3n), настали спајањем редукованог (n) и нередукованог (2n) гамета, суочавају се са критичним проблемом током профазе I мејозе. Основни узрок ове стерилности лежи у немогућности правилне конјугације (парења) хомологих хромозома. Пошто трећа хромозомска гарнитура нема адекватног партнера за формирање биваленатa, долази до стварања униваленатa и триваленатa. Оваква структурна неуравнотеженост резултира неправилном сегрегацијом хромозома на полове ћелије, чиме настају анеуплоидни гамети са неуравнотеженим генетичким материјалом. Такви гамети су физиолошки нефункционални, што онемогућава фертилизацију и формирање семена. Иако се из еволутивне перспективе цитогенетичка стерилност може посматрати као репродуктивна баријера, она има изузетну вредност у хортикултури и пејзажној архитектури. Стерилни хибриди су високо цењени јер већ помињано одсуство продукције семена често резултира дужим периодом цветања (будући да биљка не троши енергију на развој плода) и спречавањем неконтролисаног ширења алохтоних врста. С обзиром на то да се овакви генотипови успешно размножавају вегетативним путем, цитогенетичка стерилност омогућава очување и комерцијализацију супериорних хибридних форми са стабилним декоративним карактеристикама.

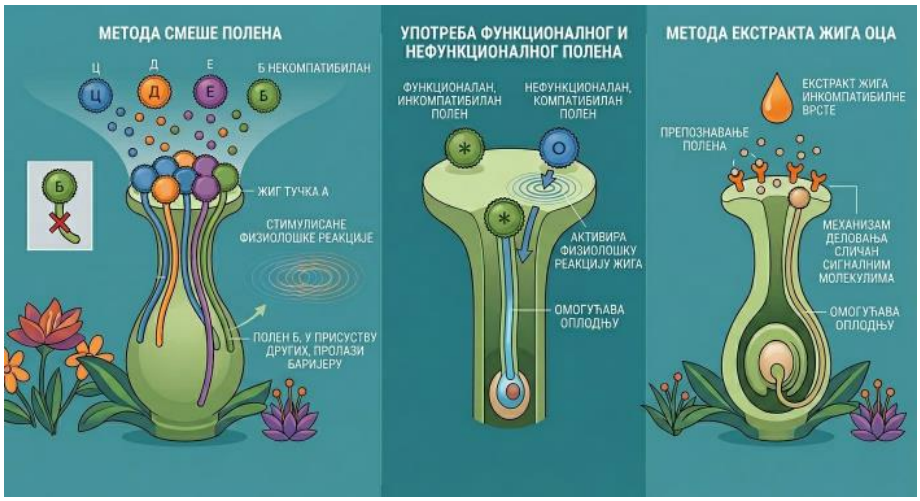
Превазилажење инкомпатибилности

Иако механизми самоинкомпатибилности и цитогенетичке стерилности представљају савршене еволутивне системе за одржавање генетичког диверзитета и спречавање инбридинга, у домену хортикултурног оплемењивања они се често јављају као примарне препреке. Стерилност онемогућава добијање потомства од супериорних међуврсних хибрида, док инкомпатибилност блокира процес самооплодње, који је неопходан за стварање хомозиготних линија.

Због тога је кроз историју оплемењивања развијен читав спектар метода за „сламање" ових баријера (слика 52). Поступци се заснивају на дубоком разумевању физиолошких, хемијских и генетичких основа инкомпатибилности. Од класичних метода физичког зближавања ткива, преко примене фитохормона и термичких шокова, па све до софистицираних мутагених техника, оплемењивачи настоје да привремено или трајно деактивирају одбрамбене механизме тучка. Циљ је увек исти – омогућити фузију гамета која би у природним условима била онемогућена, чиме се отварају врата за стварање нових генотипова супериорних декоративних и биолошких карактеристика.

- Индукована мутација путем зрачења X-зрацима представља један од првих покушаја утицаја на генетичке механизме инкомпатибилности. Lewis and Crowe (1954) су применом X-зрака на пупољке трешње у фази пре редукционе деобе изазвали мутацију у S генима. На тај начин добијене су самооплодне форме, што је омогућило настанак сорте 'Stella'. Касније је овај самооплодни алел назван S' и основ је успешне самооплодње код свих савремених сорти трешње.
- Метода масовног укрштања предложена од стране И.В. Мичурина подразумева потребу примене укрштања у великом броју комбинација, како би се омогућила појава спонтане компатибилности у одређеном проценту случајева.
- Претходно вегетативно зближавање, односно претходно калемљење инкомпатибилних сорти или врста омогућава физиолошко прилагођавање ткива, чиме се олакшава каснија оплодња. Након одређеног периода калемљења, врши се опрашивање и прати се реакција.
- Метода посредника се користи када су две врсте (или генотипа) међусобно инкомпатибилне, те се користити трећа, компатибилна врста или генотип као „мост". Посредник се калеми између два инкомпатибилна партнера или учествује у процесу опрашивања као физиолошки медијатор. Иако је Мичурин ово раније промовисао, модерна наука је показала да калемљење не мења ДНК, али мења епигенетику и физиологију (размену хормона и РНК молекула кроз калем). То „омекшава" одбрамбене механизме тучка. Иако се иницијално и савремено тумачење разликује, ова важна метода се и данас помиње као „претходно физиолошко зближавање".
- Метода смеше полена подразумева истовремено наношење полена више сорти (нпр. C, D, E) на жиг тучка (A). Полен некомпатибилне сорте B, који самостално не може да изазове оплодњу на тучку A, у присуству других поленових зрна, може проћи баријеру и остварити оплодњу. Физиолошке реакције стимулисане различитим поленом играју кључну улогу.
- Употреба мешавине функционалног и нефункционалног полена подразумева функционалан, али инкомпатибилан полен и нефункционалан, али компатибилан полен, при чему нефункционалан полен активира физиолошку реакцију жига, омогућавајући функционалном инкомпатибилном полену да досегне јајну ћелију и оплоди је.

- Метода екстракта жига оца подразумава да се у случају неуспешног опрашивања, на жиг тучка нанесе екстракт жига инкомпатибилне врсте, што може довести до „препознавања“ полена и омогућити оплодњу. Механизам деловања је сличан примени сигналних молекула који утичу на рецепторе тучка.
- Примена егзогених фитохормона, првенствено ауксина и цитокинина, може вештачки продужити виталност тучка и убрзати раст поленове цевчице, чиме се компензује њено успорено напредовање код гаметофитних инкомпатибилних комбинација.
- Зрачење UV зрацима се може користити за **пригушивање механизама инкомпатибилности**, било путем директног дејства на ткиво тучка, било путем мутагеног ефекта на полен. Овај метод се користи са великом пажњом због потенцијалног оштећења ткива.
- Опрашивање у фази пупољка (енг. „*Bud pollination*“) је најкоришћенија метода код породице *Brassicaceae* (купусњаче). Жиг тучка у младом пупољку још увек нема развијен систем за инкомпатибилност (нема протеина који одбијају полен). Ако се на такав млади тучак нанесе полен, он ће оплодити биљку пре него што се „одбрамбени систем“ активира.
- Термички шок и CO_2 третмани се користе у модерној производњи семена. Коморе за узгајање или друге просторије се испуњавају повишеном концентрацијом CO_2 (3–5%) или се примењује висока влажност ваздуха. То накратко „пасивизира“ жиг тучка и омогућава самооплодњу.
- Испирање жига тучка, где се физичким испирањем жига водом или органским растварачима могу уклонити специфични протеини (S-гликопротеини) који спречавају клијање полена.



Слика 52: Илустрација појединих метода савладавања инкомпатибилности (*фото: Љубојевић, М.*)

Уз све наведене методе, важно је напоменути да успех у превазилажењу инкомпатибилности зависи од конкретне биљне врсте, генотипа, као и услова у којима се врши опрашивање. Комбинација више метода често даје боље резултате него примена само једне технике.

Избор родитељских парова и комбинациона својства

Након што су изучене генетика и биолошке карактеристике као и специфичности цветања код врсте која се жели побољшати, приступа се врло важном кораку – избору родитеља за укрштања. Добар избор родитељских парова за укрштање представља основу и сигурност да ће се у потомству добити генотипови са таквом комбинацијом својстава, која ће оправдати уложено време и труд и која ће задовољити одређене захтеве тржишта. Постоје три концепта приликом избора родитеља за хибридизацију, концепт сорте, концепт својства и концепт гена.

Концепт сорте представља избор великог броја сорти за укрштање под претпоставком да ће се остварити и такве комбинације позитивних својстава које желимо у новим сортама (Borojević, 1981). Овај концепт је веома застарео, а као главни недостатак концепта сорте наводи се управо веома велики број комбинација, што захтева много времена и простора за сетву и негу хибридних сејанаца, а резултати су готово увек неизвесни.

Концепт својства подразумева избор родитељских парова за укрштање на бази тачног познавања својстава која се желе комбиновати од тих родитеља у новим сортама. Укрштање по овом концепту заснива се на бољем планирању комбинација укрштања. То омогућава извођење мањег броја комбинација укрштања него по концепту сорте, а успех у добијању перспективних линија и нових сорти је сигурнији и већи. Код комбинацијског укрштања, тј. подједнаког генетичког учешћа оба родитеља, мора се водити рачуна о томе да сваки родитељ садржи што више позитивних, а што мање негативних особина. Предност концепта својства је мањи број комбинација и већа извесност резултата укрштања. Недостатак је што се приликом укрштања по овом концепту губи део информација о својствима сорти које су *а приори* изостављене.

Концепт гена значи одабир родитељских парова за укрштање на бази познавања генетичке конституције својства на које се оплемењивање врши. Ако се познаје модел наслеђивања одређене особине, веома поуздано се може одредити понашање потомака. По овом концепту штеди се време и простор, али је неопходно уложити већа материјална средства и губи се део генетичке варијабилности јер се оплемењивање врши само на једно својство.

Према избору родитељских парова хибридизација може бити дивергентна (уколико се користе генетички различити – дивергентни родитељи) или конвергентна (уношење гена за једну или две особине у добру стандардну сорту вишеструким повратним укрштањем). Према Borojević (1981) успех у оплемењивању зависи од метода укрштања, а које ће се методе користити зависи од тога да ли родитељи који стоје на располагању могу обезбедити комбиновање позитивних својстава, која се желе ујединити у новим сортама. Приликом избора родитељских парова за хибридизацију веома је важно познавати њихове комбинационе способности. Често се у пракси дешава да две добре сорте не дају супериорно потомство које је од родитеља боље у неколико особина, а поготово је тешко добити потомство које је у целини боље од изабраног родитељског пара. Зато се говори о добрим и лошим комбинационим способностима. Под добрим комбинационим способностима подразумева се способност родитеља да у комбинацији са другим да супериорно потомство. Разликују се општа и посебна комбинациона способност. Општа комбинациона способност представља просечну вредност једног родитеља на основу његовог понашања у укрштањима са другим родитељима, док посебна комбинациона

способност представља понашање родитеља А у укрштањима са родитељем Б. Према томе, просечна вредност линије А са линијом Б може се израчунати према моделу:

$$M_{АБ} = ОКС_{А} + ОКС_{Б} + ПКС_{АБ}$$

У оплемењивању вишегодишњег хортикултурног биља, где оплемењивање тече у два правца – подлоге и племке, а крајњем изгледу и функционалности калемљених стабала доприносе обе компоненте и њихова интеракција, ова би се формула могла преформулисати и применити на следећи начин:

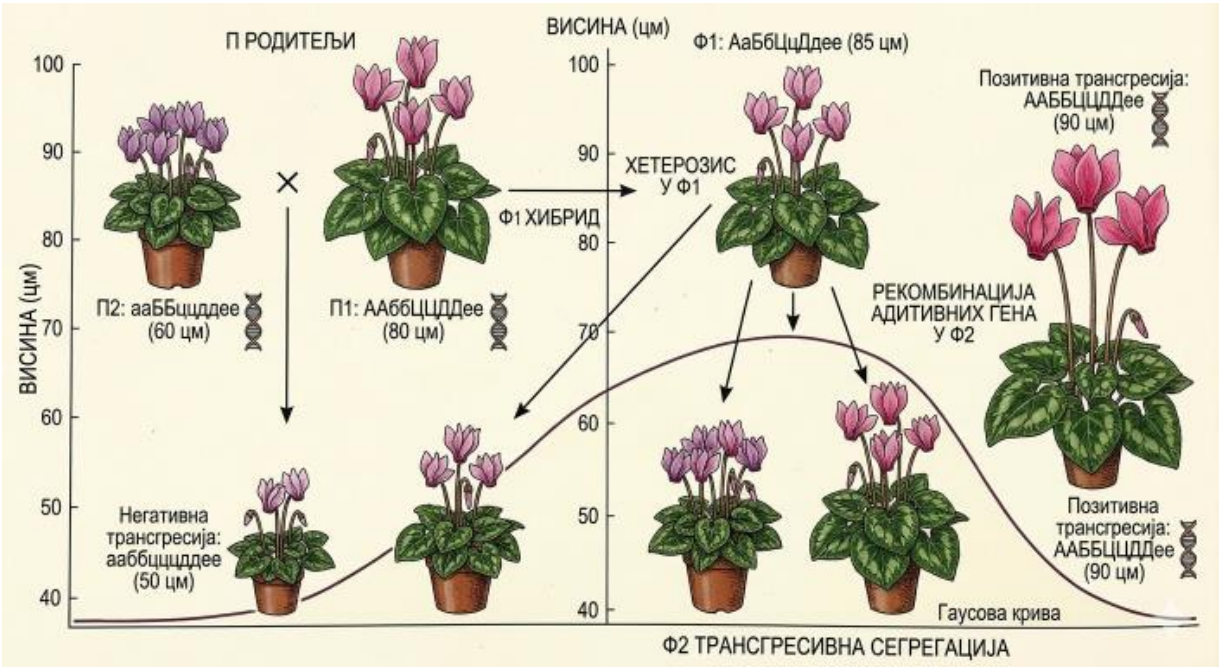
$$M_{АБ} = ОКС_{\text{ПОДЛОГЕ}} + ОКС_{\text{ПЛЕМКЕ}} + ПКС_{\text{ПОДЛОГА/ПЛЕМКА}}$$

Трансгресија гена приликом хибридизације

Треба напоменути и трансгресију гена као извор нове генетичке варијабилности, која доводи до раздвајања својстава у једном или у оба правца, у поређењу са родитељима. Тако се често у $Ф_2$ генерацији добијају генотипови нижи од нижег родитеља, ранозрелији од ранозрелијег, крупноцветнији од крупноцветног (слика 53). Важно је нагласити да је хетерозис појава у $Ф_1$ генерацији која се губи у даљим генерацијама (због разлагања), док је трансгресија појава у $Ф_2$ генерацији која настаје рекомбинацијом гена и која се може фиксирати (задржати) у каснијим генерацијама кроз селекцију.

Управо зато, интересантно је сагледати појаву хибридне снаге приликом укрштања два дивергентна родитеља. Хибридна снага, односно хетерозис, представља појаву да потомство настало укрштањем генетички различитих родитеља испољава супериорније особине у односу на средњег или бољег родитеља. Ова појава је нарочито значајна у оплемењивању биљака, где се хибридизација користи као средство за добијање генотипова са побољшаним физиолошким, морфолошким или продуктивним карактеристикама.

Хетерозис је најчешће резултат интеракције адитивних, доминантних и епистатичких гена, а интензитет и усмереност зависе од генетичке удаљености родитеља и природе истраживане особине. Ради утврђивања јачине, параметар потентности (potence ratio) служи као мера степена доминације у наслеђивању квантитативних особина. Вредности веће од +1 указују на супердоминацију, где хибрид надмашује бољег родитеља; вредности између –1 и +1 описују делимичну доминацију, док вредности око нуле означавају одсуство доминације. Овај параметар омогућава прецизније разумевање генетичке природе хетерозиса и процену у којој мери хибридни фенотип одступа од очекиваног родитељског просека.



Слика 53: Илустрација хетерозиса у првој и трансгресије гена у другој генерацији након укрштања (*фото: Љубојевић, М.*)

Род *Capsicum* обухвата агрономски значајне украсне паприке, чије је генетичке ефекте неопходно познавати ради ефикасне селекције у програмима оплемењивања. Циљ истраживања Ferreira et al. (2015) био је да се утврде ефекти опште комбинационе способности (GCA), специфичне комбинационе способности (SCA) и реципрочни ефекти на особине украсних паприка. Извршена је контролисана оплодња између шест линија из генбанке Центра за пољопривредне науке Универзитета у Параиби, чиме је добијено 30 хибрида. Резултати су показали значајне разлике међу генотиповима за све особине. Однос генотипске и фенотипске варијансе био је већи од 1 за висину првог гранања, дужину крунице и број прашника, што указује на доминацију адитивних ефеката у контроли ових особина. За већину осталих параметара (висина клице, дужина и ширина котиледона, ширина хипокотила, дужина и ширина стабла, ширина круне, висина биљке, димензије листа, дужина дршке, број и пречник латица, дужина прашника и стубића) однос је био мањи од 1, што указује на доминацију неадитивних ефеката. Ови резултати сугеришу да постоји значајан потенцијал за искоришћавање хибридне снаге код украсних паприка.

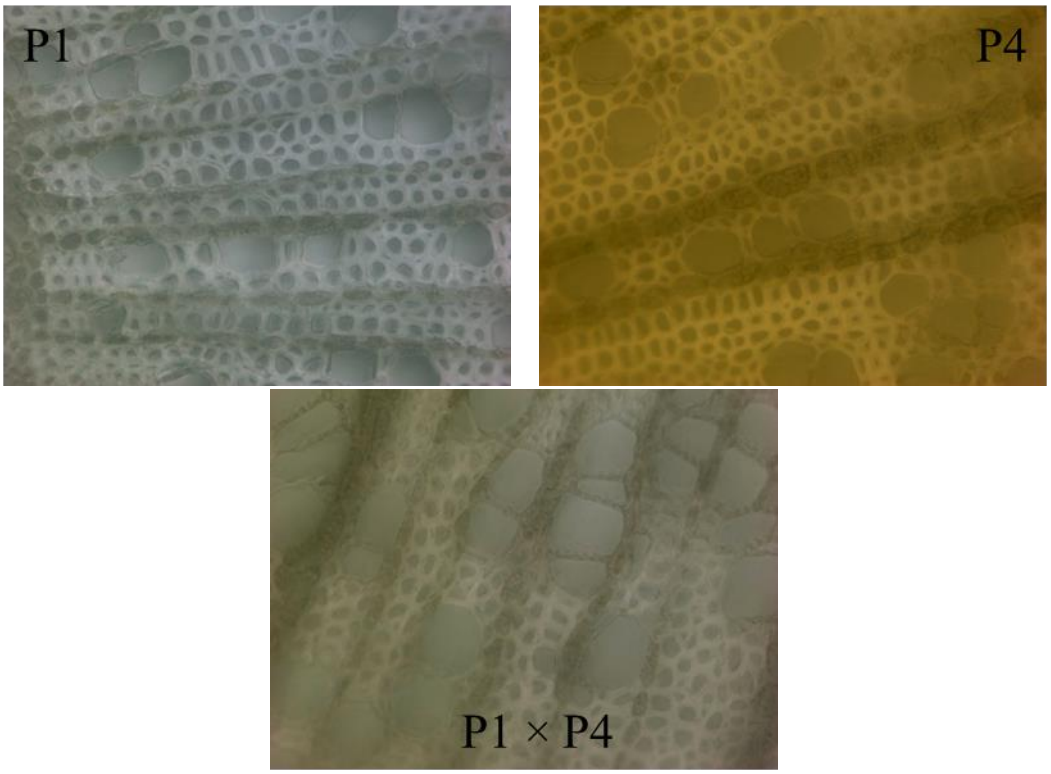
У контексту оплемењивања подлога дрвенастих врста, посебно *Prunus*, анализа хибридне снаге и потентности омогућила је идентификацију хибрида који исказују пожељне анатомске и хидрауличне особине и развијају фенотипове који могу бити супериорнији у погледу бујности, ефикасности транспорта воде или адаптивности. Ови параметри стога представљају важан елемент у процени генетичке вредности родитељских комбинација и у планирању будућих укрштања. У овом случају, анализиране особине (просечна, минимална и максимална површина спроводних судова, као и теоријска хидраулична проводљивост) показале су умерено до високо наслеђивање, што је омогућило поуздану процену степена доминације (табела 21). У највећем броју комбинација забележени су позитивни хетеротични ефекти у односу на средњег и бољег родитеља, при чему су вредности параметра потентности често прелазиле 1. Тако у случају хибрида између P1 × P4 (‘Montmorency’ × ‘Colt’), вредност параметра потентности за просечну површину трахеја ксилема једногодишњих гранчица износи чак 26,6%, а величина трахеја премашује оне код оба родитеља

(слика 54). Овакви резултати указују на присуство супердоминације у наслеђивању својстава величине судова и хидрауличне проводљивости. Хибриди су, дакле, углавном испољавали вредности које премашују оба родитеља, што је посебно значајно за селекцију подлога са повећаном хидрауличном ефикасношћу или специфичним степеном контроле бујности. Ипак, уочена су и одређена одступања од овог обрасца. Код хибрида из комбинације P1 × P2 негативни корисни хетерозис за просечну, минималну и максималну површину судова указивао је на делимичну доминацију родитељског генотипа P1 (вишња 'Montmorency'). Слично томе, код хибрида из комбинације P1 × P5 (*P. maackii* × 'Montmorency') забележен је негативан хетерозис за максималну површину судова у спољашњем прстену ксилема. Код комбинације P1 × P4 негативни хетеротични ефекти унутрашњег (најстаријег) прстена ксилема, уз параметар потентности једнак нули, не може се тумачити као стабилан образац рецесивности јер деловање камбијума често мења архитектуру унутрашњих старијих делова потискујући их новим елементима дрвета. У целини, анализе указују да су особине величине судова под снажном генетичком контролом, са честим испољавањем потпуне доминације или супердоминације. Ови резултати су од значаја за планирање укрштања у програмима оплемењивања подлога за трешњу и вишњу, јер указују које комбинације могу дати потомство са побољшаним хидрауличним својствима или стабилном контролом бујности, што је посебно релевантно у условима климатски изазовних производних система или за урбано воћарство.

Табела 21: Хибридна снага и потентност потомака приликом међуврсног укрштања различитих припадника рода *Prunus*

	Карактеристика											
	Просечна површина трахеја			Максимална површина трахеја			Минимална површина трахеја			Хидраулична проводљивост		
Родитељска комбинација	Просечни хетерозис (%)	Корисни хетерозис (%)	Потентност (*p*)	Просечни хетерозис (%)	Корисни хетерозис (%)	Потентност (*p*)	Просечни хетерозис (%)	Корисни хетерозис (%)	Потентност (*p*)	Просечни хетерозис (%)	Корисни хетерозис (%)	Потентност (*p*)
Ксилем једногодишњих гранчица												
P1 × P2*	37,0	-2,99	0,90	36,1	-2,13	0,92	39,0	-4,29	0,86	58,9	8,00	1,25
P2 × P3	94,2	75,6	8,88	91,5	73,1	8,52	92,8	69,5	6,76	152	107	7,00
P1 × P4	31,5	30,0	26,6	29,1	28,7	81,8	28,8	22,4	5,46	58,3	52,0	9,33
P1 × P5	28,0	26,2	19,9	20,0	17,9	8,17	14,1	10,0	3,78	38,7	19,4	2,00
Спољашњи прстен ксилема двогодишњих гранчица												
P1 × P2	71,4	19,2	1,63	63,5	10,7	1,31	98,6	48,8	2,94	141	51,9	2,40
P2 × P3	75,6	48,3	4,03	46,5	14,5	1,57	57,6	36,7	3,63	144	100	6,50
P1 × P4	15,9	8,49	2,24	11,4	6,41	2,44	-3,26	-20,6	-0,14	56,0	44,4	7,00
P1 × P5	9,00	7,24	5,22	-8,17	-10,4	-3,32	37,4	26,8	4,52	12,5	0,00	1,00
Унутрашњи прстен ксилема двогодишњих гранчица												
P1 × P2	40,4	8,52	1,38	46,8	12,3	1,52	34,6	1,00	1,02	120	46,7	2,40
P2 × P3	40,9	25,5	3,25	46,4	26,0	2,87	32,9	15,8	2,18	113	54,5	3,00
P1 × P4	-9,10	-23,9	-0,47	-14,1	-28,0	-0,73	-14,8	-29,7	-0,69	0,00	-10,5	0,00
P1 × P5	81,7	80,1	82,1	54,0	51,3	29,6	118	117	603	18,8	10,5	3,00

*P1—'Montmorency'; P2—*P. canescens*; P3—'Almaz R1'; P4—'Colt'; P5—*P. maackii*



Слика 54: Карактеристике ксилема и површина трахеја код хибрида насталог укрштањем P1 × P4 ('Montmorency' × 'Colt'), у поређењу са родитељима P1 и P4 (*фото: Љубојевић, М.*)

Иако хибридизација, кроз сложене механизме рекомбинације и трансгресије, омогућава готово бесконачан број нових комбинација родитељских гена, она је суштински ограничена постојећим генетичким фондом одабраних парова. Укрштањем оплемењивачи само преслажу оно што је природа већ дала. Међутим, шта се дешава када у постојећем генофонду неку особину попут специфичне боје цвета, отпорности на патогене или патуљасти раст једноставно није могуће пронаћи?

Ту као оруђе рада наступају мутације. Као значајан извор целокупне генетичке варијабилности на Земљи, мутације представљају „скок" у оплемењивању. Оне омогућавају прелазак границе природне рекомбинације и директну интервенцију у самој структури наследног материјала. У наредном поглављу биће приказано како се ове наизглед случајне промене у ДНК коду, било да су спонтане или изазване човековом руком, претварају у најмоћнији алат за креирање декоративних форми које природа сама никада не би произвела.

Оплемењивање биљака мутацијама

Оплемењивање мутацијама заснива се на њиховом уочавању и коришћењу у случају природних, или на узроковању и коришћењу у случају индукованих. Као што је већ напоменуто, **спонтане мутације** су у хортикултури од изузетног значаја, јер су на тај начин постале многе сорте и варијетети. Спонтане мутације дрвећа и жбуња погодују обогаћивању асортимана културних сорти. Оне су такође служиле као основа за стварање нових сорти код чајно-хибридних, чајних и полиантних ружа. Наиме, све модерне руже су вишеструки хибриди, те код њих чешће долази до спонтаних мутација, и не само у оквиру врста, него и унутар самих сорти. Појава спонтаних мутација код ружа, као и многих других хортикултурних врста попут хризантема, орхидеја и љиљана је сасвим очекивана, обзиром на њихово сложено хибридно порекло (Tucović et al, 2002). Услед неизбалансираности наследне основе, код сложених хибрида, чији наследни материјал потиче од неколико различитих врста, спонтане мутације се дешавају чешће него код изворних врста. Спонтане мутације код ружа најчешће захватају боју цвета и хабитус, где од жбунастих врста настају руже пењачице и обрнуто. Овај тип мутација може, мада ретко, захватити и читаву биљку, те се називају **тоталне мутације**. Упркос њиховом великом значају у обогаћивању генетичког фонда, спонтане мутације је у хортикултури тешко евидентирати и утврдити њихов економски значај. Како наводе Đukić et al. (2006) у масовној производњи садница већине дрвенастих биљака јављају се спонтане промене које, понекад, остају незапажене, а тиме и изгубљене. Због великог број јединки у расаднику и на пример малог броја обученог особља, дешава се да промене у виду измењеног (патуљастог или пирамидалног раста, другачије пигментације листова, гранчица, цветова, тучкова и прашника, измењеног начина гранања, бржег и гигантског раста) остају неопажене или радницима делују као нежељене, те се такве биљке одбацују у најранијим фазама развића. Међутим, управо те јединке које у једној грани пољопривреде могу представљати нежељене облике, у другој могу донети профит уколико се на време препознају, издвоје, стабилизују (фиксирају у вегетативном потомству) и заштите од стране селекционера који их је опазио. Улога инжењера хортикултуре, њиховог образовања, али и пажљивог посматрања и способности уочавања често веома суптилних разлика, је у таквим ситуацијама од пресудног значаја. Хортикултурно тржиште обухвата изузетно велики број група гајених биљака различите намене, са једне стране, док са друге стране постоји велики број оплемењивача, како оних познатих тако и скривених од очију јавности, што доприноси доста компликованој ситуацији и немогућности праћења промена сортимента који је дешава готово свакодневно. Аматерски оплемењивачи који се тиме баве из хобија често нису сигурни да ли је нови изглед цвета или стабла резултат деловања спољашњих фактора, мутације или хибридизације, јер се све дешава спонтано, без њиховог учешћа. На тај начин велики број спонтаних мутација се губи трајно на дневном нивоу.

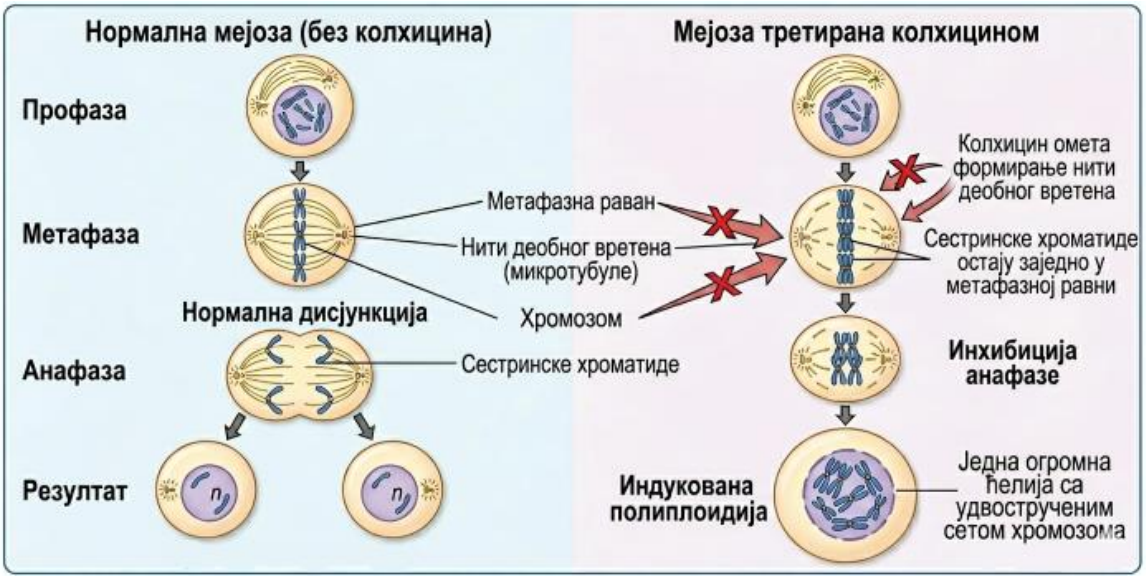
Други тип мутација, који настаје дејством човека или неког екстремног спољашњег фактора, јесу **индуковане мутације**. Украсне хортикултурне врсте су идеалан материјал за индуковање мутација из неколико разлога – крајњи продукт се не користи у исхрани и нема бојазни да ће измењена синтеза протеина штетити људском здрављу, већина врста припада једногодишњим и двогодишњим зељастим биљкама код којих се промене на цвету и другим органима брзо и лако уочавају, када се мутације десе оне се могу стабилизовати и задржати у потомству путем вегетативног умножавања, често није потребно ићи даље од прве (M_1) генерације мутаната те последична стерилност не представља проблем. Индуковање мутација

започиње тридесетих година прошлог века, када је зрачењем створен комерцијални култивар лале, назван „Фарадеј“ (Broertjes and van Harten, 1988).

Приликом индуковања мутација није могуће планирати или говорити о циљаним мутацијама у оквиру специфичних локуса јер је мутациони исход ствар случајности. Различите врсте и њима припадајуће сорте и култивари различито реагују на апликацију мутагена. Након индуковања, под утицајем мутираних гена особине могу бити измењене позитивно или негативно, а оба случаја могу водити изменама фенотипа пожељним у хортикултури и пејжаној архитектури. То се односи на повећање или смањење бујности, дужине интернодија, родност, тежину плода, колорацију плода, време цветања, време сазревања, отпорност на сушу, ниске температуре, болести и штеточине. Мутације које смањују бујност су последица редукције броја интернодија или њихове дужине, а примери су бројни: сорте спур типа, стубастог типа раста или украсне форме полупатуљастог или патуљастог пораста.

Индуковане мутације могу бити изазване бројним хемијским, физичким и биолошким агенсима, једном речју названим **мутагенима**, који могу изазвати различита оштећења у молекулу ДНК и повећати стопу мутација. Главни механизми настанка индукованих мутација јесу замена пуринске или пиримидинске базе (базни аналози), хемијска промена базе која изазива погрешно спаривање, хемијска промена базе која изазива потпуни губитак способности спаривања и слично. У већини случајева, последице деловања мутагена су велика оштећења и смрт ћелије, нарочито уколико су примењене високе – леталне дозе мутагена. Приликом деловања мутагених средстава долази до бројних оштећења у ћелији, посебно у ДНК. Уколико су оштећења веома велика, ћелија угине. Знатан део оштећених ћелија, међутим, успе да се опорави или репарира. Репарација се може догодити у два правца: или се успостави нормално стање пре оштећења, или долази до нове промене, у ствари, до мутације.

Хемијска мутагена средства се веома често користе за индуковање мутација, будући да се разни биљни делови (поленова зрна, семе, луковице, ризоми, кртоле, пупољци и млади избојци) могу третирати у великом броју и на малом простору. Од великог броја супстанци за које је доказано да имају мутагено деловање само неколико се употребљава у оплемењивачкој пракси. Најважније су ethyl methane sulfonate (EMS), diethyl sulfate (DES), ethylene imine (EI), propane sultone, N-methyl-N-nitroso urethane (MNU), колхицин, оризалин и њима сличне супстанце. Како навоци Tucović (1979) колхицин припада алкалоидима, а издвојен је из декоративне цветне врсте по имену мразовац (*Colchicum autumnale L.*), као и других припадника истог рода (*Colchicum* sp). Производи се најчешће у виду белог прашка који се врло добро раствара у води, хлороформу и шпиритусу. Разређен раствор колхицина врло је ефикасно хемијско средство за стварање полиплоидних форми биљака. Колхицин инактивира нити деобног вретена чиме се онемогућава померање хромозома ка половима. Скоро магично дејство колхицина омогућава правилну ћелијску деобу једра тако да кћерински хромозоми не одлазе ка половима, већ остају у метафазној равни, те се уместо две ћелије образује само једна са удвострученим или вишеструким бројем хромозома (слика 55). Применом овог хемијског средства, до сада су индуковани полиплоиди код великог броја украсних хортикултурних врста: украсне паприке (*Capsicum*), тропског горчца (*Exacum*), лала (*Tulipa*), лизијантуса (*Lisianthus*), ружа (*Rose*), каранфила (*Dianthus*), брезе (*Betula*), смрче (*Picea*), топола (*Populus*) и других.



Слика 55: Илустрација дејства колхицина на нити деобног вретена и формирање ћелије са дуплим бројем хромозома (*фото: Љубојевић, М.*)

У физичка мутагена средства спадају високе температуре, односно температурни шокови, као и различите врсте зрачења (јонизујуће електромагнетно зрачење у које спадају X-зраци и гама зраци, нејонизујуће електромагнетно зрачење у које спадају ултраљубичасти зраци, корпускуларно зрачење ком припадају алфа-зраци, бета-зраци, неутрони и протони). Температурни шокови могу изазвати мутације, захваљујући томе што су на високој температури молекули и атоми много мобилнији и више вибрирају, те долази до међумолекуларне замене, а тиме и до мутација. Већина реакција се поспешује на повишеним температурама, што такође може утицати на повећање фреквенције мутација. Температурни шокови се попут колхицина и оризалина, могу примењивати на различитим биљним органима у којима је деоба ћелија интензивна. Код биљака које се размножавају генеративним путем, примењује се третирање полена, а за његово озрачивање највише се примењују X-зраци и ултраљубичасти зраци, пошто за полен није потребна јака продорна моћ. Зрачење луковица, ризома или калем гранчица употребљава се код биљака које се размножавају вегетативно. Целе биљке се најчешће третирају у гама-пољу где се излажу зрачењу повремено или током читавог развоја. Целе биљке се такође могу третирати радиоактивним изотопима у облику у коме их биљка усваја. Семе је ипак најпогоднији материјал за третирање код индукованих мутација. Оно је веома погодно за манипулисање, дуго се може чувати, лако се може третирати у великом броју, трошкови манипулације су знатно нижи... Приликом зрачења долази до структурних промена хромозома, као и хромозомских аберација, а манифестују се на фенотипу у виду морфолошких, физиолошких или биохемијских мутација. Према ефекту на биљку, зрачења могу деловати стимулативно, инхибиторно, мутационо, трансформационо и летално.

Мутације према јачини дејства

Према јачини дејства мутације могу бити позитивне, неутралне, штетне, условне и леталне. Судбина нове мутације у популацији зависи од више фактора, пре свега од стопе мутација, јачине селекције, ефективне величине популације и система опрашивања. Према готово неутралној теорији молекуларне еволуције, коју је Томоко Охта развила као проширење Кимурине неутралне теорије, већина нових мутација је благо штетна (Ohta, 1996) или неутрална, мањи део је јако штетан, а само занемарљив број мутација је заиста користан. Ова подела ослања се на чињеницу да су најчешће мутације у кодирајућим регионима синонимне и не мењају аминокиселину. Коначни исход сваке мутације – да ли ће бити фиксирана или елиминисана – зависи од односа јачине селекције и генетичког дрифта. Иако позитивна селекција повремено фаворизује ретке, корисне мутације са великим утицајем на фенотип, огромна већина нових мутација бива насумично фиксирана или изгубљена услед генетичког дрифта. „Позитивност" мутације се у природи мери фитнесом (способношћу преживљавања и репродукције), док се у хортикултури мери тржишном вредношћу. Услед тога су неке „позитивне мутације" у хортикултури заправо биолошки дефекти, које човек вештачки одржава.

- **Позитивне мутације** представљају предност за носиоца, јер су то обично боље адаптирани генотипови, који су захваљујући новим особинама фаворизовани од стране природне селекције. Такве мутације су зачетак новог и у еволуцији врста имају велики значај. Важно је разликовати агрономски корисне, у односу на биолошки штетне мутације. Мутанти са агрономски позитивним особинама се директно промовишу у нове сорте и у исто време доприносе ширењу генетичке варијабилности у кратком временском периоду. Такви примери су бројни, а само од неких су:

  - ✓ Шаренило листа (енг. „*variegation*") настало променама у хлоропластној или нуклеарној ДНК (*Hosta, Euonymus, Ficus elastica*). Овде је важно напоменути да су код *Hosta* и *Ficus* често у питању и периклиналне химере, где мутација није у целој биљци, већ у одређеним слојевима меристема (L1, L2, L3).
  - ✓ Патуљасти раст, најчешће резултат мутација у путевима синтезе гиберелина, присутан код бројних украсних дрвенастих и зељастих врста.
  - ✓ Промене у боји цвета услед мутација у генима одговорним за синтезу антоцијанина (нпр. *Petunia, Rosa, Chrysanthemum*).
  - ✓ Дупли цветови (енг. „*double flowers*") као последица мутација у генима одговорним за развој цветних органа.
  - ✓ Мутационо условљена отпорност на болести, нпр. толеранција на гљивичне патогене код неких врста ружа или бегонија.

- **Неутралне мутације** не изазивају никакав позитиван нити штетан ефекат, већ доводе до образовања различитих доминантних и рецесивних алела. Доминантне мутације се испољавају у хетерозиготу (једној дози), а рецесивне у хомозиготу (дуплој дози). У стварности је већина мутација неутрална или готово неутрална и има веома мали или никакав утицај на развој или физиолошке функције организма. Од мутација које заиста имају уочљив фенотипски ефекат, још је мањи део оних које су заиста корисне за унапређење пољопривреде. Неутралне мутације не доводе до видљивих промена у морфологији или физиологији. Најчешће се

јављају у некодирајућим деловима генома или су синонимне (не мењају аминокиселину). Примери неутралних мутација су:

- ✓ Синонимне заменске мутације у кодирајућим генима које не мењају структуру протеина.
- ✓ Мутације у интронима или UTR регијама код различитих украсних врста без утицаја на експресију гена.
- ✓ Промене у генима који нису активни у ткиву или фази развоја у којој се биљка налази.

- **Штетне мутације** доводе до наследних болести код људи и животиња, а до слабости или угинућа код биљака. „Слабост“ хортикултурног биља, која би у природним условима водила сигурном угинућу и нестанку таквих генотипова, а у оплемењивању и селекцији биљака сигурном и високом профиту, јесте патуљаст раст. Мутације које смањују бујност су последица редукције броја интернодија или њихове дужине. У природним условима мутанти спур и стубастог типа раста или полупатуљастог и патуљастог пораста, бивају надјачани од стране јединки нормалног типа раста, услед чега нису способни да се изборе за довољну количину светлости и фотосинтата, док корен нема довољан капацитет нити стиже до ресурса неопходних за раст и развој. Уколико се такви мутанти на време препознају и издвоје, те вегетативно умноже, са човековог и привредног становишта, штетна мутација парадоксално представља изузетно вредну промену и потенцијал. Међутим, бројни су и примери правих штетних ефеката попут:

- ✓ Фасцијација, деформација меристема која може довести до абнормалних облика стабла или цвета (*Echinacea, Celosia*).
- ✓ Стерилитет услед мутација у генима који контролишу гаметогенезу (чест код *Lilium, Rosa*).
- ✓ Проблеми у синтези лигнина који резултирају слабим, ломљивим стабљикама.

- **Условне мутације** се испољавају на фенотипу само у одређеним условима средине. Како ефекат условних мутација зависи од услова екосредине иста мутација може бити корисна у једном, а штетна у другом окружењу.

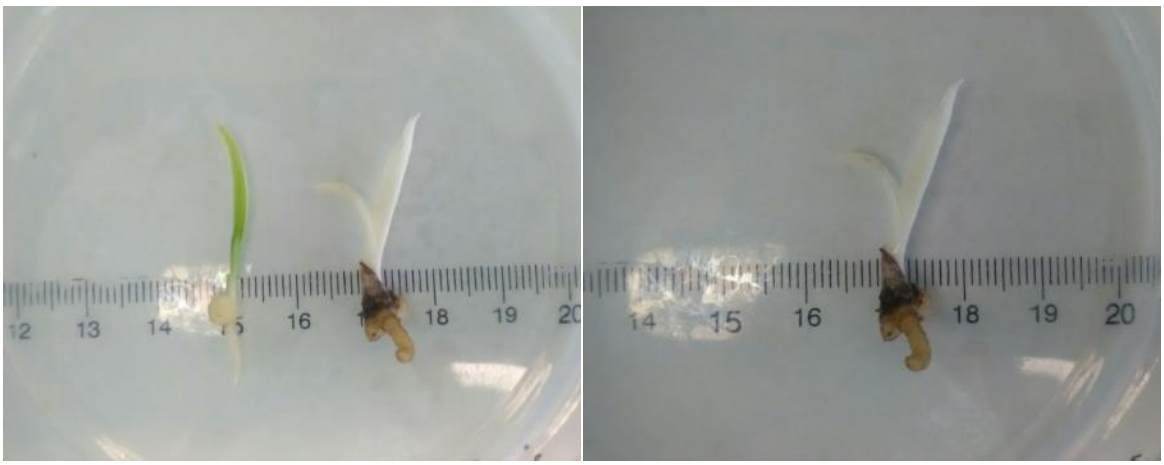
- ✓ Шаренило листа (енг. „*chimeric variegation*“) је декоративно на умереној светлости, али доводи до некрозе под интензивним сунцем.
- ✓ Мутације које смањују транспирацију повољне су у сушним условима, али непожељне у влажним срединама.
- ✓ Дупли цветови су декоративно вредни, али ограничавају приступ опрашивачима и умањују репродуктивни успех.
- ✓ Патуљасти фенотипови су погодни за контејнерску производњу, али неприкладни за производњу резаног цвећа или садница за пејзажну архитектуру.

- **Леталне мутације** изазивају смрт у ембрионалном и феталном развићу или у различитом периоду после рођења, док се код биљака појављује летална мутација у виду одсуства синтезе хлорофила односно албинизам. Такве јединке нису способне да врше фотосинтезу услед чега угињавају већ током првих неколико дана или недеља након ницања. Изузев појаве потпуног албинизма, поједини

генотипови могу имати и смањену синтезу хлорофила, што се испољава као различита, слабија обојеност листова или четина, чиме се добијају интересантни култивари за потребе озелењавања. Такве биљке ретко достижу значајну старост и захтевају посебну негу. Поремећаји у синтези хлорофила код хортикултурног биља манифестују се у виду различитих мутираних типова биљака – белих (albina), жутих (xantha), бело-зеленкастих (alboviridis), жуто зеленкастих (xanthoviridis) и зеленкастих (viridis).

- ✓ Албино мутације у ткивним културама орхидеја и других украсних врста, где биљка губи способност фотосинтезе.
- ✓ Потпуно албино фенотипови код орхидеја, камелија или ружа где одсуство хлорофила доводи до раног угинућа.
- ✓ Мутације које нарушавају функцију митохондрија, што резултује ембрионалном смрћу.
- ✓ Колапс химера (енг. „*periclinal chimera collapse*“) код врста као што су *Hosta* или *Ficus*, када витални слој ткива изгуби стабилност.
- ✓ Мутације у генима меристема које спречавају формирање нових органа.

Уочава се да велики број мутација јесте штетан и не представља предност за своје носиоце у средини у којој су настале. Такве мутације се елиминишу у току процеса природне или вештачке селекције. Тек након појаве мутације, „тестира” се да ли је она повољна за своје носиоце или није у средини коју популација насељава, а тестирање повољности носиоцу у одређеној животној средини врши се путем процеса **природне селекције**. Врло очит пример овог типа мутација је мутација гена за синтезу хлорофила што резултира споменутим албино биљкама, које нису у могућности да врше синтезу хлорофила у листу. Након ницања и развоја првих заметнутих листића уз помоћ резервних хранива из семена (слика 56), мутирана биљка није у стању да врши фотосинтезу и прећи на аутотрофну исхрану, те убрзо одумире.



Слика 56: Поник терестричне орхидеје *Himantoglossum jankae* са леталном мутацијом – албинизмом (*фото: Остојић, Ј.*)

У својој постојбини – шумама Северне Америке (где је фреквенција и дистрибуција гена уједно и највећа), јављају се изданци секвоје (*Sequoia sempervirens*) са потпуно белим стаблом, тзв. „духови“ (слика 57). Како би осигурала преживљавање и без сопствене синтезе хлорофила, албино секвоја је развила условно речено паразитски начин живљења, тако што изданци албино биљака одрастају уз мајчинско

стабло поред себе, цео живот причвршћене за корен користећи хранљиве материје. На тај начин албино секвоје обезбеђују себи веома дуг опстанак у природним условима, али за разлику од нормалних типова секвоје, чији раст достиже и 100 м висине, албино биљке ретко могу достићи 20 м. Изданци албино секвоја дакле нису паразити у правом смислу, али се понашају слично холопаразитима, групи биљака које не производе хлорофил и у потпуности зависе од биљке-домаћина, од ког усвајају угљеник, воду и минералне материје и без ког не могу опстати. Албино изданци ове врсте јесу реткост, међутим њихова појава је константна широм калифорнијских шума секвоје. Новија истраживања указују на то да оне имају још једну „позитивну" улогу јер депонују тешке метале у себи. Пошто су везане за корен домаћина, оне филтрирају и акумулирају токсине из земљишта, штитећи „мајку" биљку, што их чини више симбионтима него чистим холопаразитима.



Слика 57: Албино изданци секвоје (интернет извор [3])

Парадокс хортикултурне селекције

Већина позитивних мутација у хортикултури представља својеврсни еволутивни регрес. Док природна селекција немилосрдно елиминише леталне албино форме или патуљасте јединке које губе борбу за светлост, човек те исте недостатке препознаје као врхунски естетски квалитет. Тако вештачка селекција делује као заштитни механизам који омогућава опстанак генотипова који би у природи били осуђени на нестанак. Сјајан пример за то су периклиналне химере код којих се декоративно шаренило листова одржава искључиво кроз вегетативно умножавање, јер би се у супротном генотип вратио ка нормалном (зеленом) или пак леталном (албино) фенотипу.

Хромозомске аберације

Интересовање за мутације у шумарству подстакао је шведски научник Nilsson-Ehle 1936. године, открићем триплоидне јасике (*Populus tremula gigas*). Још 1929. године уочене су тетраплоидне јове, а 1944. године и тетраплоидне и октаплоидне биљке америчког јасена и брезе, што је последица хромозомских аберација, крупних промена у геному, видљивих под микроскопом. У зависности од тога да ли су промене у грађи или броју хромозома, разликују се **структурне** и **нумеричке** аберације.

Структурне аберације су промене у грађи хромозома, које настају услед прекида и поремећаја у линеарној структури хромозома. Прекиди се некада јављају спонтано, али могу бити и изазвани различитим мутагенима. Хромозоми се могу прекидати у било ком стадијуму ћелијског циклуса. Прекинути делови, пошто су изгубили теломере, теже да се међусобно споје, а да би се то десило хромозоми морају да буду близу један другог. На основу тога како се ти прекинути делови повезују (прераспоређују) разликују се четири основна типа структурних аберација.

Дупликације представљају удвајање, а **делеције** губљење делова хромозома. Узрок ових аберација је врло често неједнак (неправилан) кросинг-овер. Резултат таквог кросинг-овера су хроматиде код којих се на једној јавља дуплиран (удвостручен) део, а на другој хроматиди тај део недостаје (делеција). **Транслокације** представљају размену делова између нехомологих хромозома. Разликују се реципрочне и нереципрочне транслокације. При реципрочној транслокацији се размењују делови између било која два хромозома. Нереципрочна транслокација је пренос генетичког материјала из једног у други хромозом. **Инверзије** настају када се на једном хромозому десе два прекида, па се део између прекида ротира за 180 степени, а затим долази до преспајања ротираног дела за остатак хромозома. Тиме се мења редослед гена на хромозому. Инверзије могу бити перицентричне и парацентричне. Ако је ротирани део хромозома обухватио центромеру онда је то перицентрична, а ако се ротација десила само унутар једног крака (није захватила центромеру) онда је у питању парацентрична инверзија. Перицентричним инверзијама долази до промене облика хромозома.

Нумеричке аберације се јављају у два основна типа: полиплоидије и анеуплоидије. Полиплоидија је нумеричка аберација при којој долази до промена у броју читавих гарнитура хромозома. Тако настају ћелије са триплоидним (3n), тетраплоидним (4n), пентаплоидним (5n), хексаплоидним (6n) итд. бројем хромозома. Исто тако се може десити да недостаје једна гарнитура и да су организми хаплоидни (n).

Аутополиплоидија, која настаје **удвостручавањем сопственог генома**, може довести до повећане ензимске активности и већег диверзитета изозима, као и до промена у профилима секундарних метаболита. Такве биљке често имају већи полен, израженије заштитне ћелије и другачију морфологију листа. У појединим случајевима полиплоиди показују већу отпорност на патогене или хладноћу, мада то није правило. Са друге стране, **алополиплоидија** подразумева **удруживање генома различитих врста**, па нови организам садржи комплете хромозома од оба родитеља. У хортикултури постоји више добро документованих примера. Модерне *Petunia* × *hybrida* сорте настале су као алополиплоиди укрштањем *Petunia axillaris* и *Petunia integrifolia*. Ова комбинација је дала биљке са крупнијим цветовима и интензивнијим бојама, што је омогућило њихову широку примену у декоративној производњи. Код *Chrysanthemum morifolium*, комерцијалне сорте су резултат алополиплоидизације више дивљих врста хризантема, што је довело до великог спектра боја и облика

цветова. Слично томе, код рода *Lilium* су добијени алополиплоидни хибриди укрштањем азијских врста (*Lilium auratum, Lilium speciosum*) са европским врстама, чиме су створене сорте које комбинују декоративну лепоту са повећаном отпорношћу на болести. У роду *Rosa*, многе савремене баштенске руже потичу од алополиплоидних комбинација између различитих дивљих врста, као што су *Rosa gallica, Rosa moschata* и *Rosa chinensis*, што је омогућило стварање хибрида са богатим спектром боја, мириса и облика цветова. Ови примери показују да алополиплоидија има кључну улогу у развоју хортикултурних култивара, јер омогућава стварање нових генетичких комбинација које комбинују декоративне и адаптивне особине. Насупрот наведеним, **анеуплоидија** представља нумеричку аберацију код које долази до **повећања или смањења броја појединачних хромозома**, али не и целих гарнитура. Тако настају моносомици (са једним хромозомом мање), трисомици (са једним хромозомом више), нулисомици (са недостајућим паром хромозома) или тетрасомици (са удвострученим паром). Ове промене најчешће настају услед неправилног раздвајања хромозома током мејозе или митозе. У хортикултури су забележени конкретни примери анеуплоидних биљака. Тако је код *Juniperus sabina* (клеке) описан трисомик, који се у парковима и зеленим површинама не разликује значајно од нормалног генотипа. Код *Petunia* × *hybrida* добијени су различити анеуплоидни потомци укрштањем диплоида и триплоида – међу њима трисомици, моносомици и дисомици – што показује да анеуплоидија може бити честа последица хибридизације. Иако анеуплоидне биљке понекад могу имати декоративне или физиолошке особености, њихов значај у хортикултури је мањи у односу на полиплоидију, која даје стабилније и комерцијално вредније резултате.

Хромозомске аберације су врло важан тип мутација за пољопривреду, јер је повећан број хромозома повезан са гиганским растом ћелија, што доводи до гигантизма биљке, као и појаве знатно крупнијих листова, цветова и/или плодова. Полиплоидија, као појава више сетова хромозома у свакој ћелији организма, може бити веома корисно средство за оплемењиваче хортикултурног биља, са најмање три битна аспекта. **Прво** је већ поменути гигантизам (будући да је једро оваквих ћелија крупније, свака ћелија се одликује већим димензијама, а последично и сва ткива и органи), чијом појавом долази до појачавања орнаменталних вредности – крупнији листови, цветови, прачници и тучак. Код индијског јоргована (*Lagerstroemia indica* L.), колхицином изазвана дупликација сетова хомозома резултирала је већим и дебљим листовима, тамнијом обојеношћу листе, повећаним пречником цвета и поленових зрна, као и семена (Ye et al., 2010). Оризалин је сличан колхицину, али показује већу ефикасност и мању токсичност у индуковању полиплоидије код неких врста. Његова примена је посебно значајна код перена и дрвенастих хортикултурних врста, где је удвостручавање хромозома често тешко постићи. На пример, код кактуса из рода *Hylocereus* третман колхицином и оризалином омогућио је добијање аутотетраплоида, аутохексаплоида и аутооктаплоида, што је довело до нових генотипова са измењеним морфолошким и физиолошким особинама. Код четинара као што су *Platycladus orientalis, Thuja occidentalis* и *Thuja plicata*, оризалин је примењен у раној фази развоја садница, што је резултирало добијањем тетраплоидних јединки. Посебно је значајно да су тетраплоиди јапанског кедра (*Cryptomeria japonica*) показали боље задржавање зелене боје током зиме у односу на диплоидне форме, што је важна декоративна особина у пејзажном дизајну. Ефикасност третмана оризалином зависи од трајања експозиције – оптимално време за добијање тетраплоида код *Thuja occidentalis* било је око 20 дана, док је код *T. plicata* најбољи резултат постигнут након приближно 14 дана третмана.

Код зевалица и тагетеса, удвостручавање хромозома довело је до побољшања квалитета и величине цветова. Овај процес може имати и додатне користи будући да полиплоидне биљке често показују повећану синтезу заштитних материја као што су алкалоиди и терпени, што им омогућава већу отпорност или толеранцију на болести и штеточине, што је свеукупно **други** користан ефекат. Код аргентинске врсте *Gloxinia gymnostoma* третман семена колхицином довео је до добијања тетраплоидних јединки са већим цветовима и листовима, компактнијим растом и смањеном висином биљке, што их је учинило погоднијим за комерцијалну производњу саксијских култивара. Слични резултати постигнути су и код других украсних врста, где је колхицин омогућио добијање нових форми са свеукупно побољшаном архитектуром и декоративним вредностима.

Као **трећи** битан аспект, полиплоидизација, нарочито индукована, је средство или метод који се успешно користи за већ споменуту неинвазивну борбу против инвазивних орнаменталних врста. Подсећања ради, индуковањем мутација и подуплавањем броја хромозома код инвазивних врста, могу се створити тетраплоиди, чијим се повратним укрштањем са јединкама нормалног броја хромозома, стварају триплоиди, карактеристични по стерилности. Услед неизбалансираног броја хромозома, триплоиди често испољавају различите нивое од редуковане фертилности, до чак потпуне стерилности. Примери индуковања тетраплоида код инвазивних хортикултурних врста су примена колхицина и оризалина на семену тунбергове жутике (*Berberis thunbergi Atropurpurea*), орлових ноктију (*Lonicera japonica*) и летњег јоргована – *Buddleja* sp. (Lehrer et al., 2008, Li et al., 2009, Dunn and Lindstrom, 2007).

Употреба колхицина и оризалина у оплемењивању хортикултурних биљака има двоструки значај. Са једне стране, омогућава добијање нових декоративних особина – већих и интензивније обојених цветова, компактнијег раста, боље зимске боје лишћа. Са друге стране, индуковање полиплоидије може бити корисно и у функционалном смислу, јер доводи до повећане отпорности на болести, стресне услове или омогућава превазилажење стерилности код хибрида. Иако колхицин и оризалин могу имати и нежељене ефекте, попут поремећаја у мејози или смањене плодности, њихова примена остаје један од најважнијих алата у савременој хортикултури за стварање нових култивара са побољшаним декоративним и адаптивним својствима.

Соматске (вегетативне мутације)

Промене гена у телесним (соматским) ћелијама су соматске или вегетативне мутације. За разлику од гаметских мутација, оне нису наследне генеративним путем (преко семена), али се у потпуности преносе на вегетативно потомство (клон). Значај соматских мутација је у томе што постојеће сорте хортикултурног биља могу брже да побољшају своје особине, него укрштањем, стога што се мутанти најчешће разликују од изворне сорте само у једној особини и не морају да пролазе јувенилни стадијум, те брже природе. У хортикултури у односу на друге гране пољопривреде, соматске мутације имају већи значај, с обзиром на вегетативни начин размножавања и фиксирање својстава у потомству. Како наводе Đukić et al. (2006) код јединки хибридног платана (*Platanus* × *acerifolia* (Ait.) Willd.), сибирског бреста (*Ulmus pumila* L.), ловорвишње (*Prunus laurocerasus* L.) и пачемпреса (*Chamaeciparys lawsoniana* (Murr.) Parl.) уочене су појаве спонтаних мутаната са панашираним листовима, док је

патуљаст раст (нанизам) уочен код сибирског бреста и брезе (*Betula pendula* Roth.). У истом истраживању у вези са пигментацијом листова констатована је појава мутаната са панашираним листовима (тип *viridomaculata*) и црвено пигментисаним листовима (тип *anthocyana*), као и измењен карактер назубљености листова. Иако се соматске мутације генерално сматрају ненаследним, оне вегетативне мутације које су захватиле субепидермис генеративног пупољка, могу се пренети на потомство, јер гамети настају из субепидермалног слоја ћелија.

Без обзира на тип мутације и њихов наследни карактер (гаметске мутације) или не (соматске мутације), у пракси се оне стабилизују (фиксирају) различитим вегетативним методама размножавања. Вегетативно умножавање хортикултурног биља је веома погодан јер се на релативно малом простору брзо може добити велики број биљака са новим својствима пренетим на потомство, биљке брже постижу димензије неопходне за њихову комерцијализацију, скраћује процес производње и повећава економичност; знатно раније прелазе у генеративну фазу (образују цветове и плодове) која је најчешће главни елемент декоративности.

Поред нуклеарних измена (мутација у једарним хромозомима), промене у хлоропластима (пластидне мутације) доводе до специфичног феномена шаренила листова. Процес соматске сегрегације пластида доводи до насумичне расподеле мутираних (белих) и функционалних (зелених) хлоропласта током деоба ћелије. Ова динамика резултира формирањем тзв. секторских или периклиналних химера, где целе гране или делови листа могу попримити различиту пигментацију (типови viridomaculata или anthocyana). Стабилизација оваквих „грешака природе" путем вегетативног умножавања представља основу за настанак економски вредних култивара у пејзажној архитектури.

Химере

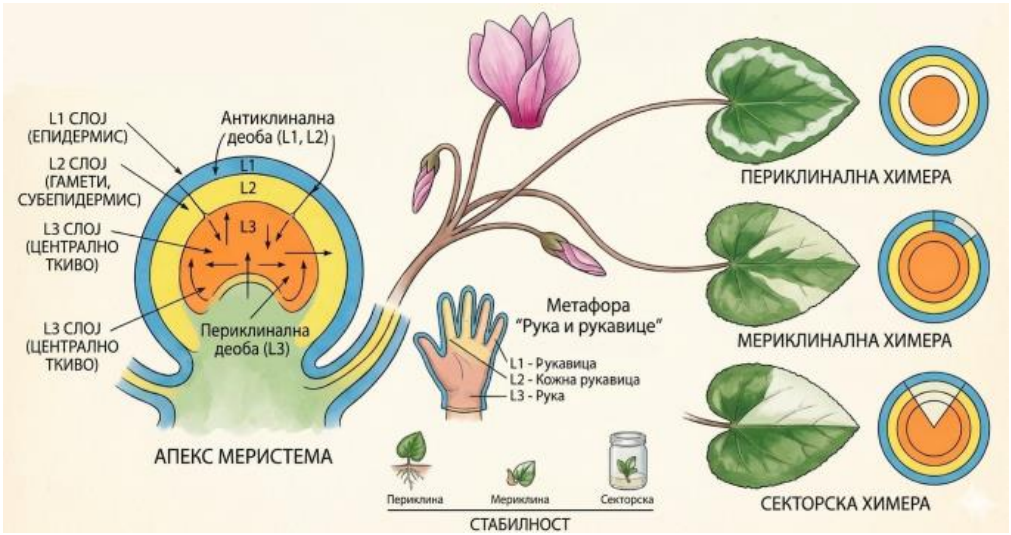
Химере, познате и као bud sports, представљају чест извор нових мутација у биљкама (слика 58). Појам „химера" увео је Winkler 1907. године за калем-хибриде, а Baur га је 1909. проширио на све случајеве у којима соматско ткиво биљке није генетички хомогено.

За успешну примену мутационог оплемењивања важно је разумети да мутације настају као појединачни догађаји у једној ћелији. Судбина те мутиране ћелије одређује даљи развој и стабилност химере. Илустрације Broertjes and Van Harten (1988) показују како једна мутирана ћелија може створити јасно разграничен сектор у цвету. На пример, жути сектор унутар љубичастог цвета може развити аксиларни изданак са потпуно жутим цветовима, а нова биљка добијена из такве резнице постаје у целости жута. Овај феномен показује да је боја цвета веома видљив облик химеризма, док друге особине могу бити скривене и теже уочљиве. Такве „крипто-химере" могу бити чешће него што се претпоставља, а откривају се тек у култури ткива кроз развој адвентивних изданака.



Слика 58: Појава химера код хортикултурног биља (дифембахија лево и поморанџа десно) (*Фото*: *Бајић, Л.* и *Наранџић, Т.*)

Аксиларни изданци, који настају из сва три меристемска слоја (L-I, L-II, L-III), представљају једини поуздан начин за очување химере. Слојеви се могу упоредити са руком и различитим рукавицама: L-III је „рука“, док су L-I и L-II „различите рукавице“ које се деле у једном правцу, док L-III гради језгро биљке (слика 59). Истраживања на *Saintpaulia* показала су да се пинвил типови цвета (енгл. „*pinwheel flower*“ – облик цвета код кога су латице распоређене тако да изгледају као да су благо увијене у истом смеру, подсећајући на пропелер или ветрењачу) могу очувати само путем аксиларних изданака или дељењем биљке, док адвентивни изданци доводе до распада химере. Пример старе сорте *Elatior* бегоније „Aida“ са ружичастим цветовима и белим ивицама показује да се химере могу размножавати искључиво вршним резницама, а не лисним. Слично томе, код неких сорти божићне звезде описан је распад химера кроз културу ћелија и соматску ембриогенезу, где су неке биле видљиве (шарени брактиди), а друге крипто-химере које су постале уочљиве тек након распада (табела 22).



Слика 59: Илустрација настанка химера према захваћеном ткиву (*фото: Љубојевић, М.*)

Химере у хортикултури настају као биљке које садрже два или више генетички различитих слојева ткива у меристему. У зависности од положаја мутације, разликују се три основна типа, као и крипто химере (табела 22):

- Мериклиналне химере настају када се мутација јави у делу једног меристемског слоја, најчешће са бочне стране апекса. Потомци мутираних ћелија заузимају само једну страну биљке, а мутирани део покрива ограничени сегмент. Овај тип није стабилан и често се изгуби током развоја. Грешке током митотичке деобе најчешће доводе до њиховог настанка. Већина мутација код хризантема, међутим, припада периклиналним химерама.
- Периклиналне химере настају када мутација захвати читав меристемски слој (L1, L2 или L3). Ћелијске деобе распоређују мутантне ћелије тако да покрију целу зону. Овај тип је најстабилнији и најчешћи у хортикултури, а у пракси је најпожељнији јер обезбеђује конзистентан декоративни фенотип, попут шареног лишћа.
- Секторске химере настају када мутација истовремено захвати више слојева и формира вертикални сектор од базе ка врху биљке. Биљка изгледа као да је подељена на мутирани и нормални део. Оне могу бити стабилне, али су често непожељне јер доводе до неуједначеног изгледа. Секторске химере се јављају у облику клинастих делова унутар једног цвета или плода. Не могу се директно размножавати резницама, већ је неопходна култура ткива.

Табела 22: Типови химера, њихов настанак, стабилност и начини размножавања

Тип химере	**Начин настанка**	**Стабилност**	**Могућност размножавања**	**Примери/напомене**
Мериклинална	Мутација у делу једног слоја; антиклинале деобе ограничавају ширење.	**Ниска**; често прелази у периклиналну или потпуно нестаје.	Тешко се фиксира; захтева прецизан одабир бочних пупољака.	Привремене шаре; „спорт” гране које се враћају на изворни тип.
Периклинална	Мутација захвата читав концентрични слој (L1, L2 или L3).	**Висока**; најстабилнији тип химере.	Успешно се умножава вегетативно (резнице, калемљење); фенотип је конзистентан.	Већина панашираних сорти (*Hosta, Ficus,* хризантеме).
Секторска	Мутација захвата све слојеве унутар једног	**Веома ниска**; нестабилна током	Немогуће класичним резницама; захтева *in*	„кришке” – клинасте шаре на цветовима или

	„исечка" (сектора) меристема.	примарног раста стабла.	*vitro* органогенезу из мутираног ткива.	плодовима цитруса.
Крипто-химере	Мутација је физички присутна унутра, али фенотипски маскирана спољашњим слојевима.	**Прикривена**; тешко уочљива без лабораторијске анализе.	Открива се тек кроз адвентивне изданке или културу ткива.	Извор неочекиваних промена код микропропагације ; сомаклонална варијабилност.

Реверзибилне мутације и репарација

Реверзибилне мутације представљају промене у генетичком материјалу које се могу повратити у првобитно стање. За разлику од стабилних мутација које трајно мењају секвенцу ДНК, реверзибилне мутације настају као последица механизама који омогућавају да се изгубљена или измењена функција поново успостави. Оне могу бити условљене мобилним генетичким елементима (транспозонима), епигенетичким променама или грешкама током деобе ћелија. Епигенетички механизам укључује нестабилне промене у епигенетичким ознакама, као што је метилација ДНК, која може бити реверзибилна и довести до промене експресије гена без трајне измене секвенце. У биљкама су посебно значајне јер могу довести до нестабилних фенотипова који се временом враћају у нормално стање.

У хортикултури, реверзибилне мутације се често манифестују као генетичка реверзија. Овај феномен подразумева да делови биљке изгубе особине култивара и „врате се" на изглед и раст типичан за основну врсту. Најпознатији примери су патуљаста смрча (*Picea glauca* 'Conica') и норвешки јавор (*Acer platanoides* 'Drummondii'). Код смрче, често се примећују делови са изузетно бујним растом на биљци која би иначе требало да буде компактна и споро растућа. Код јавора, култивар је препознатљив по шареним ивицама листова, али понекад се јављају гране са потпуно зеленим листовима, типичним за обичан норвешки јавор. Заправо многи украсни култивари настају када се примети јединствена особина – необична боја листа, падајући или компактни хабитус. Такве биљке најчешће потичу од мутација познатих као sports или witch's brooms. Пупољци или резнице се сакупљају и калеме на подлоге, а ако задрже своје особине, улазе у производњу и трговину. Ипак, као што је првобитна мутација довела до стварања култивара, понекад се јавља и обрнута мутација – делови биљке ревертују и враћају се на нормалан раст или боју.

Ова појава показује да мутације нису увек трајне и да генетички материјал може бити динамичан. Разумевање реверзибилних мутација и механизама репарације ДНК има практичну вредност у хортикултури и пољопривреди у очувању декоративних култивара.

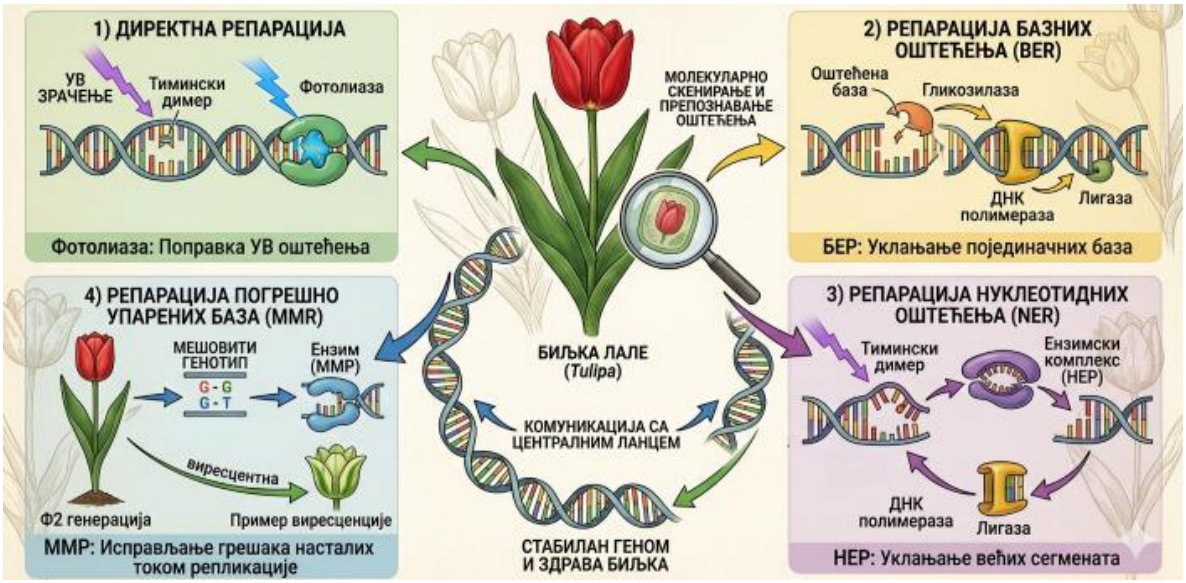
Реверзибилне мутације могу настати као последица грешака током репликације, али и деловањем спољашњих фактора као што су УВ зрачење, хемијски мутагени или оксидативни стрес.

Да би се одржала стабилност генома, биљке и други организми развили су сложене механизме репарације ДНК. **Репарација ДНК** је процес препознавања и исправљања оштећења која настају услед ендогених фактора (грешке током

репликације, реактивне врсте кисеоника) или егзогених фактора (УВ зрачење, токсини, мутагени). Без ових механизама, геном би био изложен акумулацији мутација које угрожавају развој и продуктивност биљке.

Постоји више типова репарационих механизама (слика 60):

- Директна репарација – одређени ензими директно исправљају оштећења, као што је фотолиаза која уклања пиримидинске димере настале под утицајем УВ светлости.
- Репарација базних оштећења (Base Excision Repair, BER) – уклања појединачне оштећене базе и замењује их исправним.
- Репарација нуклеотидних оштећења (Nucleotide Excision Repair, NER) – уклања веће сегменте ДНК који садрже оштећене нуклеотиде, па затим попуњава празнину новим секвенцама.
- Репарација погрешно упарених база (Mismatch Repair, MMR) – исправља грешке настале током репликације када се у ДНК угради погрешна база.
- Рекомбинаторна репарација – користи хомологне секвенце као шаблон за поправку двоструких прекида у ДНК.



Слика 60: Илустрација способности репарације (*фото: Љубојевић, М.*)

Ови механизми су еволутивно конзервирани и присутни код свих организама, али код биљака као непокретних организама имају посебан значај јер обезбеђују стабилност генома у условима сталне изложености стресу из околине. У хортикултури и пољопривреди разумевање реверзибилних мутација и репарације има практичну вредност јер омогућава контролу појаве нестабилних фенотипова, као и развој жељених сорти/култивара.

Врло интересантна појава је пример хомеотичких мутација, где биљка „заборави" свој идентитет и органе једног типа замени органима другог типа. Ботанички гледано, латице и чашични листићи јесу заправо модификовани листови. Понекад, услед генетичке мутације или грешке у развоју, биљка „заборави" да заврши процес модификације, па органи задржавају карактеристике листа. Или стручније гледано, биљка настоји да врати латице у почетно стање – листове, који су еволуцијом модификовани у круничне листиће. Тако се у процесу оплемењивања и селекције

декоративних врста, повремено срећу морфолошке аномалије које суштински мењају архитектуру цвета. Једна од најупечатљивијих појава јесте управо наведено формирање лисних структура на месту где би требало да се развију крунични листићи, феномен познат као виресценција (озелењавање). Ова појава представља девијацију у генетичком програму биљке, где се цветни органи трансформишу у вегетативне, претварајући стерилне делове цвета у фотосинтетски активне лисне структуре (слика 61).



Слика 61: Виресценција код лале (*фото: Љубојевић, М.*)

Овај феномен, у хортикултури познат и под називом „Viridiflora Tulips", може бити изазван директном спонтаном мутацијом, али и снажним абиотичким стресом или дејством фитоплазми који ометају нормалну експресију гена током диференцијације цветног пупољка. Уместо очекиваног цвета који има функцију привлачења опрашивача, добија се изразито озелењена, често асиметрична структура која задржава фотосинтетску функцију. Из угла оплемењивања, овакве мутације су непредвидиве, али својим необичним изгледом проширују асортиман декоративних врста. Динамика између мутације, реверзије и репарације чини геном хортикултурних врста живописним пољима сталне промене. Док механизми репарације теже очувању врсте у њеном изворном облику, оплемењивач користи „пропусте" у тим системима како би изоловао и стабилизовао уникатне декоративне форме.

Клонска селекција

Клонска селекција представља метод оплемењивања који се заснива на избору и умножавању појединачних биљака са жељеним особинама. За разлику од масовне селекције, где се ради са великим бројем јединки, овде се пажња усмерава на један или неколико појединаца који показују изузетне карактеристике. Такве биљке се затим вегетативно размножавају резницама, калемљењем, микропропагацијом и слично, како би се добио клон, односно генетички идентична популација.

Клон је група биљака настала вегетативним размножавањем једне матичне биљке, које су међусобно генетички идентичне.

Клонска селекција има посебан значај у хортикултури, јер многе украсне и воћне врсте показују велику варијабилност унутар популације. Избором појединаца са најбољим декоративним или производним особинама могу се добити сорте које задржавају стабилност и уједначеност кроз генерације. На пример, код јабуке и крушке клонска селекција се користи за добијање сорти са бољим квалитетом плода, већом отпорношћу на болести или стабилнијим приносом. Код украсних врста, клонска селекција омогућава очување специфичних хабитуса, боја, облика цветова или мириса.

Предност клонске селекције је у томе што обезбеђује брзо и поуздано умножавање жељених генотипова, без ризика од раздвајања особина у потомству. Међутим, овај метод има и ограничења. Обзиром да се ради о генетички идентичним биљкама, клонови могу бити осетљиви на промене у средини или на појаву нових патогена. Због тога је важно да се клонска селекција комбинује са другим методама оплемењивања, како би се обезбедила генетичка разноврсност и дугорочна стабилност сорти. Надаље, иако се клонови добијају вегетативним путем и у принципу представљају генетички идентичне копије матичне биљке, у пракси се често јављају реверзибилне мутације. Ове промене настају као последица генетичке нестабилности или епигенетичких механизама, али за разлику од трајних мутација, реверзибилне мутације имају тенденцију да се временом „врате“ на првобитно стање. То значи да матични генотип тежи да поново успостави свој изворни фенотип, па се у клонској популацији могу јавити појединци који постепено губе новостечене особине и враћају се на оригиналне карактеристике. Ова појава је посебно значајна у хортикултури, јер може утицати на стабилност декоративних особина код клонски умножених сорти – на пример, боја цвета или интензитет мириса може опадати кроз генерације клонова. Због тога је у процесу клонске селекције важно континуирано праћење и контрола клонова, како би се обезбедило очување жељених особина и спречило враћање на мање пожељне форме. Практичан пример овога је сорта јабуке гала, која је издвојена као клон са специфичном црвеном бојом плода. Међутим, током онтогенетског развоја често долази до губитка интензитета боје, па плодови могу почети да личе на златни делишес, односно да се враћају на фенотип ближи једном родитељском генотипу.

У савременој пракси, клонска селекција се често спроводи уз помоћ биотехнолошких метода. Микропропагација у стерилним условима омогућава брзо умножавање великог броја клонова, док молекуларни маркери помажу у идентификацији и праћењу генетичке стабилности. Тропске кртоласте биљке представљају посебну групу култура које се одликују великом адаптивношћу – могу

успевати у различитим типовима земљишта, од благо киселих до сланих, као и у широком спектру климатских услова, од тропских до умерених региона. Њихова агротехника је релативно једноставна, али оплемењивање ових врста носи специфичне изазове. Највећи проблем је ограничено цветање и слаб процес формирања семена, што значи да класичне методе хибридизације имају ограничену примену. Због тога је клонска селекција постала главни метод за побољшање ових биљака. Код рода *Canna* (нпр. *Canna indica*), вегетативно размножавање омогућава фиксирање жељених особина – величине и боје цветова, форме листа или отпорности на услове средине (Sawicka et al., 2025). Међутим, традиционални начини размножавања кроз ризоме су спори и често подложни вирусним инфекцијама током процеса умножавања. Ово представља озбиљан лимит у комерцијалној производњи, јер се болести могу брзо проширити кроз клонску популацију. Савремена пракса зато све више користи микропропагацију у стерилним условима, која омогућава брзо и здраво умножавање великог броја клонова, уз минималан ризик од преноса патогена. Клонска селекција код тропских кртоластих биљака тако има двоструки значај, са једне стране омогућавајући очување и ширење декоративних особина (нпр. интензивне боје цветова код кане), а са друге стране обезбеђује стабилност у производњи и прилагођавање различитим условима гајења. Ипак, због ризика од вирусних инфекција и генетичке уједначености, неопходно је континуирано праћење клонова и увођење биотехнолошких метода које обезбеђују здрав садни материјал.

Регистрација клонских култивара има посебан значај код украсних луковица, а зумбул (*Hyacinthus*) је један од најбољих примера. Велики број комерцијално важних сорти зумбула настао је управо клонском селекцијом – издвајањем појединих генотипова са специфичним бојама, облицима или величином цвета, који су затим вегетативно умножавани кроз луковице. Пошто се зумбули размножавају споро и семенски потомци често не задржавају жељене особине, клонска селекција је постала главни метод за очување и ширење нових декоративних форми. Регистрација ових клонских култивара у складу са ICNCP обезбеђује да свака нова сорта добије јединствено име и номенклатурни стандард. Тако се спречава појава дуплих назива и обезбеђује поуздана идентификација у трговини. Номенклатурни стандард код зумбула подразумева хербарски примерак са придруженом фотографијом која приказује кључне декоративне особине – боју крунице и облика перијанта. На тај начин се обезбеђује да живи клонови, који могу показати мање варијације током развоја, увек буду препознати као део истог култивара (Wong and Shaw, 2025).

Целокупна орнаментална хортикултура у суштини почива на клонској селекцији, јер управо овај метод обезбеђује стабилност декоративних особина које су пресудне за тржишну вредност украсних биљака. Боја цвета, интензитет мириса, форма листа или величина цвасти морају бити уједначени и поуздани кроз генерације, што семенско размножавање не може да гарантује због генетичке варијабилности. Клонска селекција омогућава да једном издвојени генотип са изузетним декоративним вредностима постане основа за нови култивар, који се затим вегетативно умножава и региструје као јединствена сорта. Тако су бројни четинари, лишћари, жбунасте врсте и пењачице, као и руже, јорговани, хризантеме, зумбули, лале и орхидеје постали глобално препознатљиви управо захваљујући клонској селекцији, која је омогућила њихову масовну производњу, тржишну препознатљивост и очување највреднијих генотипова. Клонска селекција почиње идентификацијом појединачне биљке која показује изузетне или жељене особине, било да је то боја цвета, величина плода, отпорност на болести или специфичан мирис. Та биљка се затим издваја као матични

генотип и умножава вегетативним путем (резницама, калемљењем, луковицама, ризомима или микропропагацијом). У наредним генерацијама прати се стабилност издвојених особина, јер је циљ да се фиксирају и задрже кроз континуирано размножавање. Током процеса, клонови се тестирају у различитим условима гајења како би се проценила њихова продуктивност, декоративна вредност и отпорност. Када се потврди да клон задржава жељене карактеристике и показује комерцијални потенцијал, приступа се његовој регистрацији као култивара.

Код четинара је клонска селекција посебно значајна јер управо она омогућава да се очувају и шире декоративне форме које иначе не би могле да се стабилно преносе семеном. Четинари су у хортикултури тражени због специфичне форме раста (пирамидална, сферична, падајућа/жалосна), боје иглица (интензивно зелена, плавичаста, златна), као и због густине и текстуре крошње. Све те особине су резултат појединачних мутација или варијација које се могу фиксирати искључиво клонском селекцијом. Тако се значај клонске селекције код четинара огледа се у следећем:

- Очување декоративних варијетета – без клонског умножавања, јединствене форме попут *Thuja occidentalis* ‘Smaragd’ или *Juniperus horizontalis* ‘Blue Chip’ не би могле да се стабилно одрже.
- Униформност у производњи – расадници могу понудити хиљаде идентичних садница са истим декоративним особинама, што је кључно за пејзажну архитектуру.
- Адаптација и отпорност – клонови који показују бољу отпорност на климатске услове или болести постају основа за масовну производњу.
- Иновација у хортикултури – нови клонови са жалосним, пузећим или минијатурним формама омогућили су развој савремених стилова у уређењу башта и паркова.

Управо захваљујући клонској селекцији, четинари су постали једна од најразноврснијих група украсних биљака у хортикултури – од класичних живих ограда тује, до декоративних жалосних форми чемпреса и минијатурних патуљастих борова. Иако се клонска селекција везује за украсно биље, она представља сам темељ на ком почива савремена воћарска и виноградарска производња. У овим гранама хортикултуре, клонска селекција није само метод побољшања, већ императив за постизање високе униформности, приноса и врхунског квалитета плодова који захтева глобално тржиште. Процес се не зауставља на издвајању супериорних клонова познатих сорти (нпр. клонови сорте Golden Delicious попут Reinders или различити клонови сорте Merlot код винове лозе), већ се подједнако интензивно примењује и на вегетативне подлоге (табела 23). Клонски селекционисане подлоге, као што су оне из серија M и MM за јабуку или Gisela за трешњу, омогућавају прецизну контролу бујности, ранију родност и већу отпорност на абиотичке стресове и болести корена. У виноградарству је овај процес доведен до савршенства кроз сертификацију безвирусних клонова који гарантују дуговечност засада и стабилан хемијски састав шире. Комерцијални успех воћњака и винограда директна је последица коришћења генетички идентичног, али физиолошки супериорног садног материјала, чиме се варијабилност своди на минимум, а економска ефикасност на максимум.

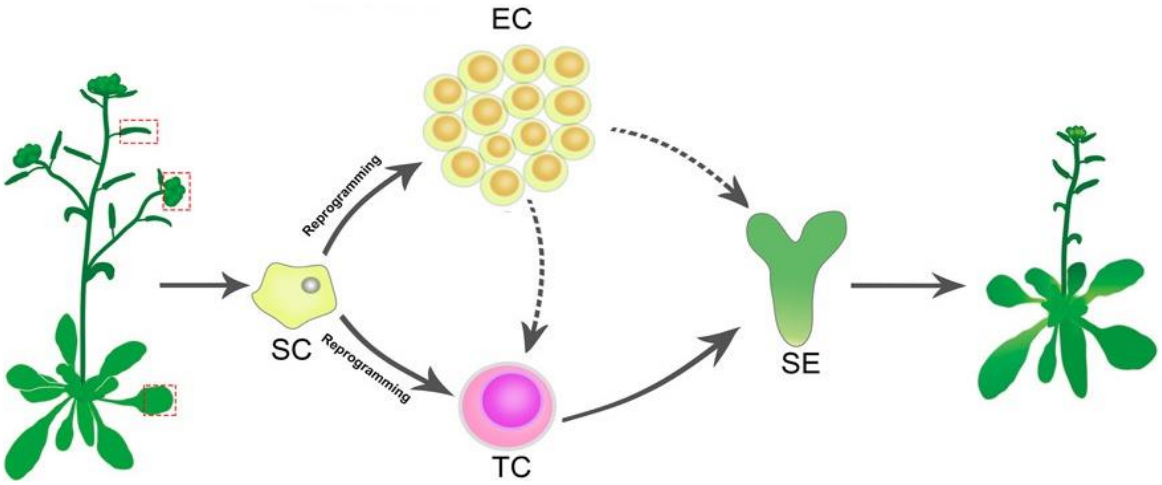
Табела 23: Основне карактеристике и значај клонске селекције подлога код водећих воћних врста

Воћна врста	**Клонска подлога**	**Порекло и селекција**	**Кључне карактеристике (Ефекат селекције)**	**Значај за интензивну производњу**
Јабука	**M9 (и клонови: T337, Pajam 2)**	*East Malling* Велика Британија	Веома слаба бујност, рана родност, одличан квалитет плода.	Омогућила густу садњу у типу витког вретена.
Јабука	**M26**	*East Malling*, укрштање M16 × M9	Слаба до средње слаба бујност, боља отпорност на мраз од M9.	Идеална за средње густе засаде и специфичне типове земљишта.
Трешња	**Gisela 5 / Gisela 6**	*Justus-Liebig-Universität Gießen*, Немачка	Значајно редукују бујност крошње (30-70%), веома рана и обилна родност.	Револуција у узгоју трешње која је омогућила бербу са земље без мердевина.
Крушка	**Дуња MA / Дуња MC**	Клонска селекција дуње (*Cydonia oblonga*)	Регулација бујности крушке, убрзава почетак плодоношења.	Омогућавају интензификацију засада крушке (уз обавезно испитивање афинитета).
Бресква/Бадем	**GF 677**	*INRA*, Француска (хибрид бресквe и бадема)	Изузетна отпорност на сушу и висок садржај креча у земљишту.	Најкоришћенија клонска подлога за коштичаве врсте у медитеранском подручју.
Шљива/Кајсија	**Wavit**	Клонска селекција врсте *Prunus domestica*	Висока униформност, средње слаба бујност, одличан афинитет са сортама.	Стабилизује принос и омогућава већи број стабала по јединици површине.

Култура ткива

Култура ткива се од давнина користи за брзо умножавање многих биљних врста. **Култура биљних ћелија, ткива и органа *in vitro* представља скуп техника гајења биљака (целих биљака, семена, ембриона) и биљних делова (ћелија, протопласта, експлантата, ткива, органа) у контролисаним, стерилним условима и на дефинисаним хранљивим подлогама.** Оваква регенерација биљног ткива је могућа захваљујући својству биљних ћелија које се назива тотипотенстност. Теорију тотипотентсности ћелија први пут је изнео Haberlandt (1902) што уједно представља почетак развоја регенерације биљног ткива *in vitro.*

Тотипотентност ћелија значи да свака ћелија садржи све генетичке информације потребне да би се развио и функционисао цео организам као и да постоји могућност развоја целог организма из појединачних ћелија (слика 62). Другим речима, тотипотентност представља способност биљних ћелија и ткива да уз одговарајућу стимулацију регенеришу комплетан организам, односно нову биљку. Способност биљних ћелија да се у *in vitro* условима дедиференцирају, деле и да регенеришу поједине органе, ембрионе или целу биљку је уствари израз њихове тотипотенције. Иако су теоретски све биљне ћелије тотипотентне, **меристемске ћелије** имају највећу способност регенерације.



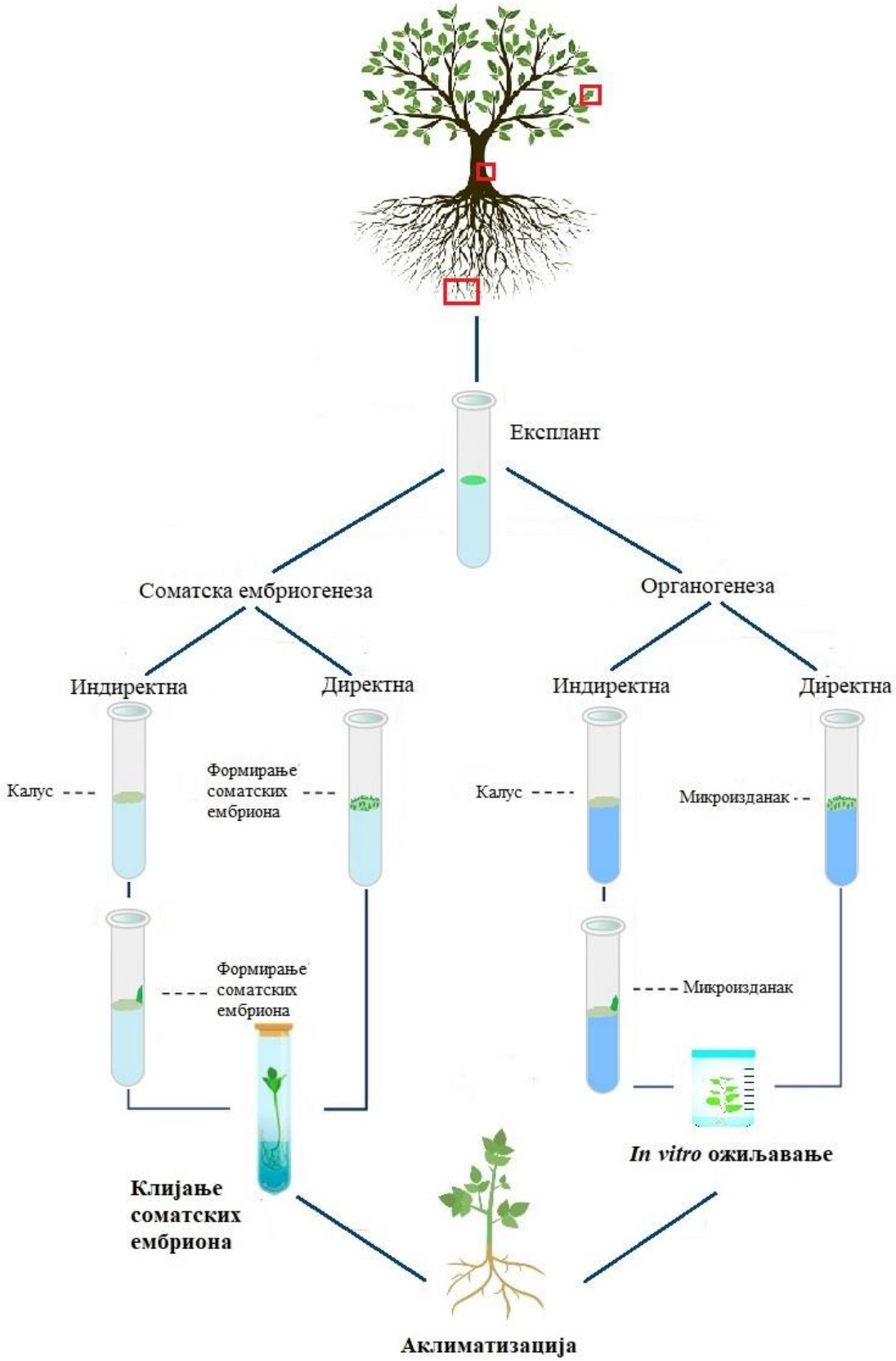
Слика 62: Шематски приказ тотипотентности ћелија биљног ткива (*фото: Остојић, Ј.*)

Биљни материјал произведен у *in vitro* условима представља високо квалитетни униформни садни материјал који може имати примену у молекулатном генетичком инжењерингу, оплемењивању биљака, хортикултурној производњи али и у очувању животне средине (реинтродукција угрожених врста које се споро размножавају стандардним методама). У оплемењивачком раду, култура биљног ткива има посебан значај када је неопходно умножити генетички идентични биљни материјал који се тешко и споро умножава стандардним методама и када је количина полазног материјала релативно мала, али и за превазилажење дормантности код неких врста или спречавања абортирања семена. Међутим, успешно гајење и размножавање биљака у *in vitro* условима захтева јасно дефинисане услове који иницирају одређене фазе развоја, а све са циљем формирања добро развијене јединке. Такође, исправан одабир биљног ткива које ће се користити у *in vitro* умножавању има веома важан утицај на успешност културе.

Биљно ткиво које се користи као почетни материјал, а који се потом умножава у *in vitro* условима се назива експлант. **Експлант је ћелија, ткиво или орган биљке који се користи за почетак размножавања *in vitro***. Веома је важно правилно одабрати делове биљке са којих ће се узети ткиво за умножавање. Адекватан одабир биљног ткива првенстено зависи од биљне врсте која се планира умножавати *in vitro*, затим од типа културе, као и сврхе умножавања.

Постоје два основна морфогенетичка пута која воде диференцијацији ћелија и регенерацији целих биљака *in vitro* – **соматска ембриогенеза** и **органогенеза** (слика 63). Основна разлика између ова два пута *in vitro* развића од соматске ћелије до целе биљке је у томе што се код соматске ембриогенезе формирају биполарне структуре соматских ембриона (са меристемом корена и меристемом изданка) и немају васкуларну везу са ткивом на којем су настали, док се код органогенезе формирају униполарни органи. И један и други морфогенетички пут представљају методологије за масовно клонирање генетички униформних родитељских биљака.

- **Соматска ембриогенеза** је процес у коме хаплоидне или диплоидне соматске ћелије пролазе кроз карактеристичне ембрионалне стадијуме без фузије гамета и могу стварати комплетне биљке. Овај процес се може одвијати директно, без калусне међуфазе, или индиректно, односно када је неопходно прво иницирати формирање калусног ткива из којег ће се потом формирати соматски ембриони. Регенерација биљака методом соматске ембриогенезе се одвија у четири, односно пет корака (ако је у питању индиректна ембриогенеза): увођење почетних експлантата у културу и индукција ембриогеног ткива; формирање и умножавање ембрионог калуса на чврстој или течној хранљивој подлози; формирање соматских ембриона; сазревање соматских ембриона; клијање соматских ембриона. Фаза формирања соматских ембриона се одвија у пет стадијума:
    1. интензивна ћелијска деоба;
    2. глобуларни стадијум;
    3. срцолики стадијум;
    4. торпедо стадијум;
    5. котиледони стадијум.
- **Органогенеза** је процес током којег из соматских ћелија долази до формирања униполарних органа (изданака или корена) и да би се формирала комплетна биљка неопходно је успоставити два одвојена индукциона сигнала – један за индукцију корена, други за индукцију изданка. Другим речима, органогенеза представља *de novo* формирање органа било то на калусном ткиву или директно на експлантату. Масовна производња биљака *in vitro* методом органогенезе се у најширем смислу речи назива микропропагација (Jevremović, 2008).



Слика 63: Регенерација биљног ткива у *in vitro* условима (*фото: Остојић, Ј.*)

Услови гајења

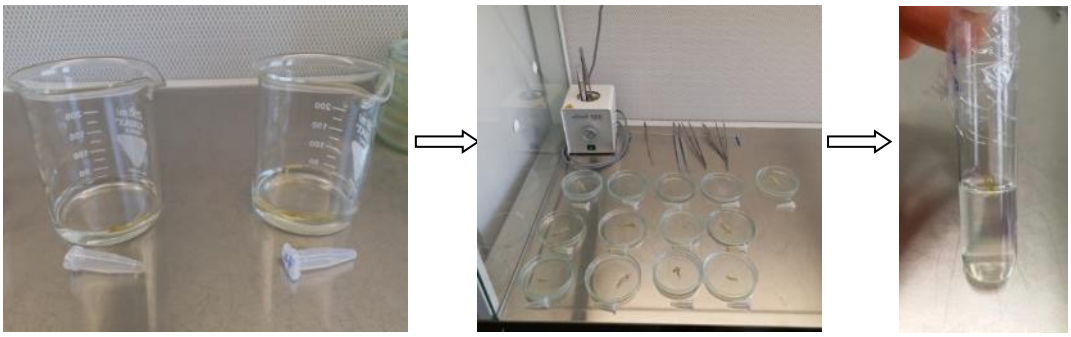
Умножавање у *in vitro* условима захтева потпуно контролисане и стерилне услове средине који ће омогућити раст и развој ткива и органа у што краћем временском периоду. Под овим се сматра да сваки сегмент развоја мора бити испраћен условима који му погодују, а то се првенствено односи на то да биљни материјал прође кроз површинску стерилизацију и дезинфекцију, затим на стерилне услове средине као и на одабир одговарајуће хранљиве подлоге, али и на услове који ће владати у комори за узгајање (слика 64) који ће се одржавати у периоду гајења културе (светлост, температура, релативна влажност).



Слика 64: Примери различитог осветљења у зависности од потреба културе (ф*ото: Остојић, Ј.*)

Стерилизација и изолација биљног материјала

Имајући у виду да се почетни експлантати узимају са јединки које расту *ex situ*, *in situ* и *on farm* врло често су изложени различитим патогенима који се најчешће налазе на површини ткива, међутим, неки микроби и вируси се могу налазити и унутар ткива. Хранљиве подлоге које се користе у култури ткива, а које су превасходно намењене за раст и развој биљног ткива, такође погодују и развоју патогена. Због тога је веома важно да се приликом увођења почетног експлантата у културу изврши његова површинска дезинфекција и стерилизација. Стерилизација биљног материјала се заснива на хемијским третманима (слика 65) од којих се најчешће примењују третмани натријум хипохлоритом, калцијум хипохлоритом, жива-2-хлоридом, етил алкохолом и Tween-ом. Уколико се узорковање експланта врши у природним популацијама *in situ*, често се примењују и третмани одређеним фунгицидима како би се појава инфекције у *in vitro* условима свела на минимум. Како је у питању биљно ткиво, а да су препарати за дезинфекцију и стерилизацију врло агресивни, веома је важно да се утврде третамни који неће довести до оштећења ткива, а која ће уједно уклонити све контаминанте који се налазе на самој површини експланта. На пример, Ponert et al. (2011) су радили истраживање утицаја натријум хипохлорита и калцијум хипохлорита на дезинфекцију семена различитих врста орхидеја где су утврдили да мало дужи третман натријум хипохлоритом код врста *Dactylorhiza fuchsia* и *Dactylorhiza majalis* доводи до потпуног уништења ембриона, док са калцијум хипохлоритом то није био случај.



Слика 65: Хемијска стерилизација биљног материјала у контролисаним условима (*фото: Остојић, Ј.*)

Стерилизација хранљивих подлога, прибора, судова

Пре стављања биљног ткива (меристем, вршни избојак, семе) на хранљиву подлогу потребно је извршити стерилизацију подлоге али и судова у којим ће се гајити културе. Ослобађање медијума од патогена се може вршити аутоклавирањем, зрачењем или филтрацијом и сваки од ових начина има своје предности и недостатке. Стерилизација аутоклавирањем представља најчешћи вид стерилизације и представља стерилизацију на високој температури од 115 до 135º С и под притиском од 1 бара, и на овај начин могу бити стерилисане хранљиве подлоге, судови и прибор (слика 66). Предности стерилизације аутоклавирањем се огледају у брзини, ефикасности и једноставности због чега се овај вид стерилизације најчешће и примењује у лабораторијама за културу ткива. Супротно предностима постоје и недостаци од којих се највише истичу: промена pH вредности медијума, могућност појаве одређених хемијских реакција или разлагање термолабилних супстанци.



Слика 66: Различити модели аутоклава за стерилизацију медијума, судова и прибора под притиском (*фото: Остојић Ј.*)

Стерилизација гама зрацима може да се примењује за стерилизацију хранљивих подлога, прибора и судова, међутим овај вид уништавања патогена се ретко примењује у лабораторији за *in vitro* културу јер је доста скупљи од стерилизације аутоклавирањем. Такође, показало се да биљни раст на овако стерилисаној подлози слабије напредује (Marić, 1995).

Стерилизација фитрацијом подразумева да се уклањање свих патогена и нечистоћа из раствора и течних подлога врши помоћу целулозно-ацетатног или

целулозно нитратног филтера (0,22- 0,45) (слика 67). Овај вид стерилизације се најчешће примењује приликом додавања термолабилних супстанци у хранљиву подлогу приликом чега не долази до њихове промене. Недостаци оваквог вида стерилизације могу бити: адсорпција супстанце на филтер, понекад честице вируса прођу кроз филтер, поступак филтрације није баш једноставан и захтева доста времена.



Слика 67: Стерилизација раствора филтрацијом (*фото: Остојић, Ј.*)

Хранљиве подлоге

За размножавање биљака културом ткива *in vitro* веома је важан правилан избор хранљиве подлоге. Хранљива подлога треба да садржи све елементе који су неопходни за правилан раст и развој биљног ткива, а то су: макроелементи, микроелементи, витамини, аминокиселине, угљени хидрати и регулатори раста. Најважнији макроелементи које треба да садржи хаљива подлога су азот (N), фосфор (P), калијум (K), калцијум (Ca), магнезијум (Mg) и сумпор (s). Микроелементи који су потребни за правилан развој биљке су: гвожђе (Fe), манган (Mn), зинк (Zn), бор (B), бакар (Cu) и молибден (Mo). Комплекс витамина B садржи есенцијална једињења која су потребна за метаболизам биљака и њихов развој (Kyte and Kleyn, 2010). Витамини који су највише коришћени у култури ткива храљивим подлогама су: тиамин (B1), никотинска киселина и пиридоксин (B6). Други витамини, као што су аденин, биотин, фолна киселина, аскорбинска киселина, пантотенска киселина и рибофлавин су нашли своју примену у култури ткива, међутим, они не представљају факторе који имају значајнији утицај на раст (Saad and Elshahed, 2012).

Угљени хидрати играју веома важну улогу за раст и развиће биљака у *in vitro* условима. У природној средини биљка има способност да уз помоћ сунчеве енергије ствара шећер и кисеоник из воде и угљендиоксида (процес зван фотосинтеза). Међутим, у лабораторијским *in vitro* условима, фотосинтеза се успорено одвија и биљке (ткива) нису у стању да створе довољну количину шећера. Најважнији и највише коришћени **облик угљених хидрата** у храљивим медијумима јесте сахароза, и најчешће се користи у концентрацији 2-5% (Saad and Elshahed, 2012).

Регулатори раста играју веома важну улогу у размножавању биљака културом ткива. Иако нису **нутријенти,** хормони имају велики утицај на раст и развој биљака у *in vitro* условима. Најчешће коришћени хормони су:

Ауксини – утичу на издуживање ћелије, ћелијску деобу, иницијацију формирања корена али и инхибирају формирање адвентивних и бочних пупољака. Ауксини који се највише примењују у култури биљног ткива су индол-3-бутерна киселина (IBA); α-нафтилсирћетна киселина (NAA); индол-3-сирћетна киселина (IAA) и дихлорфеноксисирћетна киселина (2,4-D);

Цитокинини – обично утичу на деобу ћелије, међутим у већим концентрацијама (1-10 mg l^{-1}) утичу на формирање адвентивних изданака, док се образовање корена потпуно обуставља. Такође, успоравају старење и утичу на транспорт ауксина. Цитокинини који се највише примењују култури биљног ткива су кинетин (Kin), бензиладенин (BA), 6-диметилалиаминопурин (2iP), зеатин.

Поред одабира одговарајућих нутријената у хранљивој подлози, веома је важно прилагодити pH реакцију. pH вредност храњиве подлоге треба да буде таква да не ремети развојне циклусе биљног ткива већ да подстиче усвајање хранљивих елемената и регулатора раста, обезбеди стабилност витамина и спречи таложење појединих соли (соли фосфата и гвожђа). Такође, успостављањем одговарајуће pH вредности обезбеђује се конзистентност хранљиве подлоге. Граничне вредности pH реакције медијума крећу се од 5,0 до 6,5 и све вредности изнад или испод ових заустављају растење и развиће биљног ткива *in vitro.*

Типови култура

Према теорији тотипотентности, свака соматска ћелија се може регенерисати и у одговарајућим условима створити нову јединку. Захваљујући досадашњим истраживањима, развијено је више типова култура која имају велики значај у генетичким, биохемијским и физиолошким научним дисциплинама. Култура биљног ткива се према типу раста може поделити на културу организованог раста/структуре (култура целих органа) и неорганизованог раста. Под термином култура организованог раста се сматра *in vitro* раст биљног ткива изолованог из већ дефинисаних структура као што су лисне примодије, семена, меристемско ткиво. Најважнији типови култура који припадају култури целих органа јесу култура апикалног меристема, култура вршног изданка, култура нодуса, култура корена и ембрио-култура. Култура неорганизованог раста подразумева раст недиференциране и неорганизоване масе ћелија. Културе неорганизованог раста које су нашле најширу примену су: култура калуса, култура појединачних ћелија, култура протопласта и култура антера. Значај културе ткива се изузетно истиче у оплемењивању хортикултурног биља, где су најширу примену пронашли следећи типови култура: ембрио-култура, култура ситног семена, култура врха изданка, култура меристема, соматска ембриогенеза, култура антера и микроспора (слика 68).



Слика 68: Типови култура у оплемењивању хортикултурног биља (*фото: Љубојевић, М.*)

Култура ембриона

Ембриокултура представља изолацију и гајење недозрелих ембриона у стерилним *in vitro* условима, на хранљивим подлогама како би се добиле виталне биљке. Према дефиницији Marić (1995) култура ембриона је стерилна изолација и раст недозреле или дозреле клице *in vitro*, са циљем добијања животно способне биљке. Значај културе ембриона у оплемењивању се истиче приликом селекције нових генотипова када се добије мала количина семена и када је важно да што више семена исклија, али и за скраћивање селекционог циклуса. Такође, примена културе ембриона у оплемењивачким процесима има за циљ повећање степена клијавости хибридног семена (слика 69).



Слика 69: Изолација ембриона хибридног семена трешње раног времена зрења (*фото: Остојић, Ј.*)

Култура ембриона се показала и као веома корисна техника када сазревање плода прекида онтогенетички развој ембриона, или за спашавање ембриона приликом укрштања таксономски удаљених врста (интерспециес или интергенус селекција) где често долази до абортирања ембриона (пропадање ембриона у току сазревања семена). За неке биљне врсте је карактеристично да семе прво улази у фазу мировања (фаза дормантности) и да је неопходно да се успоставе одређени спољашњи услови како би семе било способно да клија. Фаза мировања код неких врста може да траје и по неколико година. Применом културе ембриона успешно може да се превазиђе проблем дормантности што уједно доприноси и скраћењу временског периода потребног за клијање. Наведене предности указују на значај овог типа културе у оплемењивачким циклусима, али и у комерцијализованој производњи садног материјала. Да би се спровела успешна култура ембриона *in vitro*, потребно је одредити најоптималнији моменат изолације ембриона и његово увођење у културу. Овде се првенствено мисли на фазу зрелости плода и ембриона, те је у складу са тим извршена подела ембрио културе на два типа: култура незрелих клица и култура зрелих клица (Marić, 1995). Култура незрелих клица се најчешће примењује да би се спречила појава „абортуса“ односно превременог одумирања ембриона. Овај тип културе подразумева изолацију ембриона из незрелих плодова и успостављање културе на јединственим хранљивим подлогама које ће обезбедити ембриону развој до пуне зрелости, а потом и његово клијање. Иако култура незрелих клица помаже спашавању ембриона, важно је напоменути да је овај тип културе изразито тежак за успостављање, а касније и за одржавање. Наиме, одређивање оптималног стадијума развоја како би ембрион могао да преживи изолацију и трансфер на хранљиву подлогу, а потом и одређивање хранљиве подлоге која ће нутритивно обезбедити све што је потребно ембриону за његов даљи развој представљају најважније али и најризичније сегменте/моменте током ове културе.

Супротно култури незрелих клица постоји култура зрелих клица, код које се како и сам назив каже уводе физиолошко зрели ембриони из зрелих плодова. Овај тип

културе је значајно лакши за извођење и има веома висок степен клијања. Приликом извођења технике културе ембриона, није потребно вршити стерилизавију ембриона јер се они налазе у стерилној средини унутар семењаче. Међутим, неопходно је извршити површинску дезинфекцију семена, што подразумева уклањање егзокарпа, мезокарпа, а потом стерилизацију ендокарпа након чега се приступа изолацији ембриона (слика 69). Изолован ембрион се потом ставља на хранљиву подогу и одлаже се у комору за узгајање у услове средине који погодују развоју клице.

Култура ситног (нетакнутог) семена

Култура ситног семена има посебан значај у наклијавању семена орхидеја које је изузетно ситно (слика 70), недиференциране структуре, и ком је у природним условима неопходна симбиоза са одређеним гљивама како би било способно да клија. Основни циљ примене културе ситног семена у оплемењивачком раду јесте скраћење селекционог процеса, превазилажење потреба за симбиозом, али и искључивање конкуренције са другим микроорганизмима (Marić, 1995.). Клијање семена орхидеја *in vitro* може да се успостави уз посредство микоризних гљива (симбиотско клијање семена) или без симбиозе са микоризним гљивама (асимбиотско клијање семена) на одговарајућим хранљивим подлогама. До сада су успешно развијени протоколи за умножавање многих орхидеја као што су врсте из родова *Anacamoptis*, *Gymnadenia*, *Hymantoglossum*, *Ophrys*, *Orchis*, *Phalaenpsis*, *Spiranthes*, *Cypripedium*, *Caphalanthera* и *Dactilorhiz*a.



Слика 70: Семе *Orchis purpurea*: преполовљена чаура испуњена ситним семеном (лево) и изглед семена – семени омотач и недиференциарни ембрион (десно, увећање под лупом 20×) (*фото: Остојић, Ј.*)

Микропропагација

Микропропагација представља вегетативно *in vitro* умножавање из вршног меристема, вршног изданка или нодалних експлантата са убрзаним размножавањем током субкултура. **Другим речима микропропагација јесте масовна производња генетички идентичних, физиолошки униформних и здравих биљака, које могу бити произведене у кратком временском периоду**. Овај вид *in vitro* умножавања је највише методолошки унапређен и има висок ниво практичне примене. У оплемењивачком раду значај микропропагације се огледа у брзом умножавању нових хибридних култивара, у умножавању врста које се тешко умножавају стандардним методама или у клонском пропагирању генетички униформних родитељских биљака. Такође, одређеним техникама у оквиру процеса микропропагације могуће је извршити елиминацију вируса из заражених биљака.

Како микропропагација представља умножавање из већ формираних зачетака органа, у зависности од избора почетног експланта може се извршити основна подела на: културу меристема и културу врха изданка. Без обзира на избор почетног

експланта, поступак размножавања микропропагацијом се састоји из 4 основне фазе (слика 71).

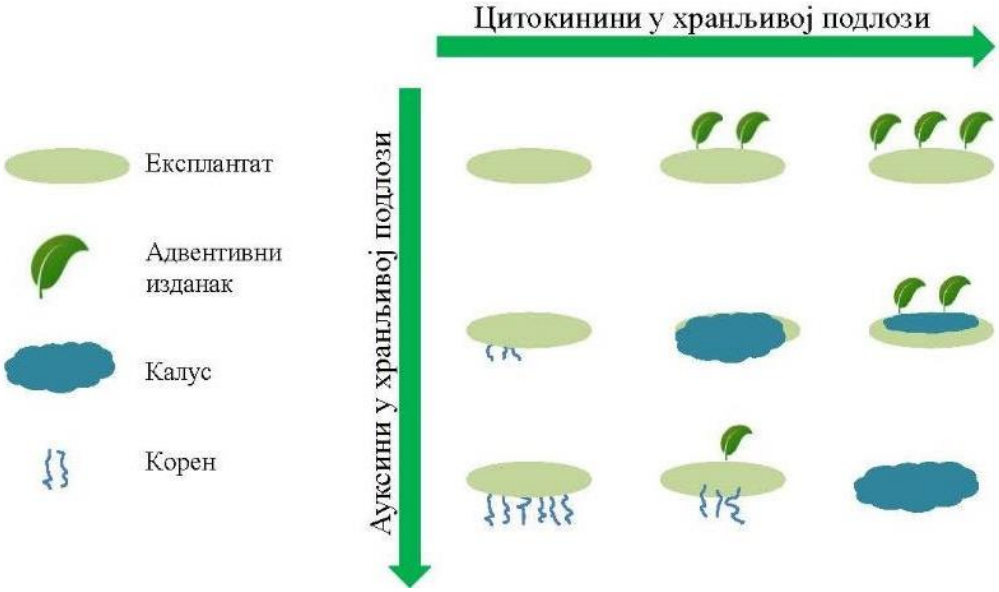


Слика 71: Фазе микропропагације (*фото: Остојић, Ј.*)

1. **Иницијална** фаза – подразумева узорковање експлантата са матичне биљке, површинску стерилизацију и успостављање асептичне културе. Након кратког времена инкубације (до 7 дана), уколико се у некој епрувети са експлантатом примети појава контаминације, тај суд се уклања из собе за узгајање култура.
2. Фаза **мултипликације** – експлантати који су успешно прошли фазу инкубације, пребацују се на хранљиву подлогу на којој ће доћи до појаве нових избојака. Ова фаза се најчешће успоставља на медијуму богатом цитокининима (најчешће се примењују IBA, NAA, IAA).
3. Фаза **ожиљавања** – током ове фазе иницира се формирање кореновог система. Додавањем већих концентрација ауксина (најчешће се примењују BA, Kin) у односу на цитокинине постиже се формирање адвентивних коренчића. Ова фаза најчешће траје од 6 до 8 недеља.
4. **Аклиматизација** – јединке које су формирале добар коренов систем износе се посебне клима коморе где се приступа њиховој аклиматизацији током које се излажу постепеном смањењу релативне влажности ваздуха и повећању

температуре. Ова фаза траје док биљке не развију један до два нова листића, односно док се услови средине гајења не приближе условима спољашње средине.

Свака наведена фаза мора бити испраћена одговарајућим суплементима (регулаторима раста) јер је органогенеза *in vitro* заправо регулисана променама компонената хранљиве подлоге (Jevremović, 2007). Однос ауксина и цитокинина у хранљивој подлози одређује правац формирања органа, односно фазу развоја. Уколико хранљива подлога садржи већу концентрацију цитокинина у односу на ауксине, иницира се формирање изданака (фаза мултипликације). Већа концентрација ауксина у односу на цитокинине доводи до формирања кореновог система, док висока и једнака концентрација ауксина и цитокинина доводи до формирања калусног ткива (слика 72).



Слика 72: Утицај различитих концентрација цитокинина и ауксина на фазе микропропагације (*фото: Остојић, Ј.*)

Култура антера и микроспора

Овај тип културе има своју најширу примену у добијању хаплоидних биљака. Већина хаплоидних биљака је добијена изолацијом микроспора из антера. Култура полена подразумева да се на одговарајућој хранљивој подлози микроспоре изоловане из полена одређених врста могу индуковати тако да подстакну вегетативни раст уместо формирања поленових кесица. Овај процес се постиже тако што се увођењем антера и микроспора у *in vitro* културу заустављa развиће дво- и троћелијског зрна, индукују се додатне ћелијске деобе у микроспори што на крају доводи до формирања соматског ембриона. Култура антера и микроспора се примењује за добијање хаплоидних биљака, а све у сврху производње хомозиготних диплоидних линија за искоришћавање хетерозиса. Такође, овај вид *in vitro* умножавања се примењује за добијање хомозиготних линија код врста које су аутоинкомпатибилне што има велики значај код шумског дрвећа (Borojević, 1981).

Молекуларни маркери, ин витро и маркер помогнута селекција

Оплемењивање биљака је несумњиво донело огроман напредак целокупној пољопривреди и њеној грани – хортикултури. У традиционалном, конвенционалном оплемењивању, истраживачи доносе одлуке на основу фенотипа и доступних података о генетичкој структури гермплазме која ће се употребити. Међутим, обично су то некомплетни подаци, а инвентаризација (скрининг) биљака на одговарајуће фенотипе је мукотрпан, дуг и прилично тежак процес. Генетичка варијабилност се у оваквом приступу оцењује или тестира многобројним биохемијским, физиолошким, морфолошким и/или агрономским карактеристикама, чија оцена често може бити субјективна. Иако се налазе под константним утицајем спољашње средине, морфолошки маркери су и даље веома заступљени у савременим програмима оплемењивања, услед своје једноставности за праћење и анализу. У ову групу маркера спадају квантитативне и квалитативне карактеристике које се наслеђују према раније детаљно обрађеним моделима. Ограничавајући фактор примене морфолошких маркера, нарочито код вишегодишњих хортикултурних врста јесте њихов број, али и то што се врло важне карактеристике везане за цвет и плод, јављају у каснијим развојним фазама. Из тог разлога није могуће њихово оцењивање у раној, јувенилној фази нити примена метода председекције, односно врло важно скраћење поступка оплемењивања. Анализом морфолошких маркера готово је немогуће разликовати хомозиготе од хетерозигота, нити утврдити различите ефекте гена. Без знања о генетици одређене особине, није могуће направити задовољавајући напредак као ни економски, просторно и временски рационалан програм оплемењивања. Поље геномике биљака може пружити управо ово недостајуће знање о генетици али и нова средства за оплемењиваче, како би унапредили методе оплемењивања и развили бољу гермплазму и жељене култиваре.

Да би се генетичка варијабилност, која стоји на располагању за оплемењивање биљака сачувала и користила, неопходно ју је претходно окарактерисати, проценити, односно утврдити њен обим и дистрибуцију. Како би се заобишла конвенционална дуготрајна истраживања путем морфолошких или агрономских маркера, развијени су протеински и молекуларни маркери. Протеински или биохемијски маркери су маркери којима је могуће идентификовати разлике на нивоу протеина, чија је синтеза под директном контролом гена. Постоје директни (вишелокусни) и индиректни (једнолокусни) приступ за испитивање протеина. Полиморфни протеини под контролом једног генског локуса – изоензими су се дуго користили као доминантни маркери у оплемењивању биљака, иако у извесној мери зависе од стадијума развића биљака и услова спољашње средине. Следећа генерација, која омогућава много већу прецизност јесу ДНК или молекуларни маркери. ДНК маркери, откривају разлике – полиморфизам у секвенци ДНК једра или органела и нису под утицајем спољашње средине.

У савременом оплемењивању биљака, нарочито у условима све израженијих климатских промена и потреба за повећањем продуктивности и отпорности усева, класичне методе селекције све чешће се надограђују и комбинују са савременим молекуларним приступима. Један од најважнијих доприноса молекуларне биологије оплемењивању биљака јесте развој молекуларних маркера – наслеђених секвенци ДНК које могу служити као индикатори присуства одређених гена или алела повезаних са пожељним особинама биљака. За разлику од фенотипских маркера, који зависе од изражености особине у одређеним условима средине, молекуларни маркери омогућавају селекцију на генотипском нивоу – независно од фенотипске

варијабилности и спољашњих утицаја. То их чини нарочито корисним за особине које су квантитативне природе, касно се испољавају или имају ниску херитабилност. Примена молекуларних маркера омогућава увид у генетичку основу особина, идентификацију и мапирање гена, као и праћење наслеђених сегмената током процеса укрштања.

На основу примене молекуларних маркера развијена је маркер-асистирана селекција (MAS), или маркерима помогнута селекција (МПС), као један од најперспективнијих алата у модерном оплемењивању. МПС омогућава директну селекцију биљака које носе алеле пожељних особина, чак и у раним фазама развоја, без потребе да се чека пуна фенотипска експресија. Овај приступ значајно убрзава селекциони циклус, повећава прецизност селекције и смањује трошкове узгоја, нарочито код врста са дугим вегетационим периодом као што су многе хорткултурне биљке. Захваљујући великом броју развијених техника анализе путем молекуларних маркера, оплемењивање хортикултурног биља је на прекретници. Најчешће коришћени молекуларни маркери у агрономији па и хортикултури су полиморфизам дужине рестрикционих фрагмената (Restriction Fragment Length Polymorphisms, RFLP), варијабилност у броју тандемских поновака (Variable Number of Tandem Repeats, VNTR), насумично амплификована полиморфна ДНК (Random Amplification of Polymorphic DNAs, RAPDs), полиморфизам дужине амплификованих фрагмената (Amplified Fragment Length Polymorphisms, AFLPs), микросателити (Simple Sequence Repeats, SSRs), и полиморфизам у једном нуклеотиду (Single Nucleotid Polymorphism, SNP), а примењују се приликом:

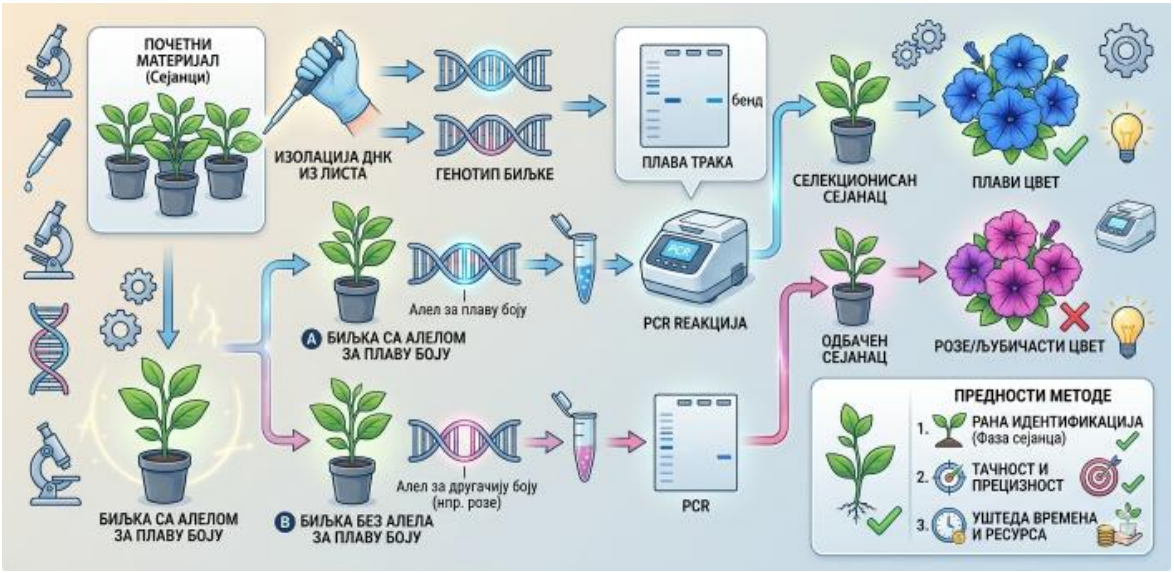
- Процене генетичке варијабилности и карактеризације укупне гермплазме;
- Идентификације и секвенцирања генома;
- Утврђивања генских локуса за одређене квантитативне и квалитативне карактеристике:
- Маркер помогнуте селекције;
- Утврђивања филогенетичких веза између таксона;
- Утврђивања и заштите права оплемењивача.

Последња ставка постаје нарочито важна, услед веома динамичног тржишта хортикултурног биља, где се бројни нови култивари појављују на тржишту готово свакодневно, те је тешко контролисати порекло новостворених култивара. Молекуларни маркери су из тог разлога најсигурнији и најбржи пут утврђивања генотипске структуре и заштите права оплемењивача одговорних за стварање нових генотипова – сорти и култивара (Lesur et al., 2000). Надаље, према правилима дефинисаним UPOV конвенцијама, нови варијетет настао од постојећег треба се сматрати „суштински изведеним сортом“ (Essentially Derived Variety – EDV) од почетне сорте (Initial Variety – IV). У том контексту, оплемењивач почетне сорте може полагати право на део прихода који настане комерцијализацијом EDV сорте, најчешће у виду накнаде од лиценце (ројалти). У пракси, идентификација EDV сорти или утврђивање евентуалне злоупотребе (нпр. фалсификовања) не може се поуздано ослонити само на морфолошке карактеристике, јер су оне често недовољне или неупотребљиве у таквим спорним ситуацијама. У том смислу, све чешће се примењују молекуларне методе, нарочито „молекуларни отисци“ (енг. „*molecular fingerprints*“), као алат за поуздану диференцијацију сорти и утврђивање генетичке сличности.

Према Barać (2016), микросателити (Simple Sequence Repeats, SSR) су један од најчешће и најшире примењиваних молекуларних маркера, а представљају и маркер избора за велики број различитих анализа код биљака, услед високог степена

варијабилности и равномерне дистрибуције дуж целог генома. Примењују се у готово свим етапама оплемењивачког рада – почевши од процене нивоа диверзитета почетног материјала до идентификовања локуса одговорних за квантитативна својства (Quantitative Trait Loci – QTL) и примене приликом селекције супериорног материјала кроз маркер-помогнуту селекцију (Kalia et al., 2011). Напретком технологије у последњих неколико деценија остварен је и велики помак на пољу секвенцирања генома, чиме је омогућена идентификација великог броја тачкастих мутација, односно позиција у геному које носе различите базе. Овај тип молекуларних маркера назива се полиморфизам у једном нуклеотиду (Single Nucleotide Polymorphism – SNP), и попут микросателита, има најширу могућу примену у генетичким истраживањима (Liu, 2008).

Маркер помогнута селекција (МПС) представља практичну примену утврђених молекуларних маркера у убрзавању селекције одређених својстава хортикултурног биља. Будући да молекуларни маркери не зависе од услова спољашње средине, у којима биљка расте и развија се, МПС се може применити од најранијих стадијума развића биљака, чиме се значајно штеди простор, време и материјална улагања, што је илустровано на слици 73.



Слика 73: Генотипизација молекуларним маркерима приликом селекције на боју цвета (*фото: Љубојевић, М.*)

Примена молекуларних маркера у оплемењивању хортикултурног биља

У савременом оплемењивању биљака, нарочито у условима све израженијих климатских промена и потреба за повећањем продуктивности и отпорности усева, класичне методе селекције све чешће се надограђују и комбинују са савременим молекуларним приступима. Са развојем нових молекуларних алата, молекуларна маркер-помогнута селекција помогла је убрзаној интродукцији трансгена и смањењу повезаних нежељених ефеката. Наставак развоја и адаптације приступа биотехнологије у оплемењивању биљака, укључујући генетичко инжењерство, уређивање генома, молекуларне маркере, геномику, протеомику, био-информатику, вештачку интелигенцију и нанотехнологије, успоставио је нове алате за креирање, анализу и манипулацију генетичким варијацијама. Ови алати су од великог значаја за развој побољшаних култивара који ће допринети аграрној одрживости и безбедности хране. У табели 24 дат је преглед прогреса код неких важнијих јестивих хортикултурних врста, врста.

Табела 24: Примена молекуларних маркера код јестивог хортикултурног биља

Врста	Циљана особина	Тип маркера	Конкретан пример/опис
Парадајз (*Solanum lycopersicum*)	Отпорност на вирус мозаика парадајза (ToMV)	SSR, SCAR	MAS примењен за идентификацију и уношење *Tm-2²* гена отпорности у комерцијалне хибриде
Јагода (*Fragaria* × *ananassa*)	Отпорност на *Phytophthora fragariae*	SSR, SNP	Идентификовани маркери повезани са *Rp1* геном за отпорност на црвену трулеж корена
Бресква (*Prunus persica*)	Рано сазревање и текстура плода	SNP, CAPS	MAS коришћен за селекцију генотипова са *freestone* и *peento* типом плода (цепаче и пљоснате бресквe)
Винова лоза (*Vitis vinifera*)	Отпорност на пепелницу (*Erysiphe necator*)	SSR	MAS примењен за уношење *Ren1* и *Run1* гена у винске сорте
Јабука (*Malus domestica*)	Отпорност на пепелницу (*Podosphaera leucotricha*) и чађаву краставост (*Venturia inaequalis*)	SSR, SNP	MAS за уношење *Pl1* и V_f гена у генотипове са високом отпорношћу
Крушка (*Pyrus communis*)	Толеранција на бактериозну пламењачу (*Erwinia amylovora*)	RAPD, SSR, SNP	Употреба MAS за селекцију генотипова са *Fb_E* QTL отпорности
Трешња (*Prunus avium*)	Самобесплодност и период цветања	CAPS, SSR	Маркери повезани са *S* алелима за компатибилност у опрашивању
Кајсија (*Prunus armeniaca*)	Отпорност на вирус шарке шљиве (PPV)	SSR, SNP	MAS омогућава прецизну селекцију генотипова отпорних на *Plum pox virus*

Боровница (*Vaccinium spp.*)	Висина жбуна, крупноћа плода	AFLP, SSR	MAS коришћен за побољшање структуре жбуна и приноса у условима различитог pH земљишта
Киви (*Actinidia deliciosa*)	Садржај витамина C и отпорност на *Pseudomonas*	ISSR	MAS се користи за идентификацију генотипова отпорних на рак кивија (*Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*) и за рано одређивање пола биљке

Примена молекуларних маркера у оплемењивању украсних биљака постала је све чешћа, иако је традиционално оплемењивање и даље доминантно. У табели 25 дат је преглед напретка код појединих орнаменталних хортикултурних врста. На пример, у оплемењивању ружа (*Rosa* spp.), хризантема (*Chrysanthemum* spp.) и карафила (*Dianthus* spp.), молекуларни маркери су коришћени за убрзавање развоја нових сорти са побољшаним својствима као што су отпорност на болести, боја цветова и продуктивност, што је посебно важно у условима глобалних климатских промена.

Табела 25: Примена молекуларних маркера код украсног хортикултурног биља

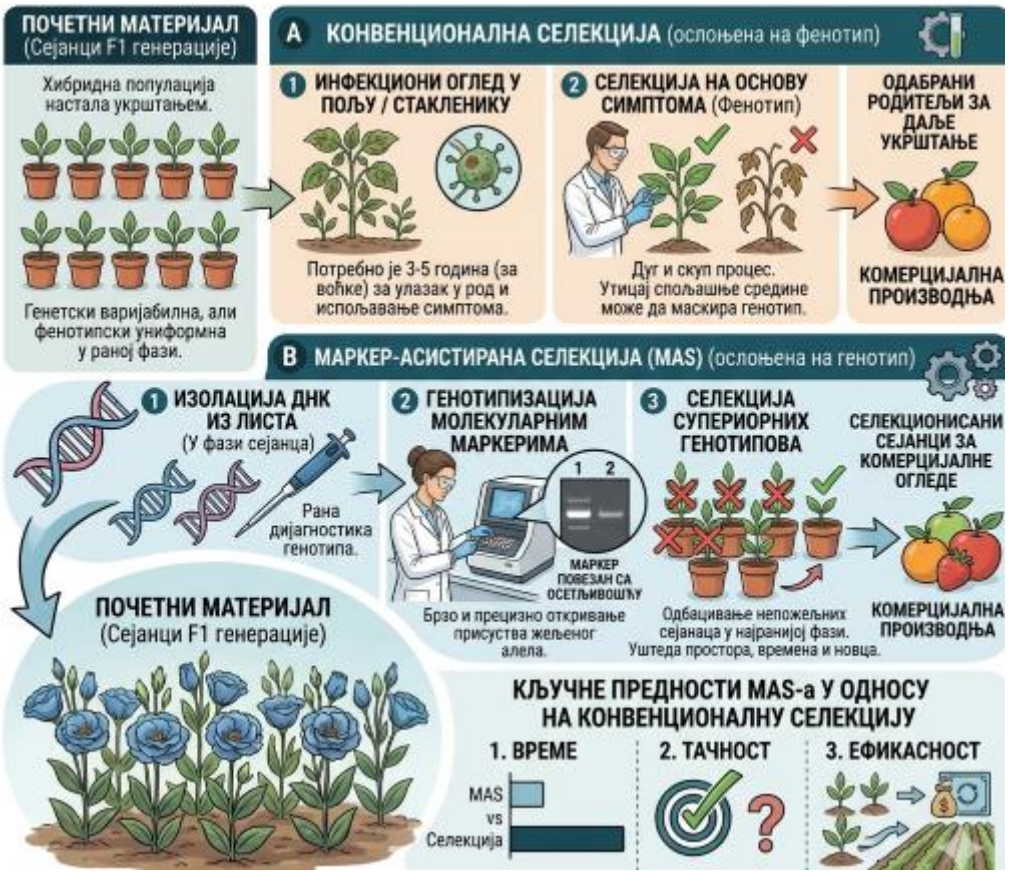
Врста	Циљана особина	Тип маркера	Конкретан пример/опис
Хризантема (*Chrysanthemum spp.*)	Боја цвета, отпорност на рђу	AFLP, EST-SSR	Маркери повезани са антоцијанима и QTL за отпорност на *Puccinia horiana*
Ружа (*Rosa spp.*)	Отпорност на црну пегавост (*Diplocarpon rosae*)	SSR, SNP	MAS коришћен за селекцију генотипова са *Rdr1* и *Rdr2* генима отпорности
Каранфил (*Dianthus caryophyllus*)	Толеранција на етилен, дужина животног века резаног цвета	SSR, RAPD	Маркери повезани са локусима који контролишу биосинтезу етилена (*ACS*1, *ACO*1)
Љиљан (*Lilium spp.*)	Отпорност на вирус мозаика љиљана (LSV)	SCAR, SNP	MAS за увођење гена отпорности у азијске хибриде љиљана
Зумбул (*Hyacinthus spp.*)	Боја цвета	SSR, CAPS	Повезаност одређених SSR маркера са пигментним варијететима (роза, љубичасти, плави)
Лала (*Tulipa spp.*)	Симетрија и облик цвета	AFLP, SSR, GBS	MAS за идентификацију QTL повезаних са дужином и ширином латица
Бегонија (*Begonia spp.*)	Отпорност на гљивичне болести	RAPD, ISSR	Идентификација QTL локуса повезаних са толеранцијом на *Botrytis cinerea*

Петунија (*Petunia hybrida*)	Интензитет мириса и боја цвета	SSR, SNP	Генетичка мапа укључује QTL за мирис и садржај антоцијанина
Флокс (*Phlox spp.*)	Толеранција на сушу и високе температуре	ISSR, SSR	MAS усмерен на побољшање адаптације на климатске промене
Вербена (*Verbena spp.*)	Отпорност на нематоде	RAPD, SCAR	Идентификовани маркери повезани са толеранцијом на *Meloidogyne spp.*
Цинија (*Zinnia elegans*)	Отпорност на пепелницу (*Erysiphe cichoracearum*)	SSR	MAS за увођење гена отпорности у украсне хибриде

Слично, маркер-помогнута селекција показала се као веома ефикасна техника у унапређењу прецизности и ефикасности програма оплемењивања код гладиоле, где МПС омогућава бржу идентификацију генотипова са пожељним особинама, као што су боја и облик цвета или отпорност на болести попут *Fusarium oxysporum* и *Botrytis cinerea*. Овакав приступ такође доприноси очувању генетичких ресурса и заштити сорти кроз тестирање јединствености, уједначености и стабилности. У случају љиљана (*Lilium* spp.), МПС омогућава бржи развој сорти које имају бољу отпорност на вирусе, као и на климатске стресоре. Слично томе, у оплемењивању циније (*Zinnia* spp.) молекуларни маркери су коришћени за убрзање селекције на жељене особине попут боје и величине цветова, што омогућава прецизније и ефикасније добијање нових хибрида. У Јапану је развијена прва сорта каранфила (‘Karen Rouge’), добијена кроз маркер-асистирану селекцију, отпорна на увенуће узроковано *Burkholderia caryophylli* (Yagi et al., 2012). Друге студије показале су варирање отпорности сорти на нематоде рода *Meloidogyne*, при чему је сорта ‘Turbo’ исказала највећи ниво отпорности (Çelik et al., 2022).

У Србији, примена MAS у оплемењивању баштенских ружа довела је до развоја колекције „Winterjewel®“ компаније Pheno Geno Roses, која се одликује ружама отпорним на ниске температуре. Применом молекуларних маркера, у оквиру програма MAS, извршена је детаљна молекуларна анализа различитих сорти изложених ниским температурама и њихова упоредна анализа са сортама које су претрпеле оштећења. Ова анализа је довела до утврђивања механизма наслеђивања отпорности на хладноћу, као и до дијагностиковања молекуларних маркера повезаних са локусом отпорности на ниске температуре. Ови маркери су омогућили бржу и ефикаснију селекцију отпорних сорти. Као потврда успешности примењених метода, изабране саднице су тестиране у близини Москве (Русија), а најбоље су укључене у колекцију „Winterjewel®“.

Поред свега претходно наведеног и илустрованог (слика 74), у оплемењивању украсних биљака се све чешће примењују и друге генетичке технике као што су индукована полиплоидија, мутациона селекција и друге методе које обећавају стварање нових хибрида са израженим декоративним карактеристикама. Комбинацијом класичних и молекуларних приступа омогућава се ефикасније искоришћавање постојећих генетичких ресурса и стварање сорти које одговарају савременим естетским и производним захтевима.



Слика 74: Примена маркер помогнуте селекције у хортикултури (*фото: Љубојевић, М.*)

AI-помогнута селекција у орнаменталној хортикултури

Са развојем дигиталних технологија и вештачке интелигенције (AI), појављују се нове могућности у селекцији орнаменталних биљака. За разлику од традиционалних метода, које се ослањају на визуелну процену или генетичке маркере, AI-помогнута селекција користи алгоритме машинског учења за анализу великих количина фенотипских и генотипских података. Најчешће примене обухватају аутоматизовану анализу слика ради процене декоративних карактеристика (боја, облик, симетрија), прогнозирање пожељних комбинација родитељских линија, као и рано препознавање болести и стреса. Ова технологија омогућава брже, прецизније и објективније доношење селекционих одлука, што је посебно важно у орнаменталном сектору, где доминирају комплексне и често субјективне естетске вредности. Ипак, пуна примена AI метода захтева адекватну дигитализацију процеса, стандардизацију података и интердисциплинарну сарадњу између стручњака за биљну продукцију, генетику и рачунарске науке. AI-помогнута селекција орнаменталног биља још увек није у потпуности стандардизован концепт, као што су претходно обрађена MAS (енг. „*marker-assisted selection*“) или GS (енг. „*genomic selection*“), али се врло брзо развија и већ постоји у пракси у различитим облицима. Може се разумети као савремена, вештачком интелигенцијом потпомогнута селекција, која користи алгоритме машинског учења и велике скупове података за доношење селекционих одлука.

Једна од кључних предности AI-асистиране селекције је значајно смањење субјективности селекционера. У орнаменталној хортикултури, процене као што су „лепота цвета“, „хармонија боје“ или „естетска вредност форме раста“ често зависе од

индивидуалног укуса и искуства стручњака. То може довести до неуједначених резултата и мање поуздане селекције. AI системи омогућавају стандардизовано мерење визуелних карактеристика, што доводи до веће објективности, репродуктивности резултата и праведнијег рангирања кандидата за даљи оплемењивачки рад. Осим тога, AI модели могу да открију шаблоне који нису видљиви „голим оком“, чиме се у селекцију уводи нови слој научне прецизности (табела 26).

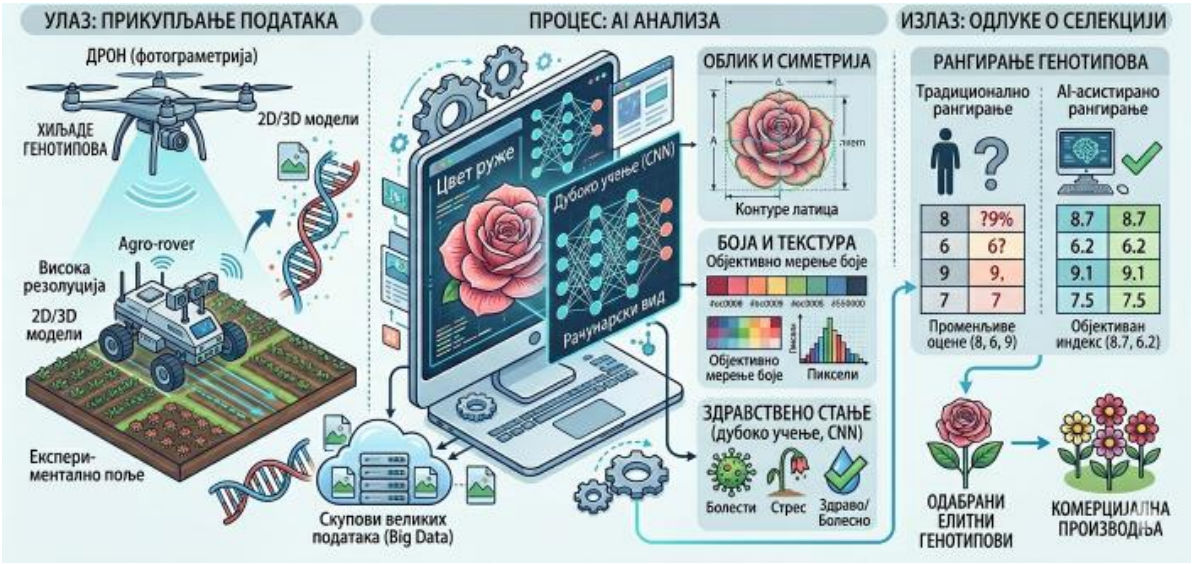
Табела 26: Разлике и могућности MAS и AI-помогнуте селекције код украсног биља

Активност	MAS (marker-assisted selection)	AI-помогнута селекција
Основа селекције	Генетички маркери повезани са циљаним особинама	Различити подаци: фенотип, генотип, слике, окружење
Прецизност	Висока, али ограничена на познате маркере	Потенцијално врло висока, укључује скривене обрасце
Потреба за стручњацима	Генетичари и селекционери	Интердисциплинарно: AI инжењери, генетичари, агрономи
Подршка одлукама	Ограничена, на основу маркера	Вишеструка: прогнозе, класификације, симулације
Употреба у орнаменталним врстама	Ретко, због комплексности декоративних својстава	Растућа, нарочито у анализи слика и визуелних података
Рад са „великим подацима” (Big Data)	Низак (фокус на специфичне ДНК низове)	Висок (обрада хиљада слика и климатских параметара истовремено)

Примена AI алата у селекцији орнаменталног биља је у експанзији, захваљујући развоју доступних технологија као што су:

- PlantCV – „open-source“ софтвер за обраду и анализу слика биљака и биљних делова, омогућава мерење облика, боје, текстуре и симетрије биљака. Користи се за високо-прецизну фенотипизацију декоративних карактеристика.
- TensorFlow + Convolutional Neural Networks (CNNs) – користе се у прилагођеним решењима за класификацију боја и облика цветова, препознавање стадијума развоја, процену здравственог стања и аутоматско евидентирање вредности важних за селекцију. CNN су део „дубоког учења” које омогућава рачунару да „види” облике и текстуре латица боље од човека.
- CropSight и Phenotiki – системи за аутоматизовано праћење развоја биљака у стакленицима или на отвореном, са могућношћу реалног времена анализе података. Иако се користе у производне сврхе, очекује се велики допринос оплемењивању услед уочавања одступања или неправилности које некада остану испод „радара“, односно ока оплемењивача.
- DigiFlower или RoseTracker – AI модели тренирани за прецизно класификовање украсних биљака по категоријама као што су боја латица, број цветова, облик круне, итд. Ови програми могу значајно скратити време потребно за издвајање елитних генотипова када је потребно из огромног броја хибридних сејанаца (потомства) одабрати мали постотак за даље испитивање и признавање.

У оквиру пројекта „Rose Genetics and Breeding“ за оплемењивање ружа на Texas A&M University циљ је креирање фотограметријског дрона или копненог система („агро-ровера” или „феномобила”) способног да на недељном нивоу фотографише парцеле површине 1–2 јутра са до 2.000 генотипова. Ови подаци би се аутоматски обрађивали, чиме би се значајно убрзао процес праћења раста, цветања и декоративних карактеристика, уз смањење субјективности у процени. Употребом фотограметријског дрона добија се 3D модел биљке, што омогућава селекцију на архитектуру стабла или жбуна, што је за вишегодишње (чак вишедеценијске) декоративне врсте пресудно. Оваква решења представљају важан корак ка AI-помогнутој селекцији у орнаменталној хортикултури, посебно у условима интензивне производње и ограничавајућих ресурса за визуелну евалуацију (Texas A&M University, 2025), што је свеукупно илустровано на слици 75.



Слика 75: AI-помогнута селекција у селекцији украсног биља (*фото: Љубојевић, М.*)

Генетички инжењеринг и биотехнологија

Генетички инжењеринг представља директну манипулацију генетичким материјалом, односно преношење гена из једног организма у други. На овај начин се може комбиновати ДНК из организама различитих врста, што се нормално, у природи, никада не би догодило. У основи, ради се о хоризонталном (за разлику од вертикалног, с родитеља на потомство) преносу гена, односно о методи која користи могућност идентификације појединих гена који доводе до изражавања појединих својстава (особина) живог организма, те његовог секвенционисања из генома даваоца и преноса у геном домаћина, чиме се жељено својство даваоца преноси на домаћина примаоца.

Пренос гена се може обављати између јединки исте врсте, када се заправо ради о убрзавању и усмеравању природних процеса укрштања и селекције, те су тада својства или особине, које се преносе, ограничене на оне који су природно присутне унутар врсте. Ако се пренос гена обавља између различитих, несродних врста, тада се ради о стварању нових, генетички измењених организама, који тиме добијају пренешено својство које природно не постоји унутар те врсте. Тако се могу преносити хумани гени у животиње, рибљи ген у парадајз, ген из инсекта у кромпир, да би они били већи, јачи, отпорнији на инсекте, хербициде, да би били изгледом атрактивнији, дуготрајнији итд. Широм света, у биотехнолошким лабораторијима у току су бројни експерименти којима се покушавају створити врсте усева отпорних на биљне болести и штеточине, чиме се настоји повећати принос без употребе хемијских третмана. Тако је створен кукуруз са геном *Bacillus thuringiensis*, бактерије из земљишта, која се већ четрдесет година користи за уништавање ларви комараца и других инсеката. Такав кукуруз сам ствара тзв. БТ-токсин, којим постаје отпоран на штеточине.

На сличан начин, рекомбинацијом гена домаћина и донора, настоји се повећати отпорност усева на хебрициде, тако да би хербицидни третмани уништили коров, а узгајане биљке би остале неоштећене. Нека од других својстава која се настоје „уградити“ генском технологијом у биљке које се узгајају за производњу намирница јесу побољшана нутритивна вредност, односно повећани садржај протеина, витамина и модификовани садржај масноћа.

Генетичка модификација може донети бројне користи у производњи хране. Пре свега, омогућава стварање култивара отпорних на болести и штеточине, чиме се смањује употреба пестицида и губици у производњи. Такође, могуће је добити плодове са дужим роком трајања, што смањује отпад и повећава економску ефикасност. Један од значајних циљева је и побољшање нутритивне вредности – пример је „златни пиринач“ са повећаним садржајем бета-каротена, али слични приступи постоје и код парадајза, јагода и других врста. Поред тога, генетичка модификација може помоћи у адаптацији култура на климатске промене, омогућавајући им да боље подносе сушу, високе температуре или заслањеност земљишта. Велика средства се улажу у истраживања генетичке технологије и несумњиво је да ће се у скоријој будућности сви на један или други начин, сусрести са њеном употребом у медицини, биотехнологији, производњи намирница, као потрошачи или на друге начине.

У Сједињеним Америчким Државама постоји више хортикултурних култура које су генетички модификоване и одобрене за комерцијалну употребу. Оне представљају примере како биотехнологија може директно утицати на ланац исхране, повећати отпорност биљака и смањити губитке у производњи. Најзначајнији пример је папаја (сорте Rainbow и SunUp) отпорна на *Papaya ringspot virus*, постигнута технологијом интерференције РНК (RNAi), која је практично спасила производњу на Хавајима. Без ове интервенције, папаја би била готово елиминисана са тржишта.

Надаље, јабуке познате као „Arctic apples“ модификоване су тако да не потамне након сечења јер им је „искључен” ген за ензим полифенол оксидазу (PPO), што их чини атрактивнијим за потрошаче и смањује количину отпада. Летња тиквица (линија ZW-20) је добила отпорност на вирусе који могу озбиљно угрозити производњу, док је парадајз у раним фазама развоја био модификован за дужи рок трајања – најпознатији пример је „Flavr Savr“ парадајз. Тачније ово је историјски први ГМО производ одобрен за исхрану (још 1994. године). Иако се више не комерцијализује, он је симбол почетка ове ере. Тако данас постоји љубичасти парадајз компаније „Norfolk Plant Sciences“, који је одобрен у САД 2022. године. Он садржи гене из биљке зевалице (*Antirrhinum*) који активирају производњу антоцијанина у целом плоду, дајући му боју сличну боровници и висок ниво лековитих антиоксиданата.

Један од најатрактивнијих савремених примера биотехнологије у хортикултури је ружичасти ананас, развијен од стране компаније „Del Monte Fresh Produce“. Овај варијетет, комерцијализован под називом Pinkglow®, одобрен је од стране америчке Управе за храну и лекове (FDA) 2016. године, а на тржишту се појавио 2020. године. Кључна модификација извршена је на метаболичком путу каротеноида. Код обичног ананаса, ензими природно трансформишу ружичасти пигмент ликопен (који се налази и у парадајзу) у жути пигмент бета-каротен. Коришћењем технологије РНК интерференције (RNAi), научници су успели да „утишају” гене за ензиме ликопен бета-циклазе, чиме је заустављена конверзија ликопена. Резултат је плод чије је месо карактеристичне роза боје, са већом концентрацијом антиоксиданата и нешто слађим укусом у односу на конвенционалне сорте. Интересантно је напоменути да се Pinkglow® ананас комерцијализује без лисне круне (розете), што онемогућава вегетативно размножавање од стране потрошача и осигурава интелектуалну својину произвођача.

Поред ових култура, у САД су широко распрострањене генетички модификоване пољопривредне врсте попут кукуруза и соје, које се користе у прехрамбеној индустрији и индиректно улазе у исхрану кроз бројне производе. Ови примери показују да ГМО воће и поврће у Америци имају значајну улогу у обезбеђивању стабилне производње и снабдевања тржишта. Док су код украсних врста циљеви естетски, код јестивих хортикултурних врста примарни циљеви су отпорност, трајност и нутритивна вредност. Истовремено, они илуструју потенцијал генетичке модификације, али и изазове који прате њену примену – од прихватања од стране потрошача до регулаторних питања која се односе на безбедност и транспарентност.

Ипак, примена ГМО у производњи хране носи и одређене ризике. Најважнији је аспект безбедности за потрошаче – неопходна су дугорочна истраживања како би се утврдило да нови протеини не изазивају алергијске реакције или токсичне ефекте. Постоји и еколошки ризик, јер трансгени могу прећи у дивље сроднике и променити природне екосистеме. Економски аспект је такође значајан, патенти и лиценце могу довести до зависности произвођача од великих компанија. На крају, јавна перцепција игра кључну улогу јер потрошачи често имају резерве према ГМО храни, што успорава њено прихватање на тржишту. Како САД предњаче у увођењу ГМО, у америчким државама постоји јасно дефинисан систем контроле и означавања генетички модификованих култура. За одобравање ГМО хране надлежне су три институције: USDA (Министарство пољопривреде), FDA (Агенција за храну и лекове) и EPA (Агенција за заштиту животне средине). Свака од њих има специфичну улогу – USDA процењује утицај на пољопривреду и екосистем, FDA контролише безбедност за потрошаче, а EPA регулише употребу гена који могу имати инсектицидно или хербицидно дејство. Од 2022. године у САД је уведено обавезно означавање ГМО

хране кроз систем "Bioengineered Food Disclosure". Производи који садрже генетички модификоване састојке морају бити јасно обележени, било текстуалном ознаком („bioengineered"), QR кодом или симболом. Циљ је да потрошачи имају транспарентну информацију о пореклу хране и могућност да донесу свесну одлуку приликом куповине. Постоје и одређени изузеци. На пример, ако је у финалном производу немогуће детектовати ДНК или протеине који потичу из генетичке модификације (нпр. рафинисана уља од ГМО соје), производ не мора носити ознаку. Ово је изазвало дебату у јавности, јер неки потрошачи сматрају да би сваки производ добијен из ГМО култура требало да буде означен.

С друге стране, Европска унија има много строжи систем регулације. Свака ГМО култура мора проћи кроз детаљну процену ризика коју спроводи Европска агенција за безбедност хране (EFSA), а одобравање се врши на нивоу целе Уније. Означавање је обавезно за све производе који садрже ГМО састојке, без обзира на то да ли се модификовани ДНК може детектовати у финалном производу. Поред тога, многе земље чланице имају право да забране узгој ГМО култура на својој територији, чак и ако су оне одобрене на нивоу ЕУ. Овај приступ одражава висок степен предострожности и снажан утицај јавне перцепције, јер европски потрошачи показују већу резервисаност према ГМО храни него потрошачи у САД.

Поступак генетичког инжењеринга

Пренос гена се може обавити директно или преко вектора (плазмид, вирус, вироид, транспозон). Манипулација се изводи преко соматске хибридизације, фузије протопласта, уношењем једра или хромозома, или путем рекомбинантне ДНК.

Генетичка трансформација, као техника преноса стране ДНК, захтева:

1.) Идентификацију гена, који се жели пренети.
2.) Изолацију и клонирање гена.
3.) Интеграцију гена у геном домаћина.
4.) Репликацију генетичког материјала.
5.) Експресију генетичког материјала.
6.) Морфогенетичку способност трансформисаних ћелија.
7.) Стабилно наслеђивање унетих структурних гена, генеративним размножавањем.

Прва фаза је идентификација генског продукта, одн. протеина, електрофорезом. Фрагменти молекула ДНК су електростатички набијени и имају способност да у електричном пољу мигрирају од једног ка другом полу електричног поља. По завршетку PCR реакције, узорци се микропипетом уносе у апаратуру за електрофорезу, тј. у јамице у желатинозном гелу потопљеном у одговарајући пуфер потребних електролитских својстава. Након уношења свих узорака у засебне почетне позиције, које су у истој равни, укопча се извор једносмерне електричне струје који је спојен на електроде смештене на супротним крајевима посуде за електрофорезу и тада отпочиње миграција молекула кроз гел из правца катоде према аноди. Након одређеног времена електрофорезе (обично неколико сати) молекуле различите молекулске масе прећу различиту удаљеност. На овај начин долази до раздвајања молекула према њиховој молекулској маси, односно према броју понављајућих мотива које има одређена сорта. Разним методама визуализације (бојење и фотографисање) добија се «електрофореграм», коначни резултат анализе из ког је могуће уз помоћ поређења са стандардом, утврдити тачне дужине фрагмената

анализираних сорти. Ове вредности су за поједину сорту и локус увек исте, и користе се као темељ за идентификацију. Овде описани поступак представља најчешћи начин анализе микросателита, међутим треба додати да данас постоје софистицирани апарати за аутоматску изолацију ДНК, електрофорезу и очитање цртица који знатно повећавају прецизност, брзину и количину анализа.

Након електрофорезе следи грубо мапирање хромозома или само крака хромозома (цитогенетичким методама). Прецизно мапирање хромозома се врши молекуларним маркерима или на основу транслокационих прелома. Након детаљног упознавања са материјалом, следи пренос гена (енг. „*gene transfer*“).

Две су основне методе трансфера:

- Вирулентном бактеријом *Agrobacterium tumefaciens* (слика 76).
- Биолистичким методом (упуцавање златних честица са одговарајућим геном).

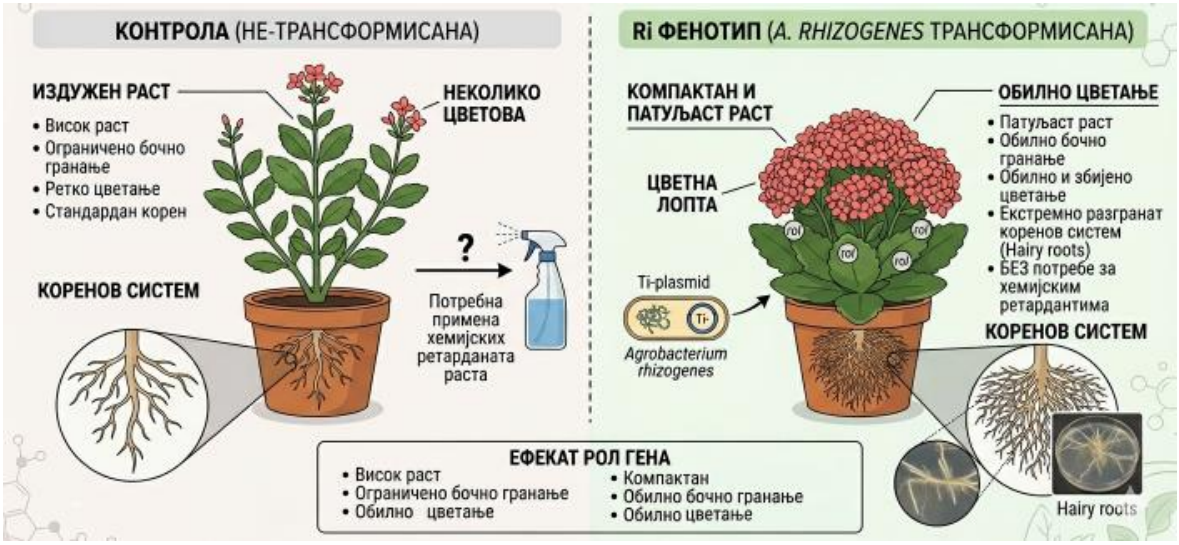


Слика 76: Илустрација трансфера гена путем вирулентне бактерије *Agrobacterium tumefaciens (фото: Љубојевић, М.)*

Основни проблем, који се појављује јесте то што се зна шта и где се исеца, али не и где ће се уградити и како ће се манифестовати исечени део, ако се уопште и манифестује у првим генерацијама. Са друге стране, сваки атак на ДНК је алармантан за геном, који реагује у правцу елимисања промене и то исецањем новог дела, спречавањем деловања или лаганим мењањем секвенци. Уколико промене нису биле кобне, следи експресија новог гена у биљци домаћину. Затим иде постепена регенерација биљке и вертикални пренос гена.

Варијације у биљкама могу се изазвати уношењем ‘rol’ гена из бактерије *Agrobacterium rhizogenes*, која природно изазива појаву „hairy roots“ на месту инфекције. Овај процес подразумева стабилну трансформацију биљке, што доводи до такозваног Ri фенотипа (од енглеског Root-inducing). Биљке са овим фенотипом често показују смањену висину, снажно разгранавање надземних делова, промене у величини цветова и побољшану способност укорењавања (Van Laere et al., 2018). Разлике међу линијама настају као резултат интеракције rol гена са ендогеним генима биљке, као и броја копија уметнутог генетичког материјала. Овај приступ је посебно

занимљив јер омогућава стварање нових декоративних форми које формално не морају бити класификоване као класични ГМО. У пракси, бројне врсте су успешно трансформисане овом методом – од украсних цветница попут хибискуса и лаванде, до дрвенастих врста као што су јабука и бреза. Резултати показују широк спектар морфолошких промена: патуљаст раст, обилно бочне гране, компактнији хабитус, раније или касније цветање, као и повећана густина кореновог система. Захваљујући овим својствима, *A. rhizogenes* представља потенцијално моћан алат за добијање нових култивара у орнаменталној хортикултури, јер омогућава комбинацију декоративне вредности и функционалних предности као што су боље укорењавање и адаптација на различите услове гајења. Овај приступ је у пракси дао конкретне комерцијалне резултате. Најпознатији пример је производња компактних, богато разгранатих култивара каланхоје (*Kalanchoe*), који се на светском тржишту често пласирају као природни варијетети. Коришћењем *A. rhizogenes*, селекционери су успели да смање висину биљке и драстично повећају број цветних пупољака, чиме је елиминисана потреба за хемијским ретардантима раста, што указује да биотехнологија може бити еколошки прихватљивија алтернатива конвенционалним хортикултурним праксама (слика 77).



Слика 77: Примена *Agrobacterium rhizogenes* у оплемењивању каланхоје (*фото: Љубојевић, М.*)

Примена *A. rhizogenes* у орнаменталној хортикултури има значајан потенцијал јер омогућава добијање нових декоративних форми које се не би могле постићи класичном селекцијом. Предности као што је наведено укључују стварање компактних и патуљастих биљака погодних за саксијску производњу, повећану густину цветова, бољу способност укорењавања и раније или продужено цветање. Ове особине могу директно повећати комерцијалну вредност култивара и проширити њихову примену у пејзажном дизајну. Међутим, постоје и ризици. Морфолошке аберације попут скраћених стабала и набораних ситнолисних генотипова могу умањити декоративну вредност. Поред тога, трансформисане биљке понекад показују смањену виталност или осетљивост на климатске промене, што може довести до слабог прилагођавања у пољским условима. Такође, иако се ова техника често не класификује као класичан ГМО него као „Natural Transformants" или „Intragenesis" (унутаргенеза), она ипак подразумева трансгенезу, што може изазвати етичке и регулаторне дилеме у трговини и производњи. Због тога се *A. rhizogenes* посматра као

обећавајући, али и осетљив алат – његова примена захтева пажљиву процену декоративних добитака у односу на могуће морфолошке и физиолошке ризике.

Генетичка манипулација бојом цвета

Док је увођење генетички модификованих организама у утилитарну хортикултуру предмет бројних расправа и контроверзи, пре свега због питања безбедности, здравствених ризика и јавне перцепције, ситуација је значајно другачија у орнаменталном сектору. Код поврћа и воћа, свака модификација директно утиче на ланац исхране и захтева строге процене ризика, што често доводи до рестриктивних регулатива и спорог прихватања на тржишту. Насупрот томе, у орнаменталној хортикултури примарни циљеви су естетика и тржишна привлачност, па је простор за примену биотехнологије знатно шири и мање оптерећен питањима здравствене безбедности. Управо зато су примери култивара измењене боје цвета брже нашли пут до комерцијалне производње, показујући да је у декоративном сегменту могуће применити либералнији приступ генетичкој модификацији.

Боја цвета је углавном предодређена профилом хемијских једињења - флавоноида и подкласом тих једињења, антоцијанинима. Цветови често садрже специфичне флавоноиде, а самим тим и ограничене боје цвета су доступне унутар врсте због генетичких ограничења. Генетички инжењеринг знатно доприноси проширењу генофонда који се користи приликом унапређења одређене особине, што у практичном смислу значи да оплемењивачи нису ограничени унутарврсном и међуврсном хибридизацијом у оквиру врста које су донекле блиске и имају заједничке претке. Напротив, могу се вршити преношења гена између врло удаљених врста и стварати боје и облици који се у природи никада не би створили услед репродуктивних баријера или нестабилности мутација. Прва трансгена цветна врста модификоване боје цвета била је петунија са теракота и наранџастом бојом латица, још пре више од три деценије. Ова трансгена боја настала је захваљујући експресији гена пореклом из кукуруза и синтези антоцијанина пеларгонидина. Пре 2010. године на тржишту су били присутни генетички модификовани каранфили и руже, јер ове врсте могу оправдати изузетно високе трошкове уложене у стварање генетички модификованих култивара. Врсте које постижу највећи профит на тржишту – ружа, каранфил и хризантема немају способност синтезе антоцијанина делфинидина, одговорног за плаву боју цвета, који синтетишу врсте са плавом и љубичастом бојом латица. Експресијом плаве и љубичасте боје пореклом из петуније, виоле и звончића развијени су недостајући култивари сличне боје цвета управо код ружа, каранфила и хризантеме. Високо ефикасна експресија хетерологног гена може се постићи оптималном комбинацијом промотора, транслационог појачивача, секвенце кодирајућег региона и терминатора. Боја цвета у великој мери зависи од структуре антоцијанина, а нарочито од броја хидроксилних група на Б-прстену. Цветови плаве и љубичасте боје обично акумулирају антоцијанине засноване на делфинидину, док цветови наранџасте и интензивно црвене боје садрже антоцијанине засноване на пеларгонидину. Антоцијанини се додатно модификују метилним, гликозилним и ацилним групама. Антоцијанини модификовани са више ароматичних ацилних група имају тенденцију да дају интензивнију плаву боју и већу стабилност, као што је случај код љубичасте линцуре, плаве грахорице и цинерарије. Тако, управо променом биосинтезе флавоноида кроз хетерологну генску експресију, могуће је постићи нијансе које нису достижне у оквиру интра- или међуврсне хибридизације или мутација (Okitsu et al. 2018).

Генетичко инжењерство значајно доприноси ширењу генетичког фонда који се може користити за унапређење одређених особина, што практично значи да оплемењивачи нису ограничени на интра- и међуврсну хибридизацију међу врстама које су релативно сличне и имају заједничке претке. Орнаменталне биљке које су успешно модификоване генетичким инжењерингом да исказују хортикултурно значајне особине укључују *Pelargonium*, *Begonia*, *Rhododendron* и *Rosa* (за архитектуру биљака), *Dendranthema, Dianthus, Pelargonium* (за продужени век трајања у вази), *Begonia*, *Dendranthema*, *Dianthus*, *Gerbera*, *Petunia*, *Antirrhinum* и *Rosa* (за промену морфологије цветова/боје), као и *Dendranthema*, *Petunia*, *Cyclamen* и *Rosa* са отпорношћу на вирусне или гљивичне патогене (Debener 2001a, b). Недавно су Lee et al. (2022) потврдили да технологија РНК интерференције (RNAi) посредована биљком домаћином (HIGS – Host-Induced Gene Silencing) има потенцијал да замени конвенционалне пестициде у сузбијању црвеног паука (*Tetranychus urticae*). У истраживању спроведеном на ружама (*Rosa* × *hybrida*), коришћена је експресија специфичног dsCOPB2 молекула који циљано „утишава“ виталне гене штеточине, доводећи до њеног сузбијања без употребе токсичних хемикалија. За разлику од HIGS технике која подразумева стабилну трансформацију генома биљке, SIGS (Spray-Induced Gene Silencing) представља неинвазивну методу егзогене примене РНК молекула. Овај приступ омогућава високу специфичност у заштити биља без законских ограничења карактеристичних за ГМ организме, што га чини изузетно перспективним алатом у интегралној заштити украсног биља.

РНК вакцине за биљке

Док класични ГМО подразумева трајну промену ДНК саме биљке (што често прате строге регулативе и отпор јавности), SIGS (Spray-Induced Gene Silencing) доноси потпуно нов приступ „паметној” заштити биља. Наиме, уместо да се биљка приморава да сама производи оружје против штеточина (као код HIGS технике), она се лаички речено једноставно „вакцинише” споља. Наношењем специфичних дволанчаних РНК молекула (dsRNA), директно се циљају виталне функције патогена.

Помињаном генетичком манипулацијом код каранфила створени су култивари именовани као FLORIGENE® Moonaqua, Moonlite, Moonshade и Moonvista, осликавајући нијансе љубичасте боје до чије је експресије у латицама дошло, од веома светле, пастелне, „испране“ боје до изразито тамне описане као боја плода плавог патлиџана (слика 78). Најновији култивари из FLORIGENE® Moon серије представљају двобојне (Moonburst) и варијегата типове цвета (Moonstrike).

Други велики пробој представљају „Blue Rose“ култивари, настали сарадњом компанија Suntory и Florigene. Увођењем гена за делфинидин из других врста створене су руже са плавичастим нијансама које природно не постоје у ружама. Иако боја није потпуно интензивно плава, ови култивари имају огроман симболички и тржишни значај, јер је „плава ружа“ дуго била недостижан циљ оплемењивања. Вредно је помињања да су још осамдесетих година добијене прве трансгене петуније са теракота и наранџастим латицама, увођењем гена из кукуруза који омогућава синтезу пеларгонидина. Ово је био пионирски пример како се генетичким инжењерингом може добити боја која није доступна класичним методама. Хризантеме су такође модификоване да добију нове нијансе љубичасте и плавичасте боје, увођењем гена за

делфинидин. Ови култивари показују да је могуће проширити палету боја и код врста које имају огроман тржишни значај у глобалној хортикултури. Савремена истраживања показују да је генетичка модификација боје цветова један од најуспешнијих примера примене биотехнологије у орнаменталној хортикултури.



Слика 78: Култивари каранфила из FLORIGENE® Moon серије настале генетичком манипулацијом боје цвета путем екстремне акумулације делфинидина (интернет извор [4])

Иако су примери попут FLORIGENE® серије каранфила и „Blue Rose“ култивара већ показали да је генетички инжењеринг у орнаменталној хортикултури комерцијално изводљив, очекује се да ће наредне деценије или чак године донети још значајније помаке. Заправо прве плаве руже (Applause™) нису плаве због самог убацивања гена, него зато што су истраживачи искључили природне путеве синтезе која води ка црвеној боји. Док су се досадашњи успеси ослањали на класичну трансгенезу, где су гени из једне врсте „насумично“ убацивани у другу, CRISPR/Cas9 технологија (предмет следећег поглавља) доноси много више прецизности. Она омогућава да модификацију сопствених гене унутар биљке, чинећи је плавом, отпорном или мирисном, без уношења ијединог фрагмента туђег генетичког материјала (слика 79).

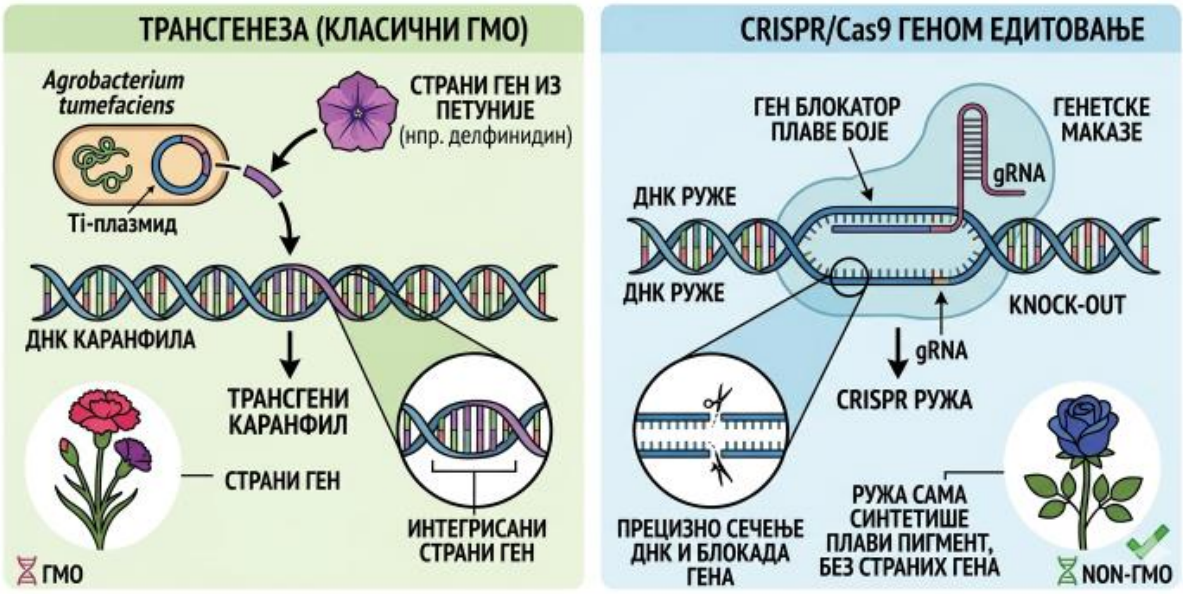
Сумирано, постигнућа јесу велика, али преостају и изазови:

- **Стабилније плаве руже** – тренутни култивари имају плавичасте нијансе, али не и интензивну плаву боју. Нове комбинације гена и модификације антоцијанина усмерене су ка добијању дубоке, стабилне плаве боје која би представљала прави пробој.

- **CRISPR/Cas технологија** – омогућава прецизно уређивање гена без уношења страних секвенци, што би могло убрзати стварање нових култивара и смањити регулаторне баријере.

- **RNAi и нови молекуларни алати** – већ показују потенцијал не само у управљању штеточинама, већ и у финој регулацији биосинтезе пигмената, што би могло омогућити контролу нијанси у реалном времену током развоја цвета.

- **Комбинација декоративних и функционалних особина** – будући култивари могли би да комбинују нове боје са отпорношћу на болести, дужим трајањем у вази или бољом адаптацијом на климатске услове.



Слика 79: Илустрација кључних разлика и разлога преласка са класичне трансгенезе на најсавременију CRISPR/Cas9 технологију (*фото: Љубојевић, М.*)

Примена CRISPR-Cas9 технологије у оплемењивању хортикултурног биља

Током последње деценије развијен је ефикасан алат за уређивање генома заснован на систему бактеријских понављајућих секвенци познатих као криспер метод односно CRISPR (енг. „*Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats*“) и пратећег протеина Cas9 (*CRISPR-associated protein 9*). Овај систем представља део адаптивног имуног одговора код бактерија, а кључне компоненте чине мали некодирајући РНК молекули које усмеравају комплекс више Cas протеина или један већи Cas протеин ка специфичној ДНК секвенци, где изазивају прекиде двоструког ланца. Пре појаве CRISPR/Cas9 технологије, за уређивање генома коришћени су и други молекуларни алати, као што су ZFN (енг. „*Zinc Finger Nucleases*“) и TALEN (енг. „*Transcription Activator-Like Effector Nucleases*“). ZFN технологија заснива се на протеинима који препознају специфичне ДНК секвенце путем цинк-прстију, спојених са ензимом нуклеазом који сече ДНК. TALEN користи протеине добијене из бактерија рода *Xanthomonas*, који се везују за одређене нуклеотидне секвенце и на тај начин доводе ензим до жељене тачке сечења у геному. Иако је могућност индукције мутација помоћу ZFN, TALEN и CRISPR/Cas9 технологија слична, CRISPR/Cas9 је у кратком временском периоду привукао значајну пажњу због бројних примера његове примене у мутагенези и регулацији транскрипције, како код модел-организама, тако и код пољопривредних биљака.

CRISPR/Cas9 представља револуционарну методу за прецизно уређивање генома која се, захваљујући једноставности, ефикасности и свестраности, убрзано уводи у оплемењивање биљака, укључујући и хортикултурне врсте. CRISPR/Cas9 функционише тако што прецизно пресеца ДНК на одређеним локацијама у геному, што омогућава увођење, уклањање или модификацију гена који утичу на различите особине биљака као што су боја, облик, величина и арома. Ово прецизно таргетирање такође омогућава стварање нових особина које можда нису присутне у природном генетичком саставу биљке. Поред тога, примена CRISPR/Cas9 може убрзати процес оплемењивања и створити биљке са побољшаном отпорношћу на болести, толеранцијом на еколошке стресне факторе и побољшаним или измењеним растом као на примеру банане (табела 27). Када је реч о воћним и повртарским културама, као што су парадајз, јагоде и цитруси, CRISPR/Cas9 технологија омогућава побољшање особина као што су отпорност на болести, толеранција на абиотички стрес, унапређење нутритивног састава и повећање приноса. На пример, у парадајзу је успешно примењено уређивање гена ради побољшања квалитета плода и отпорности на патогене. Ипак, практична примена CRISPR-Cas9 система и даље је ограничена на биљне врсте које су подложне генетичкој трансформацији путем *Agrobacterium*-заснованих протокола. Надаље, правни оквир који регулише примену ових технологија у биљној производњи и даље није дефинисан. Европска Унија задржава опрез, иако су биљке добијене уређивањем генома у суштини веома сличне класичним мутантама. Уколико регулаторна оптерећења за биљке уређене CRISPR/Cas9 методом буду знатно мања у односу на ГМО добијене старијим техникама, постоји велика вероватноћа да ће ова технологија доживети потпуну експанзију и код класичних пољопривредних усева и култура.

Табела 27: Успешност примене **CRISPR/Cas9** код јестивих хортикултурних врста

Воћна врста	**Циљни ген / особина**	**Постигнути резултат и значај**
Јабука	*MdDIPM4* (Бактериозна пламењача)	Повећана отпорност на *Erwinia amylovora* путем циљане мутагенезе гена осетљивости
Банана	*MaGA20ox2* (Патуљасти раст)	Добијање полу-патуљастих форми сорте 'Gros Michel', погоднијих за интензиван узгој
Какао	*TcNPR3* (Отпорност на болести)	Побољшан локални имунитет ткива на патоген *Phytophthora tropicalis*
Киви	*PDS* ген (Албинизам)	Коришћен као маркер за доказ високе ефикасности едитовања генома код ове врсте
Јагода	Контрола времена цветања	Успешно едитовање вишеструких алела код сложеног октаплоидног генома

CRISPR/Cas9 је технологија која има велики потенцијал за оплемењивање орнаменталних биљака, будући да оне не носе ризик по ланац исхране и човека. Украсне биљке, као што су љиљани, орхидеје и хризантеме, представљају значајан сегмент хортикултуре. Прва успешна примена CRISPR/Cas9 технологије код украсних биљака остварена је на легуминози *Lotus japonicus*, која је коришћена као модел-организам за функционалну анализу гена. Убрзо након тога, систем је успешно примењен и код економски значајних врста као што је *Chrysanthemum morifolium,* чиме је доказана ефикасност ове методе и код полиплоидних организама. Ипак, код неких врста, као што је *Lilium*, и даље постоје техничке препреке везане за трансформацију и регенерацију ткива, што ограничава њихову широку примену. У експерименталним истраживањима, чест избор је био ген PDS (phytoene desaturase), који се користи као визуелни маркер за процену ефикасности уређивања гена. Инактивација овог гена доводи до појаве лако уочљивих фенотипова, као што су албинизам и редукован раст, што омогућава брзу и поуздану валидацију CRISPR система у различитим генотиповима (табела 28).

Већ је споменуто да је као једно од најважнијих својстава, боја цвета предмет CRISPR-Cas9 технологије. У последње време, CRISPR/Cas9 методологија успешно се користи не само за модификацију боје неких цветова, него и за продужење трајања живота орхидеја и других биљака, али и за производњу ароме. Упркос добро признатој ефикасности CRISPR/Cas9 у поређењу са класичним техникама модификације, ова нова метода и даље захтева систем регенерације протопласта и оптимизоване системе трансформације који могу успешно применити CRISPR/Cas9 технологију. Да би се постигла жељена тамна боја цвета или плода, неопходно је акумулирати специфичну групу антоцијанина што је постигнуто код трансгених хризантема модификованих помоћу CRISPR/Cas9 система.

Табела 28: Успешност примене **CRISPR/Cas9** код неких украсних хортикултурних врста

Орнаментална врста	Циљна особина	Успех примене CRISPR-Cas9 технологије и статус
Хризантема	Боја цвета и флуоресценција	Успешна измена нијанси; утишавање гена за флуоресцентне протеине
Петунија	Боја цвета; Самобесплодност	Добијени албино мутанти; успешно превазилажење препрека у самооплодњи
Орхидеје	*PDS, CCD* (Боја и развој)	Висока ефикасност мутагенезе; изазов остаје ниска регенерација *in vitro*
Гербер	Биосинтеза антоцијанина (*CHS, F3H*)	Успешне мутације у биохемијском путу; фаза истраживања регенерације
Ружа	Трње, боја, синтеза етилена	Први успешни покушаји уклањања трња и продужења трајашности резаног цвета; ниска ефикасност регенерације

Liu et al. (2024) истичу велики потенцијал који технологија CRISPR/Cas9 има за револуционисање селекције украсних биљака. Иако је ова технологија већ постигла значајне резултате у пољопривредној производњи, њена примена у орнаменталном сектору тек добија на замаху. Разлог лежи у томе што се код украсних врста често тежи унапређењу особина као што су боја цвета, облик и величина латица, мирис или дужина цветања, које немају директан утицај на принос већ на естетску и комерцијалну вредност. За успешну примену CRISPR/Cas9 у украсним врстама потребно даљи развој ефикасних метода трансформације и протокола за регенерацију биљака, што често представља ограничење у не-моделским врстама. Такође, због релативно ниске комерцијалне вредности појединачних украсних култура у поређењу са житарицама или индустријским културама, приватни сектор слабије улаже у развој ових скупих технологија, што успорава њихову широку примену.

Прецизност изнад биолошких препрека

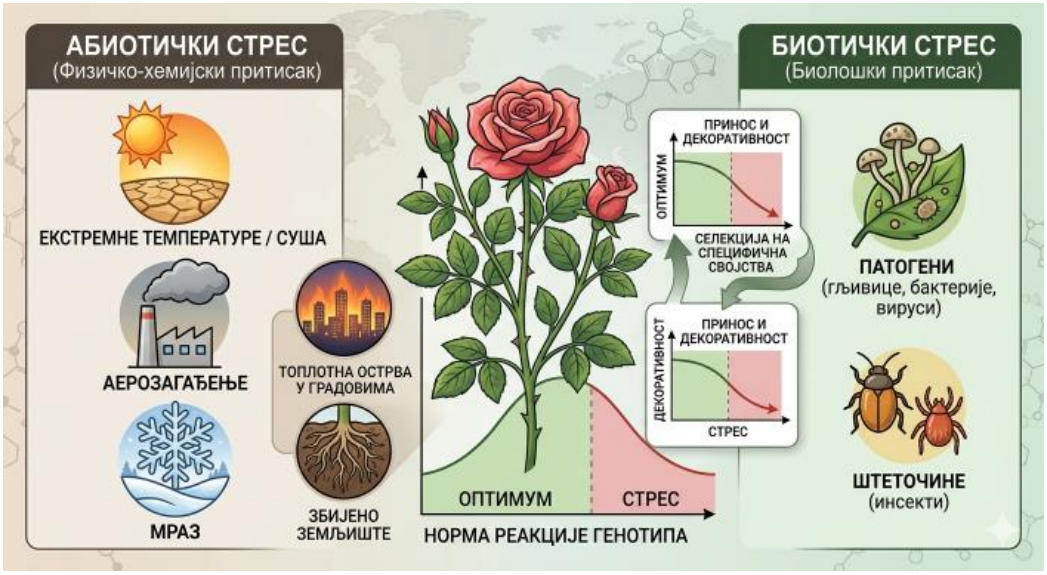
Хортикултурне врсте обухватају широк спектар биљака – воћне, повртарске, украсне и ароматичне – које поседују специфичне особине од значаја за тржиште и потрошаче. Многе од ових врста су полиплоидне, размножавају се вегетативно, а особине као што су укус, мирис, боја и нутритивна вредност често су сложено наслеђене, што отежава њихову класичну селекцију. Ове специфичности представљају значајне изазове у примени конвенционалних метода оплемењивања, посебно када је циљ побољшање више повезаних особина без губитка већ постојећих пожељних карактеристика. Управо ту се технологија CRISPR/Cas9 показује као изузетно вредан алат, јер омогућава прецизно уређивање појединачних гена или регулаторних елемената, уз минималне нежељене ефекте на остатак генома. Оваква прецизност отвара нове могућности за унапређење хортикултурних врста на начин који до сада није био могућ класичним приступима.

Селекција на специфична својства

Савремена пољопривредна и хортикултурна производња суочавају се са све већим притиском климатских промена и деградације ресурса. Док је традиционално оплемењивање примарно било фокусирано на максимизацију квантитативних својстава попут приноса и висине стабла, данас се фокус помера ка селекцији на специфична својства. Овај приступ подразумева усмерено стварање генотипова који поседују специфичне механизме адаптације на неповољне чиниоце спољашње средине. Сваки генотип поседује одређену норму реакције, опсег у којем може испољити свој фенотипски потенцијал. Када еколошки услови изађу из оптималних оквира, биљка ступа у стање стреса, који се дефинише као свако одступање од оптималних услова које резултира смањењем раста, репродуктивног потенцијала или декоративне вредности. Док је традиционално оплемењивање тежило ка максималном фенотипском изражају у идеалним условима, савремена селекција тражи пластичност, односно способност генотипа да одржи функционалност чак и када се крива еколошких фактора помери ка својим екстремима. Селекција на специфична својства у овом контексту обухвата два комплементарна правца:

- Оплемењивање на отпорност према ***биотичком*** стресу, где је фокус на генетички детерминисаној способности биљке да спречи или ограничи штетни утицај живих организама, пре свега патогена (вируса, бактерија, гљивица) и штеточина.
- Оплемењивање на толерантност према ***абиотичком*** стресу, што подразумева способност биљке да преживи и остане продуктивна у условима неповољних физичко-хемијских фактора, као што су екстремне температуре, суша, висок салинитет или дефицит хранљивих материја.

Разумевање ових специфичних својстава није битно само за пољопривреду, већ је од критичног значаја за урбану хортикултуру и пејзажну архитектуру, где биљке у градовима готово константно живе у стању стреса под утицајем „топлотних острва“, збијеног земљишта, аерозагађења и слично (слика 80). Стварањем сорти са специфичном отпорношћу, обезбеђује се не само принос, већ и дуготрајност и функционалност зелених простора у променљивом окружењу.



Слика 80: Шема мултидимензионалног притиска спољашње средине на хортикултурне врсте у савременом екосистему (*фото: Љубојевић, М.*)

Оплемењивање биљака на отпорност према биотичком стресу

У доба органске и интегралне пољопривредне производње и развијене еколошке свести, оплемењивање биљака на већи принос, квалитетнији плод или декоративнији цвет постаје бесмислено уколико се у новостворeним сортама и варијететима не налазе гени за отпорност или толерантност на водеће проузроковаче болести и штеточине. У протеклим деценијама фокус је био на приноснијим сортама које ће растућој људској популацији обезбедити довољно хране. У тој трци човеков циљ био је постићи максималан принос по јединици површине – биолошку ефикасност искоришћавања доступних ресурса. Међутим, максималан принос ни код једне пољопривредне врсте нити сорте није постигнут и разликује се од генетички предодређеног потенцијалног приноса. Потенцијални принос се дефинише као принос постигнут када је сорта гајена без ограничења спољашне средине, односно у одсуству било каквог биотичког и абиотичког стреса (Evans and Fisher, 1999). Највећи раскорак између постигнутог и потенцијалног приноса долази управо услед деловања разних биотичких и абиотичких стресних фактора. Док је оплемењивао биљке на принос и квалитет, човек је запостављао особине које су у природи врстама омогућиле вишевековни опстанак – отпорност и толерантност на болести и штеточине. Кроз еволуцију опстајале су врсте и таксони који су поседовали толерантност или отпорност на стресне факторе, а изумирали они које нису успевали да се адаптирају на присуство патогена и штеточина. Под утицајем генофонда и услова спољашње средине, варира и способност популације да адаптира на патогене. Кроз историју постоје примери готово стопостотних регионалних губитака у пољопривредној производњи услед напада појединих болести и инсеката. Један од најпознатијих губитака представљала је криза названа „Велика глад“ која је погодила читаву Европу, али су највише страдале Енглеска и Ирска. Велика глад је историјско доба несташице хране у периоду од 1845. до 1849. године. Главни узрок несташице је била зараза кромпира, тада примарног у ирској исхрани, услед напада пламењаче кромпира - *Phytophthora infestans*. Тачан број жртава се не зна, али се претпоставља да је од глади умрло од пола до милион људи до 1851 године. Сматра се да се, као последица глади, до два милиона људи иселило из Ирске, углавном у САД, Велику Британију, Канаду и Аустралију. Други опште познат пример велике економске катастрофе представљала је епидемија пламењаче кукуруза, 70тих година прошлог века, када су произвођачи доживели огромне губитке услед осетљивости кукуруза на *Helminthosporium maydis*. Слични, мада у јавности мање експонирани, драматични губици у хортикултури забележени су током епидемије холандске болести бреста (*Ophiostoma ulmi*), која је десетковала урбане дрвореде широм Европе и Северне Америке, као и у случају појаве вируса шарке шљиве (*Plum pox virus*), који је трајно изменио структуру воћарске производње у југоисточној Европи. Наиме, холандска болест бреста је средином 20. века изазвала је једну од највећих еколошких трагедија у урбаној хортикултури. Само у Великој Британији угинуло је преко 25 милиона стабала бреста, што је трајно изменило пејзаж градова и паркова. Ово је натерало селекционаре да деценијама траже отпорне хибриде (попут серије ‘Resista’), што је данас основа модерног планирања зеленила, а о којој ће у наредним поглављима бити више речи. Са друге стране, у нашој регији, појава вируса шарке шљиве довела је до скоро потпуног нестанка аутохтоне сорте пожегача из комерцијалне производње. Овај случај најбоље илуструје како биотички стрес може да уништи читав један привредни сектор ако се на време не крене у оплемењивање на отпорност.

Ипак, један од најстаријих и најозбиљнијих изазова остаје бактериозна пламењача, коју изазива бактерија *Erwinia amylovora*. Ово је кључна патогена врста за

јабуку, крушку, али и за декоративне родове попут дуњарице (*Cotoneaster*) и ватреног трна (*Pyracantha*). Први пут је забележена крајем 18. века у долини реке Хадсон у Њујорку. Сматра се да је ова болест аутохтона за Северну Америку, где се првобитно појављивала на дивљим врстама попут дивље јабуке, глога и јаребике, да би се касније проширила на гајене сорте које су садили први досељеници. Како су се колонизатори кретали ка западу, тако се ширила и бактериозна пламењача, која је до почетка 20. века постала озбиљна претња производњи јабуке и крушке широм континента. Данас је познато да ова бактерија има изузетно широк спектар домаћина, нападајући готово све значајне врсте из породице ружа (*Rosaceae*).

Оплемењивање на отпорност је стална „трка“ човека са паразитима која за циљ има да крајњи продукт одржи на економски прихватљивом нивоу. Зашто је оплемењивање на отпорност толико специфично у односу на друге карактеристике? Док у формирању других карактеристика учествују генотип биљке, спољашња средина и њихова интеракција, овде се ради о још једном живом организму, такође изложеном спољашњој средини, интеракцији са истом, али и још важнијој интеракцији са биљком. Дакле, ради се о два организма, са својим независним наследним основама, који живе заједно али у сталној компетенцији за простор и хранива у циљу обезбеђивања потомства. Како би иза себе оставили потомство (споре код микроорганизама или јајашца код инсеката) патогени и инсекти најчешће окупирају лисну површину, ограничавајући тако већину физиолошких процеса код биљака – фотосинтезу, дисање и транспирацију. Са практичног становишта присуство патогена нарушава функционалност и декоративност (спољашњи изглед биљке), те је њихово присуство и развој са становишта хортикултуре и пејзажне архитектуре неприхватљиво. И док је у хортикултурној производњи могуће редовно примењивати хемијску заштиту и испоштовати каренце, зеленило у пејзажној архитектури захтева пуно сложенији приступ. Здрава и функционална зелена површина је више резултат правилног одабира материјала и превентиве, него третирања пестицидима. Зелене површине су дуговечне површине најчешће јавног карактера, доступне свима и у свако доба, подигнуте од стране човека и зарад задовољења његових потреба. Самим тим је употреба пестицида код вишегодишњих дрвенастих врста веома ограничена и специфична. Прва препрека је физичка неприступачност круна вишедеценијских стабала, док је у градским и густо насељеним срединама примена класичних хемијских третмана (прскања) често потпуно недопустива из здравствених и безбедносних разлога. Иако су развијене савремене технике ендотерапије, односно директног убризгавања (инјектирања) пестицида у спроводна ткива дебла (Doccola and Wild, 2012; Berger and Laurent, 2019), овим је решен само технички проблем апликације. Међутим, проблем резидуа пестицида, њиховог потенцијалног гомилања у земљишту преко опалог лишћа и продирања у водотокове и даље остаје отворен. Управо због ових еколошких и токсиколошких ограничења, оплемењивање на отпорност остаје најрационалнији и најодрживији приступ решавању проблема биотичког стреса у хортикултури.

Оплемењивање на отпорност има два важна аспекта – економски и еколошки. **Економски** апект се огледа у виду стабилних приноса, квалитета крајњег производа и декоративности, јефтиније производње и веће хранидбене вредности, док се **еколошки** апект испољава кроз чистију животну средину.

У биотичке факторе који наносе штету гајеним биљкама спадају болести – гљивице, бактерије и вируси, штеточине – инсекти и али и нежељене биљке – корови. Током еволуције ових организама успостављен је однос **коегзистенције**, међусобног компромисног заједничког живота, где опстанак ни једног није угрожен, а штете су прихватљиве. Коегзистенција је однос који одговара и биљци и паразиту, јер уколико

би еволуција паразита ишла у правцу уништавања биљке домаћина, он више не би имао на чему да расте и да се развија, док би биљка потпуном елиминацијом датог патогена ослободила пут инокулацији неког другог патогена, расе или соја. Међутим, ма колико синхронизовано биљка и патоген опстају кроз еволуцију, човек је развојем пољопривреде тај однос трајно нарушио. Компромис у ком биљка толерише патогена на уштрб приноса, квалитета и декоративности за човека је сасвим неприхватљив и ту почиње бескрајна трка човека са природом. Савремена производња на великим површинама, често је униформна и роботизована, високо интензивна, што погодује развоју бројних патогена и штеточина у великим размерама. У циљу предупређења епидемије или сузбијања када већ настане користи се неколико метода, свака са својим предностима и недостацима – хемијска контрола паразита, биолошка контрола паразита (природни предатори), агротехничке мере (плодоред), конвенционално оплемењивање на отпорност и савремене биотехнолошке методе (Bt сорте кукуруза). На зеленим површинама велики значај има управо превентивно деловање у циљу спречавања настанка и ширења инфекције. Превелика и премала количина воде, прениске или превисоке температуре могу стресно деловати на биљку и омогућити да се инфекција лакше и брже прошири. Оштећења надземних делова или кореновог система могу представљати улаз за инфекцију, против које би се неоштећена биљка борила неким од механизама пасивне отпорности. Из тог разлога је редовно уклањање оштећених делова и заштита рана воском јако важна мера на зеленим површинама. Веома је важно и добро проветравање зеленог склопа како се вода на листовима не би дуже задржавала. Ово се постиже правилним размацима приликом садње и наводњавањем директно у подлогу (супстрат) уместо преко листа. Ове мере могу драстично смањити почетни инокулум. Предмет даљег разматрања биће само оплемењивање на отпорност конвенционалним приступом, будући да остали начини не представљају манипулацију генетичким материјалом и методама – оплемењивање у правом смислу, него агротехнику и одржавање.

Отпорност биљке према патогенима

У биљном свету постоји велика разноврсност одбрамбених механизама, који спречавају нарушавање раста и развоја биљака у било ком смислу, од заузимања животног простора до директног настањивања биљке од стране патогена и храњења истом. Међутим, сви одбрамбени механизми се могу сврстати у три општа типа: **пасивна отпорност**, **активна отпорност** (урођене, наследне, специфичне отпорности) и **толерантност**.

Пасивна отпорност

Пасивна отпорност је отпорност која постоји независно од присуства патогена, а подразумева физичке (анатомске и морфолошке), хемијске (присуство биохемисјки активних материја) и/или биолошке – „временске“ – баријере (неподударност фаза развоја биљке и патогена). Практично се пасивна отпорност може поделити на отпорност према продирању паразита (физичко-морфолошка спољашња заштита биљака) и пасивну отпорност према ширењу паразита у биљци (хистолошка и хемијска заштита). Физичке – морфолошке баријере су прве на које патоген наилази и најчешће се манифестују у виду јаке кутикуле, воштане превлаке, маљавости, специфичне грађе епидермиса, перидермиса, стома, лентицела и ћелијских зидова, те потпуно онемогућавају продор патогена. Патогени продукују низ ензима који разграђују кутин, што је од пресудног значаја за успешан продор патогена у биљно

ткиво, међутим развијена вишеслојна кутикула и присуство секундарног ћелијског зида заустављају даљи продор. Воштана превлака потпуно онемогућава инфекцију, обзиром да већина патогена за настањивање и размножавање захтева присуство воде на листу, а она се не задржава него са листа врло брзо након влажења склизне. У одсуству кутикуле и воштане превлаке поједине врсте могу имати специфичну грађу епидермиса у виду већег садржаја целулозе и хемицелулозе у ћелијским зидовима, за чију разградњу патогени не синтетишу довољно ензима. Маљавост продужава пут клицама паразитних гљива и тако спречава да стигну до лиске, док на сличан начин векторима болести – инсектима онемогућава да рилицама стигну до лисне површине или другог места продора и изврше инфекцију. Специфична величина и грађа стоминих отвора и лентицела такође може утицати на немогућност патогена да изврши инфекцију. Један вид морфолошке пасивне отпорности је и вертикална оријентација листова, под врло оштрим углом, што попут воштане превлаке онемогућава задржавање воде на листовима. Селекцијом већ на ова фенотипска својства може се утицати на смањење појаве и ширења инфекције и тако знатно смањити улагања у хортикултурну производњу или унапредити заштита животне средине ако се ради о врстама зелених површина. Код ружа пасивна отпорност се огледа у виду сјајних листова са воштаном превлаком, а селекција на овај вид отпорности има значаја и због истовремене селекције на дуготрајнији и декоративнији лист, али и на отпорност према ваздушној суши. Ово је значајно у светлу климатских промена и употребе ружа у урбаним срединама где је овакав стрес нарочито изражен. Са становишта тржишта, нове селекције отварају могућност произвођачима за отварање и освајање тржишта блиског истока и арапских земаља, који последњих година бележе пораст потражње за овом биљном врстом.

Следећи ниво представљају анатомске (хистолошке) и хемијске баријере, које спречавају ширење патогена уколико је дошло до његовог продирања у ткиво. Хистолошке баријере генерално могу бити у виду суберизираних или лигнификованих ткива, док су хемијске пуно разноврсније и специфичне за род или врсту. Биљке синтетишу разне секундарне метаболите који имају антимикробно дејство – фенолна једињења, алкалоиде, танине, етерична уља, сапонине и друге. Дуго се сматрало да ова једињења, названа **фитоалексини**, настају искључиво као одговор на напад болести и штеточина. Међутим, утврђено је да биљке у већој или мањој мери синтетишу секундарне метаболите без обзира на присуство патогена, те се указала потреба за класификацијом ових једињења у односу на то како су настала. Тако антимикробна једињења названа фитоалексини, означавају секундарне метаболите мале молекулске тежине синтетисане као одговор на инфекцију, док фитоантиципини представљају конститутивна једињења такође мале молекулске масе, специфична за биљку која их производи. Иако фитоантиципини постоје у здравим биљкама независно од напада патогена, уколико до инфекције дође, њихова синтеза се врло брзо може појачати или се једињења могу активирати из неактивне форме, у складу са јачином инфекције. Тако сапонини представљају фитоантиципине који дезинтегришу мембране код осетљивих патогена, а налазе се ускладиштени у неактивној форми у ћелијским вакуолама и брзо се активирају након напада патогена. Први доказ фитоантиципина 1955. године било је присуство фенолних једињења – катехола и протокатехинске киселине у спољашњим овојницама луковице лука који штите од напада гљивичног обољења *Colletotrichum circinans*. Присуство антиципина доказано је и код дендролошких (воћних и орнаменталних) и цветних врста од значаја у хортикултури и пејзажној архитектури. Тако је флаванон сакуретин карактеристичан за црну рибизлу (*Ribes nigrum*) одговоран за пасивну отпорност према економски врло важној гљивичној болести *Botrytis cinerea*, док је наринги из

исте групе једињења карактеристичан за *Citrus aurantium* извор отпорности према *Penicillium digitatum*. Интересантно је споменути да је у нашим истраживањима код белог, црног и црвеног дуда са територије Војводине, утврђено присуство нарингина, али и горе поменуте протокатехинске киселине нарочито код генотипова црне боје плода. Други важни фитоантиципини код воћних врста су алкохолна једињења у кори авокада (*Persea americana*) одговорна за отпорност према *Colletotrichum gloeosporioides*, затим сапонини из банане (*Musa acuminata* cv. Grande Naine) prema *Mycosphaerella fijiensis* и фенолна једињења тиросол, катехин и олеуропеин код маслине (*Olea europea)* према *Phytophtora sp.* Код орнаменталних врста *Tulipa gesneriana, Pinus radicata* и *Glycosmis cyanocarpa* утврђени су фитоантиципини одговорни за пасивну отпорност према економски значајним гљивичним болестима *Fusarium oxysporum, Dothistroma pini* и *Cladosporium cladosporioides*. Селекцијом на већи садржај фитоантиципина, код хортикултурног биља може се врши у исто време селекција и на вишеструка врло важна својства. Поједини фитоантиципини, као што су феноли, антоцијанини, танини и етерична уља, поред директне користи у виду медикамената и дијететских суплемената од значаја у исхрани и нези човека, могу играти и важну фито-санитарну улогу на зеленим површинама и урбаним срединама. Познато је да етерична уља на пример бројних четинара погодују здрављу човека, пречишћавајући ваздух и обогаћујући га мирисним материјама. Са санитарног аспекта, ове материје делују као природни антисептици ваздуха. Осим тога, за разлику од многих лишћара, црни бор задржава своју фитосанитарну функцију током целе године. Његова изражена воштана превлака на четинама не само да спречава губитак воде (абиотички стрес), већ онемогућава задржавање спора патогена, док висок садржај танина у кори онемогућава продор поткорњака. Тако врсте и генотипови са синтетисаним фитоантиципинима редукују примену хемијских заштитних средстава, чувају екосредину и испуњавају главне функције на зеленим површинама − декоративну и санитарну.

Специфичан вид пасивне отпорности представља „избегавање“ патогена од стране биљке, различитим циклусом развића, односно временским неподударањем фаза развоја биљке и фазе инфективности патогена. Болести се најинтензивније развијају током кишних пролећних периода, те је одлагање листања и цветања ка позном пролећу једна од стратегија пасивне отпорности биљака. Тако поједине сорте јабука цветају касније током вегетације, када патогени нису у инфективној фази. Селекцијом и оплемењивањем на ово својство, у нашим условима се у исто време врши оплемењивање на условно речено отпорност према позним пролећним мразевима, који наносе велике штете хортикултурној и воћарској производњи.

Иако са тренутног аспекта различити типови пасивне отпорности постоје у биљкама независно од присуства патогена, није искључена могућност да су сви они настали еволутивно као највиши вид адаптације, индуковани активним одговором на пређашње нападе патогена. Оно што сада делује као пасивна, независна отпорност заправо би могла бити последица некада активне отпорности и највише адаптивности трајно записане у генима. Међутим, током адаптације и патогени су развили механизме за превазилажење дејства фитоантиципина. Патогени, нарочито фитопатогене гљиве развиле су ензиматске механизме за разградњу секундарних метаболита који биљкама служе за одбрану. Ово указује да секундарни метаболити биљке, који су првобитно служили као токсична баријера, за адаптираног патогена постају само још једна препрека коју он успешно савладава лучењем детоксикационих ензима. Управо ова способност патогена да превазиђе пасивну одбрану приморала је биљке да развију далеко сложенији систем – активну отпорност.

Однос патогена према биљци домаћину

Паразитизам подразумева способност патогеног организма да користи биљку домаћина у сврху своје исхране. То значи способност паразита да лоцира биљку и орган за своје настањивање. Инсекти ово врше помоћу бројних сензорских перцепција (мноштва рецептора), док је код микроорганизама ситуација сложенија. На пример хифе (клице) ендомикоризних гљива користе морфолошке трагове – рељеф листа – како би пронашле стому и извршиле продор у ткиво листа. Једна од стратегија је и „заобилажење", превазилажење и елиминација одбрамбених механизама биљке. Раније је споменута способност патогена да превазиђе дејства фитоантиципина, развојем ензиматских механизама за разградњу ових секундарних метаболита, које биљка синтетише у сврху одбране. Један вид превазилажења отпорности јесте анестезирање ћелије у којој ће се извршити продор, како би се спречила хиперсензитивна реакција биљке домаћина и омогућила инфекција. Начин превазилажења отпорности засноване на продукцији токсина подразумева поменуто разлагање токсина од стране патогена. Прилагодљивост патогена на одбрамбене механизме биљке јако варира у времену и простору. Према спектру биљака које нападају патогени могу бити космополитске или специјализоване врсте. Космополитске врсте нападају, инфицирају велики број биљака домаћина. Типичан пример је земљишна гљива *Sclerotinia sclerotiorum* која инфицира преко 64 фамилије (голосеменице, скривеносеменице – монокотиле, дикотиле). Када овакве врсте промене домаћина, јављају се потешкоће у развоју и преживљавању патогена али већ потомство успева да без проблема изврши инфекцију. Насупрот космополитским врстама „специјализовани" микроорганизми и инсекти нападају обично једну или мали број врста – монофаги или полифаги. *Phytophthora infestans* је полифагна врста специјализована за фамилију *Solanaceae* – укључујући петуније, док је *Puccinia arachidis* монофагна врста специјализована за кикирики. Зашто неки патогени радије настањују само једну или неколико уместо велики број врста? Паразити специјализовани само за једну врсту имају бољу адаптабилну способност те на бројне начине превазиђу одбрамбене механизме домаћина и та способност расте из генерације у генерацију. Полифаги не превазилазе активно ове баријере, него су флексибилнији при избору домаћина. Услед специјализације у оквиру врсте патогена могу се разликовати расе према домаћину ког инфицирају. Генотипови патогена који настањују исту сорту, култивар, представљају физиолошку расу патогена.

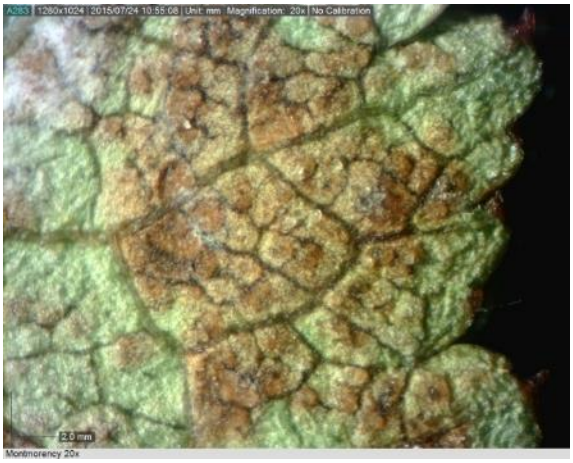
Активна отпорност

Активна (генетичка, права) отпорност подразумева укључивање механизама одбране након што је до инфекције дошло. Одбрамбени механизми могу бити усмерени директно против патогена – антиинфекцијски, или против продуката његовог метаболизма – антитоксични. Како је активна отпорност генетичка отпорност, она подразумева препознавање патогена, сигнализирање и синтезу продуката за одбрану од патогена. Овај тип отпорности заправо представља хиперсензитивну реакцију, односно највиши вид осетљивости. Хиперсензитивност омогућава брзу активацију унутрашњих генетичких механизама и стварање секундарних метаболита (полифенола, сапонина, танина, алкалоида) који трајно заустављају даље ширења патогена у биљци. Приликом ове реакције долази до физиолошких промена у ткивима, лигнификације и синтезе активних материја фитоалексина. Током хиперсензитивне реакције долази до локализоване одбрамбене реакције инфициране и најближих околних ћелија, синтезе токсина и одумирања

ћелија како би се ширење патогена спречило (слика 81). Тако су штете по биљку минималне будући да страдају само ћелије непосредно до места инфекције. За производњу украсног биља овај вид отпорности такође носи најмање штете и губитке, будући да не долази до ширења болести, опадања листова или вењења биљака, те фенофазе теку нормално, а крајњи пораст и приноси су нормални. Међутим, естетске штете могу варирати у зависности од интензитета напада патогена будући да трагови на лисној површини јесу веома мали, некада чак и микроскопски, али њихова бројност може бити велика и нарушити изглед потпуно (слика 82).



Слика 81: Хиперсензитивна реакција отпорне индивидуе (*фото: Љубојевић, М.*)



Слика 82: Одсуство реакције код осетљиве индивидуе (*фото: Љубојевић, М.*)

Приликом препознавања патогена долази до активације елицитора (материја које подстичу одбрану ћелије – гликопротеини, угљени хидрати, масне киселине, пептиди, ензими), за које је утврђено да повећавају ниво калцијума у цитоплазми. Третман протопласти шаргарепе гљивичним елициторима, резултирало је повећањем $[Ca^{2+}]_{cyt}$ док се протопласт першуна третирана елициторима, добијених из *Phytophtora sojae*, такође се одликује повећаним садржајем калцијума. Flego et al. (1997) су показали корелацију између повећања концентрације калцијума у биљкама и повећања отпорности на бактеријског патогена *Erwinia carotovora*. Након препознавања патогена долази до програмиране смрти ћелије путем апоптозе. Апоптоза је појава код биљака и животиња, када ћелија сама себе разграђује. Апоптоза укључује скупљање ћелије, појаву неравнина на мембрани, отицање садржаја (капање, сузење) и кондензацију језгра. У раним фазама ове реакције стварају се облици активног кисеоника, који даље стимулишу брз уплив Ca^{2+} на место инфекције. Калцијум као секундарни гласник покреће хиперсензитивну реакцију али и као градивни елемент учествује у ојачавању ћелијске мембране. Тако је поред отпорности, за биљку веома важно да је добро исхрањена и витална, те се агротехничким мерама може значајно унапредити брзина и стабилност одговора биљке на инфекцију. Још један вид активне отпорности јесте поменуто ојачавање мембрана након појаве инфекције (анатомска отпорност) приликом чега долази до задебљавања ћелијског зида.

Генетички механизми активне отпорности на патогене

Постоје два различита генетичка механизма која регулишу отпорност према паразитима – **моногенска** отпорност регулисана само једним доминантним геном потпуног ефекта и **полигенска** регулисана од стране више гена са слабим појединачним али јаким кумулативним (адитивним) ефектом.

Моногенска отпорност се назива **вертикална** отпорност, а заснована је на теорији ген−за−ген коју је још давне 1942. године поставио Харолд Хенри Флор, испитујући истовремено и биљку домаћина и патогена. Према овој теорији генетички фактори оба организма учествују у успешном испољавању отпорности биљке. Уколико биљка поседује доминантни ген за отпорност, услед одбрамбених механизама патоген неће бити у стању да произведе материје одговорне за инфекцију. У том случају настају авирулентни продукти кодирани доминантним геном паразита, у овом случају авирулентног. Основа вертикалне отпорности је дакле препознавање две компоненте, два специфична гена домаћина (генотипа) и одређене расе патогена (патотипа). Након препознавања следи низ раније споменутих физиолошких реакција, накупљање токсина и програмирана смрт ћелије − хиперсензитивна реакција. Поред хиперсензитивне реакције вертикална отпорност може да се појави у виду потпуног имунитета, где за разлику од хиперсензитивне реакције уопште не долази до инфекције јер патоген није у стању да изврши било какав продор у биљно ткиво. Вертикална отпорност је специфична отпорност, што значи да је биљка домаћин отпорна према неким расама, а потпуно неотпорна према другим расама патогена. Самим тим се може закључити да вертикална отпорност није трајна. Примери вертикалне отпорности код хортикултурног биља су бројни. Тако је код хризантеме *Ph* ген одговоран за отпорност према *Puccinia horiana* (De Jong and Rademaker, 1986). *Ph* ген делује доминантно и *Ph*- генотипови су отпорни, док *phph* представљају осетљиве генотипове према *P. horiana.* Код ружа су утврђени доминантни гени за две економски најважније болести − црну пегавост листа (*Diplocarpon rosae* Wolf.) и пепелницу (*Podosphaera pannosa* var. *rosae*) које причињавају значајне штете на отвореном пољу, али и у заштићеном простору. Генотипови који имају доминантне гене *Rpp1* и *Rdp1* представљају отпорне индивидуе. Оба обољења проузрокују симптоме на листу смањујући фотосинтетску активност, што за последицу има низ директних и индиректних последица и крајњи резултат у виду смањене декоративности, приноса и садржаја биоактивних материја. Још тридесетих година прошлог века утврђена је вертикална отпорност према палежи клијанаца (*Fusarium oxysporum*) код лепе кате – *Callistephus chinensis* и моногенска вертикална отпорност код зевалица (*Anthirrinum*) према рђи – *Puccinia antirrhini*.

Оплемењивање на вертикалну отпорност код хортикултурног биља је отежано чињеницом да колико год је широк диверзитет хортикултурног биља, генетички фонд патогена је варијабилнији у простору и променљивији у времену (однос патотип > генотип је увек у корист патогена). Код једне од најпрофитабилнијих врста у свету *Impatiens walleriana* само је неколико гена за отпорност идентификовано унутар врста веома бројног рода *Impatiens* (Uchneat, 2006). Друго ограничење лежи у чињеници да је вертикална отпорност често доступна само у виду дивљих сродника, са различитим бројем хромозома и нивоима плоидије, што знатно продужава и отежава оплемењивачки процес (код цикламе, руже, циније, хризантеме). Са становишта оплемењивача вертикална отпорност је пожељнија, с обзиром на јак ефекат и сигурност наслеђивања, али поред интрогресије овог позитивног својства, генофонд дивљих сродника често драстично „поквари“ (умањи, наруши) економски и естетски најбитније особине хортикултурног биља. Услед оваквог резултата рекомбинације

својстава гајене биљке и дивљег сродника, неопходно је вишеструко повратно укрштање, које захтева пуно времена и простора, а не може се са сигурношћу очекивати потпуни успех.

Вертикална отпорност може имати значајне епидемиолошке последице појавом нових раса – раније присутних али потиснутих или новонасталих мутацијама. Наиме, сорта отпорна према превалентним расама врши селекциони притисак на те расе и њихова фреквенција се у популацији смањује, у неким случајевима чак до безначајних размера. Тако се отвара пут расама које су раније биле процентуално веома мало заступљене (потиснуте превалетном расом) и оне почињу да се све више шире. Будући да сорта не поседује отпорност према овим расама, долази до инфекције. Са друге стране, отпорност се може „изгубити“ услед појаве потпуно нових раса патогена (мутацијама), које раније нису постојале у популацији. Без обзира на начин како су настале, нове расе постају превалентне и вирулентне према биљци, а биљка неотпорна. Интернационализација тржишта и интродукција хортикултурног биља у нове регионе такође представља један од разлога „губљења“ отпорности приликом суочавања биљке домаћина са расама патогена које нису постојале у региону порекла. Решење очувања ефикасности вертикалне отпорности лежи у пирамидизацији гена, односно инкорпорацији (кумулацији) више различитих гена за отпорност према расама патогена у једном генотипу (Brown, 1995; Braun et al, 1996). Шанса да патоген мутацијама може истовремено превазилазити неколико различитих отпорности је веома мала, јер је популација патогена под јачим селекционим притиском. Док се пирамидизација заснива на инкорпорацији различитих гена за отпорност према одговарајућим расама, друга стратегија се заснива на ширењу (дисперзији) гена кроз развијање вишетруких линија или сортних мешавина. Вишеструке линије представљају мешавину генетички униформних – чистих линија једне сорте, које се међусобно разликују само у гену за отпорност према специфичној раси патогена (Browning and Frey 1969). Wolfe (1985) дефинише сортне мешавине као „мешавину сорти које се разликују у већем броју особина укључујући и отпорност на болести, али имају довољно сличности да би се гајиле заједно“. Иако вишеструке линије и мешавине стабилизују принос и редукују инфекцију и примену хемијских средстава, ове мере нису биле револуционарне као што се очекивало. У самој производњи проблеме приликом извођења агротехничких мера и бербе праве разлике у висини биљака, различита архитектура, различито време зрења и слично. Са друге стране највећи део како произведене хране, тако и хортикултурних производа пласира се преко великих трговинских ланаца, који захтевају високу униформност производа по квалитету, боји, облику, мирису и слично, што се тешко постиже када се производња заснива на различитим сортама.

За садни материјал који се користи на зеленим површинама – већим парковским или мањим окућницама, било који вид отпорности и мешавине имају велике предности. Док је у великим производним системима неопходно постићи униформност, у озелењавању већу предност има разнолик садни материјал како по изгледу, тако и у времену цветања и плодоношења. Развученим периодом цветања и плодоношења постиже се декоративнија и ефектнија зелена површина на којој је увек неки део зеленила у фенофази која оплемењује простор, поседујући у исто време гене за отпорност који додатно обезбеђују да декоративност не буде нарушена. Класичан пример ове динамике је декоративна јабука *Malus floribunda* 821. Она је у оплемењивање увела чувени V*f* ген, који је деценијама пружао потпуну (вертикалну) отпорност на чађаву краставост јабуке (*Venturia inaequalis*). Захваљујући овом гену, створене су бројне сорте јабука које су биле имуне, редукујући употребу фунгицида. Међутим, превелика ослоњеност на само један извор отпорности довела је до

предвидивог еволуционог сценарија. Појавом нових раса патогена (попут расе 6 и 7), вертикална отпорност базирана на V*f* гену је у многим деловима света „пробијена“. Зато је уместо форсирања једног „супер-гена“, увек боље већу сигурност тражити у генетичком мозаику. Комбиновањем врста које носе различите механизме отпорности, стварају се засади и зелене површине које су еволуционо „непредвидиве“ за патогена, чиме се продуктивност и декоративност чува на дуге стазе.

Насупрот вертикалној отпорности, **хоризонтална** отпорност је заснована на већем броју минор гена слабог појединачног, али јаког кумулативног ефекта (полигенска отпорност). Прве претпоставке биле су да се хоризонтална отпорност не заснива на реакцији ген-за-ген те је неспецифична према патотипу, а сорта носилац је једнако отпорна према свим расама патогена (Van der Plank, 1969). У каснијим истраживањима Parlevliet and Zadoks (1977) доносе закључак да хоризонтална и вертикална отпорност не представљају два различита вида отпорности, него полигену и моногену (олигогену) отпорност на бази ген-за-ген односа. Савремена истраживања показују да није све црно-бело као што се сматрало, те да и потпуна вертикална отпорност има неколико типова, од којих су неке показале несаломиву дуготрајну отпорност, док су друге већ после кратког времена биле превазиђене од стране патогена (Poland et al., 2009). У савременој литератури поделу на вертикалну и хоризонталну отпорност заменила је подела на квалитативну и квантитативну (парцијалну, непотпуну), која је потврдила ставове да је основа реакције иста (ген-за-ген), само ефекат другачији. Са развојем молекуларних маркера утврђено је да би дутрајнија одрживост квалитативне отпорности могла бити у тесној интеракцији са квантитативном отпорношћу. Савремена схватања и методе као што је маркер помогнута селекција (МПС) доводе до лакшег мапирања гена за отпорност и њихову интеграцију у водеће врсте и сорте (Poland et al., 2009).

Ови процеси се јасно могу уочити у пракси, нарочито код украсног биља где се често бележе различити степени одбрамбеног одговора. Код мушкатле (*Pelargonium* × *hortorum*) се у борби против сиве плесни сусреће читав спектар реакција – од потпуне осетљивости до стабилне парцијалне отпорности. Сличан сценарио квантитативне отпорности на *Fusarium* документован је и код гладиоле и каранфила, док се код азијских хибрида љиљана, попут сорте „Connecticut King“, запажа софистицирана комбинована стратегија: док се према фузариозама испољава парцијална отпорност, према вирусу мозаика лале постоји потпуна, генетички фиксирана имуност. Посебан значај приписује се коришћењу дивљих сродника у циљу јачања отпорности кроз интерспецијску хибридизацију. Као пример срећу се хибридне циније из серије 'Profusion'. Настале укрштањем врста *Zinnia elegans* и *Zinnia angustifolia*, ове биљке поред естетских карактеристика и компактног раста поседују и изузетну хоризонталну отпорност на болести листа, што се сматра веома значајним за примену у урбаном озелењавању (Stimart and Boyle, 2006). У домену шумарства, комплексност генетичке борбе се јасно види на примеру белог бора. Вишегодишња истраживања у Канади усмерена на заштиту источног белог бора од рђе резултирала су стварањем хибрида са отпорнијим хималајским бором, уз прилагођавање хладнијој клими. Иако је код чистих јединки хималајског бора забележено страдање услед мраза, код њихових хибридних потомака (F1 и повратна укрштања) уочена је значајна способност адаптације. У подручјима са умеренијом климом, ови хибриди су након четири деценије чак надмашили матичну врсту по виталности, уз задржавање квалитета дрвета који представља средњу вредност родитељских врста. Овакви примери указују на то да се пут ка дуготрајној отпорности не проналази у једном гену, већ у пажљивом балансирању полигене основе и еколошке прилагођености јединке.

У пејзажној архитектури и орнаменталној хортикултури, где биљке треба да трају 50 или 100 година, хоризонтална отпорност је најбољи избор. Вертикална отпорност је одлична „прва помоћ“, али без хоризонталне отпорности, вишегодишњи засади су само полигон за развој нових раса патогена.

Да ли је пасивна одбрана заправо трајно уписана активна реакција?

Подела на пасивну и активну отпорност, иако методолошки корисна, може бити вештачка са еволуционе тачке гледишта. Постоји хипотеза да су многе данашње **конститутивне баријере** (нпр. изузетно дебела кутикула или присуство специфичних фенолних једињења) заправо резултат дуготрајног излагања патогенима кроз хиљаде генерација. Оно што је некада био **активни, индуковани одговор** појединих предака, показало се толико ефикасним да је кроз природну селекцију постало трајна, наследна особина врсте. У том смислу, пасивна отпорност није само „статична баријера”, већ **биолошки запис успешно преживелих напада из прошлости**. Може ли се претпоставити да је некада давно биљка лучила одређене феноле само кад је нападнута (активно), а онда када је схватила да је патоген стално ту, еволуција је те гене оставила „сталном укљученим”? Да, тако је оно што је било одговор на напад постало фиксна особина (пасивна отпорност), што је суштина еволуционе фитопатологије која разматра да ли је оно што данас видимо као „пасивни оклоп”, заправо скуп лекција из хиљада претходних битака.

Толерантност

У контексту заштите од патогена, толерантност је заправо способност биљке да издржи напад без значајног губитка приноса или виталности, иако је патоген присутан и нарушава њен раст и развој. За разлику од активне и пасивне отпорности, где биљка тежи да спречи улазак или развој патогена, толерантност представља специфичан одбрамбени концепт у којем биљка „прихвата“ присуство штетног организма, али минимализује последице његовог деловања. Код толерантних генотипова, иако долази до заразе или исхране патогена и инсеката, бильни метаболизам остаје довољно стабилан да спречи драстичан пад продуктивности или естетске вредности. Толерантност се мери кривом приноса. Код отпорних биљака принос је висок јер је зараза ниска, док је код толерантних принос висок иако је зараза висока.

Овај тип одбране се заснива на неколико кључних механизама:

- Регенеративна способност, односно брза обнова оштећених ткива.
- Компензациони раст, када биљка преусмерава хранљиве материје у неоштећене делове како би надокнадила губитак лисне масе или корена.
- Оптимизација фотосинтезе, приликом које се повећава интензитет фотосинтезе у преосталим здравим деловима листа како би се одржао несметан развој.
- Антиоксидативни капацитет, односно способност биљке да неутралише слободне радикале (ROS) које патоген изазива, чиме се спречава прерана некроза ткива.

- Промена у фенофазама – „пожуривањем” са развојем критичних органа (нпр. плода или цвета) пре него што популација патогена достигне деструктивни максимум.

Толерантност је изузетно значајна у оплемењивању јер за разлику од специфичне отпорности (вертикалне), она не врши снажан селекциони притисак на патогена. За разлику од вертикалне отпорности, толерантност не форсира еволуциону трку између биљке и патогена. Она је заправо израз биолошке ефикасности – биљка своју енергију не троши на скупе одбрамбене одговоре (попут хиперсензитивне реакције), већ на одржавање метаболизма. У савременом оплемењивању, толерантност се сматра „тихим савезником“ одрживе пољопривреде, јер омогућава стабилност производње у условима високих инфекционих притисака, без нарушавања еколошке равнотеже агресивним синтетичким третманима. Овај концепт суживота са стресом посебно је уочљив код орнаменталних врста које се користе у свакодневној пракси. Код ружа се, на пример, толерантност огледа у способности појединих сорти да, упркос благој појави пепелнице, задрже лисну масу, интензитет цветања и мирис, без потребе за спровођењем агресивне хемијске заштите. Надаље, храстови у градским парковима често побеле од пепелнице крајем лета. Њихове толерантне јединке не одбацују лист превремено, већ настављају фотосинтезу, чиме чувају енергију за наредну годину без драстичног успоравања прираста.

У урбаном пејзажном пројектовању, одабир толерантних генотипова је често оправданији од тражења апсолутне отпорности. Док отпорност тежи савршенству које је у природи тешко одрживо, толерантност омогућава еколошки стабилан и економски исплатив зелени систем који функционише уз минималне интервенције човека.

Отпорност према инсектима (штеточинама)

Селекција биљака на отпорност према инсектима није новијег датума, јер су инсекти за разлику од патогена видљиви и човек је ове опасности по пољопривредну производњу био свеснији од самих почетака доместификације биљака. Иако се сматра да је несвесно оплемењивање на отпорност почело пре 10 000 година, први писани подаци датирају из 18. и 19. века. Тако се још 1792. године наводи постојање генотипова пшенице отпорних према хесенској мушици (*Mayetiola destructor*). Веома значајан помак у контроли штеточина била је препорука Линдлија 1831. године (поглавље 1. ове књиге) да се садњом отпорних сорти јабуке Winter Majetin и Siberian Bittersweet избегне напад крваве ваши јабуке (*Eriosoma lanigerum*). Можда је један од најбољих историјских примера био напад филоксере (сушибубе) која је претила истребљењу винове лозе у читавој Европи, током друге половине 19. века, када је инсект случајно пренет из Северне Америке у Европу. Филоксера (*Dactylosphaera vitifoliae*) је оштећујући коренов систем биљака винове лозе и стварајући услове за даљу инфекцију од стране патогена, довела до пропадања скоро свих винограда на старом континету. Због филоксерне кризе, која је потресала виноградарство Европе, постојала је потреба, у развијеним виноградарским земљама, да се оно брзо обнови, будући да је на пример за 25 година уништена једна трећина винограда у Француској. Европски и амерички ентомолози радили су заједно на изналажењу рода и врсте унутар њега, која би имала коренов систем отпоран према филоксери, а квалитет плода као евро-азијска лоза. Решење је нађено у америчкој лози лошег квалитета плода, али кореновом систему толерантном на филоксеру, на који се калемила племенита лоза, врхунског квалитета плода. Коренов систем америчке лозе такође

напада филоксера, али не проузрокује велике повреде, те чокот несметано живи дуго година. Након овог периода се истраживања значајно интензивирају захваљујући истраживањима у области фундаменталне генетике и менделових закона.

Истраживања отпорности према инсектима могу се поделити на три кључна и међусобно контрастна периода – поменута базична истраживања пре II светског рата, занемаривање отпорности након II светског рата услед открића јаких инсектицида DDT-а и BHC-а и период после 1960. године када јача тренд смањења употребе инсектицида и на значају поново добија отпорност биљака на инсекте (de Morais and Pinheiro, 2012). Новом ером сматра се стварање трансгених биљака у које је отпорност унета савременим методама биотехнологије.

Оплемењивање биљака на отпорност према инсектима представља далеко сложенији изазов у односу на отпорност према патогенима, при чему се сам појам отпорности дефинише релативно. Док се реакција биљаке на патогене може јасно класификовати као имунитет или одређени степен отпорности, код ентомолошких изазова отпорност варира и мери се искључиво у односу на просек популације. Генотип се сматра отпорним уколико показује слабија оштећења од просека, средње отпорним ако су оштећења близу просека, док јача оштећења указују на осетљивост. Потпуни имунитет се констатује само у случајевима када инсект уопште не може проузроковати штету на датом генотипу. На комплексност овог процеса утичу специфичне биолошке карактеристике инсеката: њихов копнени начин живота, изражена фитофагност, активна мобилност (летење), као и високо развијена чула за перцепцију визуелних, звучних и хемијских сигнала из окружења. Висока репродуктивна способност и кратак животни циклус омогућавају инсектима брзу смену генерација, што доводи до наглог пораста популације чим се за то стекну повољни услови. Слично одбрани од патогена, механизми отпорности према инсектима класификују се у три основна типа:

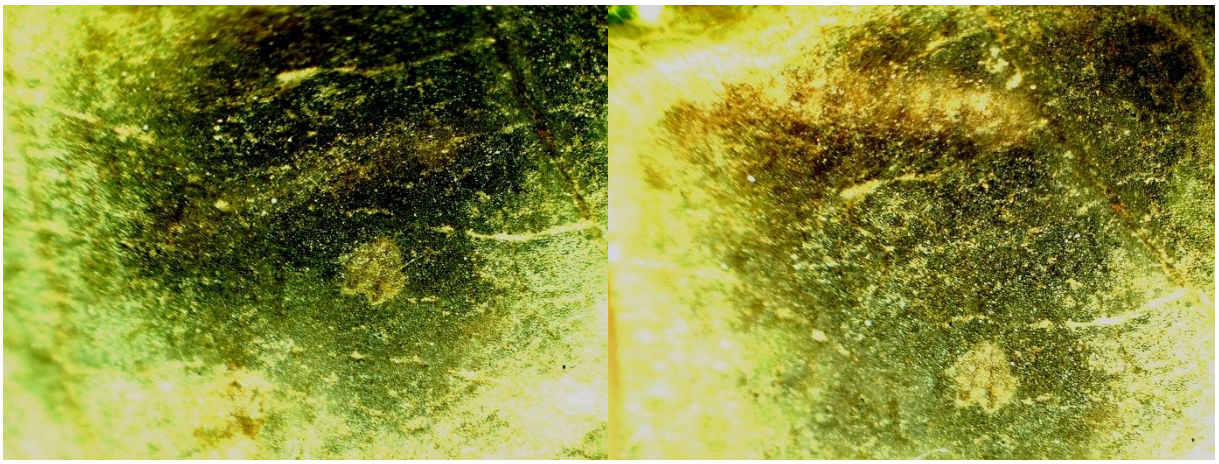
- **Антиксеноза (непреферентност)** која обухвата особине којима биљка пасивно одбија инсекте или их једноставно не привлачи. Инсекту је таква биљка одбојна до те мере да до контакта и не долази, или он након краћег испитивања напушта домаћина. Ови механизми могу бити механички (дебела кутикула, воштана превлака, маљавост) или хемијски (репелентне материје). С обзиром на то да инсекти домаћина траже чулима, боја и текстура имају пресудну улогу, те тако не-зелене нијансе вегетативних делова или бела боја цвета често могу бити фактори ненастањивања.
- **Антибиоза** као други механизам односи се на способност биљке да у директном контакту ограничава или потпуно спречава развој и репродукцију инсекта. Овај вид одбране често почива на токсичним секундарним метаболитима.
- **Толерантност** представља способност биљке да подноси настањивање и исхрану инсеката без већих последица по своју виталност, декоративност и/или продуктивност. Са становишта производње, толерантном се сматра она јединка код које су принос, квалитет или декоративност задржани на економски и естетски прихватљивом нивоу упркос нападу. Код шимшира, чак и у случајевима екстремног биотичког притиска, током напада шимшировог пламенца, селекција се данас усмерава ка генотиповима са израженом способношћу регенерације. Такве биљке поседују капацитет за брзу активацију спавајућих пупољака, чиме се естетска форма живе ограде обнавља скоро непосредно након дефолијације изазване исхраном гусеница (слика 83).



Слика 83: Видљиви симптоми исхране ларви шимшировог пламенца (лево) и интензивна продукција нових листова од стране биљке домаћина (десно) (*фото: Љубојевић, М.*)

Значајну улогу у систему индуковане одбране заузимају јасмонати (деривати јасмонске киселине), чија концентрација у биљном ткиву нагло расте као одговор на механичко оштећење изазвано хербиворима. Овај пораст резултира повећаном синтезом токсичних секундарних метаболита, али и емисијом специфичних испарљивих једињења која имају улогу у привлачењу природних непријатеља штеточина. Овакав механизам „индиректне одбране“ карактеристичан је за парадајз, код којег напад гусеница активира ослобађање материја које привлаче предаторе. Сличну регулаторну и сигналну функцију обављају и олигосахарини, настали хидролизом пектина и хемицелулозе. Они делују као молекуларни сигнали који активирају гене задужене за синтезу одбрамбених протеина, међу којима су посебно значајни инхибитори протеазе (нпр. трипсин инхибитор код *Lilium brownii*), способни да директно онемогуће варење код инсеката који се хране ткивом биљке.

Као што се у фитопатологији за специфичне варијетете вируса користи термин сој, а код нематода патотип, у ентомологији се за варијације унутар врсте инсеката користи назив биотип. Специфичност односа између биљака и инсеката често је дефинисана сложеном хемијском сигнализацијом и степеном специјализованости домаћина, што се јасно запажа кроз различите стратегије исхране и одбране у природи. Док се код изразито полифагних врста, попут обичне гриње (*Tetranychus urticae*), бележи способност напада на преко 50 различитих биљних врста, код уско специјализованих монофагних инсеката ситуација је знатно другачија. Типичан пример ове строге специјализације представља раније споменути лисни минер дивљег кестена (*C. ohridella*), који примарно насељава врсте са белим цветовима, док код врсте и међуврсних хибрида са роза и кармин цветовима, успех инфестације изостаје. Ларве овог инсекта развијају се унутар листа, формирајући мине које доводе до преране дефолијације (слика 84). Последица је смањена фотосинтетичка активност, исцрпљивање стабала и постепено скраћивање животног века. У урбаним условима, где је примена инсектицида ограничена, ова штеточина постаје кључни фактор деградације кестенових дрвореда.



Слика 84: Ларве лисног минера дивљег кестена (*Cameraria ohridella*) у различитим стадијумима развоја, видљиве под лупом и увећањем 20 × (*фото: Љубојевић, М.*)

Савремена стратегија оплемењивања дивљег кестена почива на идентификацији генотипова који поседују комбиновани систем морфолошке и биохемијске одбране. Кључни искорак у овом правцу је селекција сорте ‘Mertelík’, која је у пољским условима демонстрирала наследну отпорност, задржавајући виталност чак и под екстремним притиском штеточине. Корен ове отпорности лежи у специфичној архитектури листа и његовом хемијском профилу. Морфолошка баријера код отпорних генотипова огледа се у дебљој кутикули и специфичној структури мезофила која физички отежава продор и исхрану ларви. Код врста попут *A. pavia* и *A. parviflora*, мања површина листа и специфичан распоред нерава додатно редукују простор за формирање карактеристичних „мина”. Међутим, пресудну улогу игра биохемијски профил, виши садржај фенолних једињења, танина и флавоноида делује као природни инсектицид, драстично смањујући преживљавање ларви унутар лисног ткива. Управо разлике у метаболизму ових секундарних метаболита објашњавају зашто је црвени кестен (*A. carnea*) знатно мање осетљива врста у односу на класични *A. hippocastanum*.

Истраживања спроведена у Новом Саду показала су да постоје појединачна стабла и основне врсте дивљег кестена која испољавају већу толерантност на нападе минера, а тиме и знатну декоративност и виталност (Padejčev, 2018). Праћењем фенолошких фаза током једне године (од цветања у априлу до сакупљања плодова у октобру) утврђено је да комбинација високих температура, суше и више генерација минера доводи до јаке дефолијације. Ипак, одређене јединке показале су мању осетљивост, што их чини вредним материјалом за даље умножавање и примену у урбаним зеленим просторима.

Специфичности извора отпорности код украсног биља

У оплемењивању декоративних врста, примена различитих генских фондова често превазилази оквире саме заштите од патогена, јер се кроз увођење гена отпорности настоји очувати или чак унапредити естетска вредност сорте. Примарни генски фонд и унутарврсна варијабилност код ружа (*Rosa* spp.) и хризантема (*Chrysanthemum*), пример су како се извори отпорности првенствено могу тражити унутар огромног броја **постојећих култивара**. Често се запажа да старе сорте ружа, иако можда мање атрактивног цвета у поређењу са савременим чајно-хибридним сортама, поседују супериорну отпорност на црну пегавост (*Diplocarpon rosae*). Ове јединке служе као примарни донори гена унутар исте врсте, омогућавајући релативно

лако комбиновање отпорности са савременим хабитусом. Поред конвенционалних метода оплемењивања, очување и коришћење традиционалних **дивљих сорти** (енг. „***landraces***“) и **дивљих сродника** заузима кључно место у стратегијама адаптације биљака. Ови генетички ресурси често поседују специфичне особине које омогућавају опстанак у маргиналним условима средине, као што су толерантност на сиромашна земљишта или природна отпорност на штеточине. Код воћака, типичан пример коришћења унутарврсног потенцијала јесте облачинска вишња, затим јабука бихорка, јабука шуматовка и слично. Облачинска вишња и вишња Мараска, које се традиционално гаје у сушним пределима Балкана представљају репрезентативне примере старих сорти које карактерише суштинска (инхерентна) толерантност на сушу. Поред тога, код ових генотипова се запажа изражен ниво отпорности на различите биотичке стресоре, укључујући бројне патогене, што их чини незаменљивим полазним материјалом **унутар примарног генског фонда** за даље оплемењивање на отпорност (слика 85).



Слика 85: Поређење отпорности на проузроковача лисне пегавости вишње где облачинска показује висок степен отпорности (означено црвеним кругом), насупрот осетљивости стандардне комерцијалне сорте Erdi Botermo (означено црним кругом) (*фото: Љубојевић, М.*)

Код украсног дрвећа и шибља, дивљи сродници из **секундарног и терцијарног генског фонда** представљају кључне изворе за превазилажење деструктивних обољења. Као карактеристичан пример наводи се коришћење азијских врста бреста (*Ulmus pumila*) у оплемењивању европских врста, како би се унела отпорност на холандску болест бреста (*Ophiostoma ulmi*). Слично томе, дивље врсте рододендрона (нпр. *Rhododendron fortunei* или *R. hyperythrum*) прикупљене са високих надморских висина Хималаја користе се за уношење гена отпорности на ниске температуре и специфичне трулежи корена (*Phytophthora* spp.) у комерцијалне хибриде.

У хортикултури је посебно значајан феномен **спонтаних мутација**, које не обухватају само боју цвета, већ и модификације у структури епидермиса или хемијском саставу кутикуле, што нехотице доводи до веће отпорности на инсекте или патогене листа. Селекцијом оваквих изолованих грана или избојака, могу се добити

нови варијетети који су суштински отпорнији од матичне биљке, без потребе за комплексним укрштањем.

Раније спомињане истраживачке експедиције и банке гена за украсно биље често се фокусирају на регионе попут Кине, Јапана или Јужне Африке, који су природни центри диверзитета за многе популарне врсте. Експедиције у ове крајеве омогућавају проналажење примерака који су у свом природном станишту развили специфичне механизме антиксенозе (нпр. изражена маљавост или лучење смола), што их чини идеалним полазним материјалом за стварање сорти намењених урбаним срединама са високим притиском штеточина. Разумевање отпорности биљака захтева анализу конкретних адаптација које су се развиле у њиховим природним стаништима кроз дуготрајну интеракцију са патогенима и штеточинама. Географски центри диверзитета представљају примарне изворе ових механизама, јер су у њима биљке еволуирале под сталним притиском природних непријатеља. Ове особине представљају „сирову" природну снагу која се путем **селекције** и **хибридизације** преносе на комерцијалне сорте. На тај начин, специфичне морфолошке и биохемијске структуре – од густине трихома до сложених алкалоида – постају кључни генетички алати за стварање биљака које су способне за самосталну одбрану у урбаним условима, уз минималну примену хемијских средстава.

Само неки од примера укључују:

- **Механичка и хемијска баријера.** Код дивљих врста рода *Pelargonium* пореклом из Јужне Африке, развијена је екстремна густина трихома који луче лепљиве смоле и етерична уља. Ово није само визуелна карактеристика, већ активан механизам **антиксенозе**. Смоле физички онемогућавају кретање ситних штеточина попут гриња (*Tetranychus urticae*) и трипса, док етерична уља делују као снажни репеленти. Ови гени су кључни за стварање сорти које у урбаним условима захтевају минималну хемијску заштиту.
- **Физичка баријера у виду воштане превлаке и дебље кутикулае.** Дивљи сродници ружа из Источне Азије (нпр. *Rosa rugosa*) карактеришу се специфичном дебелом и набораном кутикулом. Ова особина онемогућава хифу гљиве *Diplocarpon rosae* (црна пегавост) да продре у мезофил листа. Поред тога, воштана превлака чини лист непријемчивим за воду, чиме се скраћује време задржавања капљица воде неопходних за клијање спора патогена.
- **Биохемијска санитација у виду продукције антинематоцидних једињења.** Врсте из рода *Tagetes* и *Zinnia* из централноамеричког центра диверзитета развиле су способност лучења секундарних метаболита попут алфа-тертијенила директно у ризосферу. Ова једињења имају снажно токсично дејство на фитопатогене нематоде. Коришћењем ових врста као извора отпорности, или чак као „биљака чувара" у пејзажним композицијама, остварује се природна контрола земљишних штеточина.
- **Фенолна једињења и смоле код дрвенастих врста.** Код азијских јавора (*Acer* spp.) и брестова (*Ulmus* spp.), примарни извори отпорности леже у способности брзе акумулације фенолних једињења на месту повреде. Када инсект или патоген нападне ткиво, биљка одговара „локализацијом" напада путем брзе лигнификације или лучења смола које буквално зазиђују продирање штеточине у дубље слојеве дрвета. Овај тип квантитативне отпорности чини их супериорним у односу на европске сроднике који нису еволуирали под тако снажним притиском истих патогена.

Отпорност биљака према абиотичким факторима

Док се отпорност на патогене може посматрати као динамична борба између два жива организма, отпорност на абиотичке факторе представља способност биљке да одржи физиолошку хомеостазу у неповољном физичко-хемијском окружењу. У савременој хортикултури и пејзажном пројектовању, овај вид отпорности директно детерминише дуговечност и функционалност зелене инфраструктуре. За разлику од биотичког стреса, који је често локализован и епизодичан, абиотички стресори попут екстремних температура, суше, салинитета или аерозагађења, делују перманентно и често синергијски. У току животног циклуса, биљке су изложене дејству различитих фактора спољашње средине. Уколико је дејство одређеног фактора спољашње средине константно или у одређеном периоду онтогенезе биљака изван граница оптимума за одвијање физиолошких процеса, тај фактор се означава као стресни фактор или стресор. У **абиотичке факторе** спадају: температура (висока и ниска), вода (дефицит-суша и вишак-поплава), радијација (инфрацрвена, видљива, ултравиолетна, јонизујућа), хемијски стрес (минералне соли, тешки метали, пестициди, атмосферски полутанти), као и физички фактори мањег значаја (ветар, звук, притисак, магнетно и електрично поље). Под утицајем поменутих фактора јављају се губици у биомаси и приносу, естетској вредности биљака па је у поменутим условима онемогућено испољавање пуног генетичког потенцијала биљака. Такође, са аспекта биљних врста употребљивих у хортикултурне сврхе, дејством стресора биљке се оштећују и опада њихова виталност и декоративност, а тиме и тржишна вредност и употребљивост.

Одговор биљке на ове изазове заснива се на два основна стратешка приступа: **избегавању** (енг. „*avoidance*“) и **толерантности** (енг. „*tolerance*“). Избегавање подразмева развој специфичних морфолошких адаптација, као што су задебљала кутикула или затварање стома, које спречавају да стресни фактор уопште продре до виталних ткива. Са друге стране, толерантност представља дубљи, метаболички одговор којим биљка омогућава преживљавање унутрашњег поремећаја кроз синтезу заштитних протеина и осмотско прилагођавање. Разумевање ових механизама је кључно, јер у урбаним „бетонским џунглама” биљка не бира своје станиште – она мора бити генетички припремљена да у њој опстане, задржавајући своју естетску вредност и екосистемске услуге упркос неповољним условима спољашње средине.

Интеракција генотип/спољашња средина заправо представља реакцију генотипа и његово прилагођавање условима средине која га окружује (водним, ваздушним и земљишним). Биљке током те интеракције морају да се прилагоде (адаптирају) условима станишта у којима расту и развијају се. Адаптабилна способност биљака је важна за целокупан раст, развој, распрострањеност и продуктивност услед интензивирања ефекта стресних фактора и значајних климатских промена последњих деценија. Адаптабилност се може дефинисати као способност генотипа да оствари стабилан и висок принос или у случају орнаменталних врста, високу виталност и декоративност у различитим условима средине. Предвиђања су да ће до 2100. године просечна температура на Земљи порасти за 6,4˚ C и да ће доћи до значајног пораста концентрације CO_2 што ће се значајно одразити на природне екосистеме, посебно шумске, затим агроекостистеме и пољопривредну производњу. Светска популација расте алармантном брзином и прогнозе су да ће до 2050. године достићи 9 милијарди становника. Постоји бојазан да пољопривредна производња неће моћи да обезбеди сигурност хране за толику

популацију, нити ће функционалне зелене површине, по глави становника, бити довољне.

Дејство стресних фактора на физиолошке процесе биљке у зависности од интензитета стреса, времена његовог трајања, биљне врсте која је изложена стресу и стадијума развоја биљака у моменту деловања стреса, може бити **леталнo** (доводи до угинућа биљака услед брзе сенесценције) или **сублеталнo** (адаптација биљака на стрес у зависности од јачине стреса). Управо је могућност биљака да се адаптирају на новонастале услове под дејством стресора, предмет селекције приликом оплемењивања биљака на отпорност/толерантност према абиотичком стресу. На молекуларном нивоу приликом адаптације долази до промене експресије гена, синтезе стрес протеина, а то доводи до физиолошког одговора и адаптације биљака на стрес. Биљке одговарају на стрес на ћелијском нивоу и на нивоу целог организма. На ћелијском нивоу долази до промене ћелијског метаболизма, где може доћи до повећања незасићених масних киселина у липидном слоју мембрана услед ниских температура, затим до промена у пропустљивости ћелијске мембране, активности јонских пумпи и канала за воду и слично. На нивоу целих биљака дејство стресних фактора испољава се смањеним растом биљака, смањењем дужине корена, увијањем и убрзаним старењем листова, редукцијом квантитативних и квалитативних карактеристика од значаја за преживљавање али и тржишну вредност.

Температура и инсолација

Високе температуре представљају један од најзначајнијих абиотичких стресних фактора код хортикултурних биљака. Иако се у научној литератури понекад расправља да ли свака изложеност повишеним температурама представља „стрес“, сматра се да свака ситуација која доводи до смањења раста и развоја има карактер стреса. Једна од најупадљивијих последица високих температура јесте смањено или одложено цветање. Код бројних украсних врста, као што су зеваљица (*Antirrhinum majus*), невен (*Calendula officinalis*) и импатијенс (*Impatiens* spp.), утврђено је да повишене температуре значајно редукују број цветова у односу на биљке гајене у оптималним условима. Ова појава је делимично последица смањене фотосинтетичке активности, јер чак и краткотрајна изложеност температури од око 35°C може довести до смањења фотосинтезе током више дана. Осетљивост на високе температуре значајно варира не само између врста, већ и између сорти унутар исте врсте. На пример, код виоле (*Viola* × *wittrockiana*) различити култивари показују различит степен смањења цветања – од умереног пада до изразитог смањења броја цветова. Ово указује на генетички условљену толеранцију на топлоту, што представља важну основу за селекцију и оплемењивање биљака отпорнијих на стрес.

Физиолошки одговор биљака на високе температуре обухвата сложене промене у метаболизму. Истраживања на брезама (*Betula* spp.) показала су да се при повишеним температурама смањује нето фотосинтеза, углавном услед унутрашњих (нестоматалних) ограничења, као што су смањена ефикасност фотосистема II и повећана респирација. Поједине врсте, као што је речна бреза (*Betula nigra*), показују већу термотолеранцију захваљујући бољој стабилности фотосинтетичког апарата и нижој осетљивости на пораст температуре. Ипак, озбиљна термичка оштећења ткива јављају се при екстремно високим температурама (око 49°C), што указује да су суптилни физиолошки поремећаји много ранији показатељи топлотног стреса. Истраживања на хризантемама показала су да се отпорност на високе температуре може квантификовати кроз тзв. полулеталну температуру (LT_{50}), односно температуру при којој долази до оштећења 50% ћелија. Уочено је да биљке гајене у природним

условима имају већу толеранцију у односу на оне добијене у култури ткива, што указује на значај природне адаптације на услове средине.

Поред температуре, важан фактор стреса представља и инсолација, односно интензитет сунчевог зрачења. Висок ниво светлости може довести до фотоинхибиције и оштећења листова, нарочито код врста осетљивих на директно сунце. Међутим, постоје значајне разлике у толеранцији на сунчево зрачење, чак и унутар истог рода. Код импатијенса, на пример, неке врсте и хибриди показују већу отпорност на јако осветљење, што се користи у програмима оплемењивања. Савремени селекциони рад довео је до стварања сорти које су истовремено толерантне и на високе температуре и на јаку инсолацију. Посебно се издваја серија SunPatiens®, која је прилагођена гајењу на потпуно осунчаним положајима. Ове биљке одликују се израженом виталношћу, континуираним цветањем и високом отпорношћу на стресне услове, што их чини изузетно погодним за употребу у урбаном хортикултурном простору. Надаље, један од најпознатијих примера су хибридне петуније из серија као што су Surfinia и Wave (*Petunia* × *hybrida*). Ове биљке су селекционисане за интензивно цветање и добру отпорност на високе температуре и директно сунце. За разлику од старијих сорти, не губе лако декоративност током летњих врућина. Код украсне коприве (*Coleus*), традиционално врсте сенке, развијене су серије као што је Sun Coleus, које подносе директно сунце без опекотина листова. Врло занимљив пример је и винка (*Catharanthus roseus*), позната по изузетној отпорности на сушу и топлоту. Савремене серије (нпр. Cora, Titan) показују стабилно цветање чак и при високим температурама и интензивном зрачењу, што их чини честим избором у топлим климатима. Код мушкатли (*Pelargonium zonale* и *Pelargonium peltatum*), бројни савремени култивари показују добру толеранцију на сунце и високе температуре, уз задржавање цветања. Оне су дуго присутне у урбаном зеленилу управо због те издржљивости. Такође, газанија (*Gazania rigens*) је природно адаптирана на јако сунце и сушне услове, па се често користи као „природни еквивалент“ селекционисаних отпорних биљака. Њени цветови се чак отварају само при јаком светлу, што показује висок степен прилагођености инсолацији.

Важно је приметити да у савременој хортикултури, толеранција биљака на високе температуре и јаку инсолацију представља један од кључних циљева оплемењивања. Развој култивара који задржавају декоративност у условима топлотног стреса омогућен је применом различитих оплемењивачких метода, пре свега хибридизације и „просте“ селекције. Селекција унутар врсте, где се из постојеће генетичке варијабилности издвајају генотипови са већом отпорношћу искоришћена је управо код природно толерантних врста, попут лаванде и седума. Оплемењивање је овде усмерено пре свега на побољшање декоративних својстава и прилагођавање различитим условима гајења. Савремени трендови у оплемењивању наглашавају развој биљака погодних за одрживе системе озелењавања, са смањеним потребама за водом и одржавањем. Због тога селекција на толеранцију према топлоти и инсолацији има све већи значај, нарочито у условима климатских промена и интензивне урбанизације. Тако, без обзира да ли су оплемењене хибридизацијом, мутацијама или селекцијом из природних или вештачких популација, бројне врсте имају значаја у примени на зеленим површинама изложеним бројним, често синергистичким стресним факторима (табела 29).

Табела 29: Примери цветних и жбунастих биљака и култивара оплемењених или селекционисаних на толеранцију према високим температурама и инсолацији

Врста / серија	Порекло толерантности	Оплемењивачки приступ	Практични значај
***Impatiens* SunPatiens**	Интраспецифични и интерспецифични хибриди (*I. hawkeri* × *I. walleriana*)	Хибридизација и селекција на термо- и фототолеранцију	Производња за осунчане услове, урбано зеленило
***Petunia* × *hybrida* (Wave, Surfinia)**	Комплексни хибриди више врста	Дугогодишња селекција на обилно цветање и стабилност при високим температурама	Балконске биљке отпорне на летње услове
***Catharanthus roseus* (серије Cora, Titan)**	Генетичка варијабилност унутар врсте	Селекција на толеранцију према топлоти и болестима	Масовна употреба у топлим климатима
***Pelargonium* spp.**	Широка генетичка база култивара	Селекција на издржљивост и континуирано цветање	Једна од кључних врста за урбано озелењавање
Lantana camara	Природно толерантна врста	Селекција декоративних форми и стерилних култивара	Употреба у екстремно топлим условима
Lavandula angustifolia	Ксероморфна, медитеранска врста	Селекција сорти за декоративност и прилагођеност различитим условима	Одрживи засади, ниски унос воде
Rosmarinus officinalis	Природна адаптација на сушу и топлоту	Селекција компактних и декоративних форми	Камењари, урбани простори
***Sedum* spp.**	Сукулентне врсте са високом толеранцијом	Селекција врста и клонова за екстензивне услове	Зелени кровови, екстензивни засади
Portulaca grandiflora	Природно адаптирана врста	Селекција на боју цвета и компактност	Леје изложене јаком сунцу

Код дрвенастих врста, толеранција на високе температуре и јаку инсолацију најчешће се постиже комбинацијом природне адаптације и оплемењивачких мера. За разлику од зељастих украсних биљака, где доминира интензивна хибридизација, код дрвенастих врста значајну улогу имају интродукција и селекција већ постојећих генотипова из топлијих и сушнијих региона (табела 30). Међуврсна хибридизација донекле има важну примену, као што показује пример платана (*Platanus* × *acerifolia*), који комбинује отпорност и адаптабилност родитељских врста. Селекција култивара, као код *Gleditsia triacanthos*, усмерена је на побољшање декоративних својстава уз задржавање отпорности на стресне услове. У савременим условима урбанизације и климатских промена, посебан значај има избор и стварање дрвенастих врста које могу

да издрже високе температуре, сушу и појачану инсолацију. Због тога се све више користи селекција врста медитеранског и субмедитеранског порекла, као и генотипова са израженом еколошком пластичношћу, што представља важан правац у савременом оплемењивању и планирању зелених површина.

Табела 30: Примери дрвенастих биљака и култивара оплемењених или селекционисаних на толеранцију према високим температурама и инсолацији

Врста / култивар	Порекло толеранције	Оплемењивачки приступ	Практични значај
Platanus* × *acerifolia	Хибрид (*P. orientalis* × *P. occidentalis*)	Међуврсна хибридизација	Урбано зеленило, отпорност на топлоту и загађење
***Gleditsia triacanthos* ‘Skyline’, ‘Sunburst’**	Природно толерантна врста	Селекција култивара без трња и са декоративном крошњом	Дворедi, паркови
***Acer campestre* (пољски јавор)**	Аутохтона адаптација	Селекција отпорних генотипова	Урбани услови, суша и топлота
Quercus ilex	Медитеранска врста	Интродукција и селекција	Суви и топли услови
Olea europaea	Ксероморфна врста	Селекција сорти на сушу и топлоту	Медитеранска хортикултура
Pinus pinea	Природна адаптација	Селекција и интродукција	Песковита и сушна станишта
***Juniperus* spp.**	Висока еколошка пластичност	Селекција украсних форми	Камењари, екстензивни засади
***Tamarix* spp.**	Халофитне и ксерофитне адаптације	Интродукција и селекција	Екстремни услови (суша, со)
Robinia pseudoacacia	Пионирска врста	Селекција брзорастућих генотипова	Пошумљавање, деградирана станишта
Koelreuteria paniculata	Природно толерантна врста	Интродукција и селекција	Урбани простори, високе температуре

Код појединих хортикултурних врста, култивари са црвеним или пурпурним листовима показују већу толеранцију на јаку инсолацију у односу на зеленолисне форме. Ова појава повезана је са присуством антоцијанина, пигмената који могу делимично апсорбовати вишак светлосне енергије и тако смањити ризик од фотоинхибиције и оштећења фотосинтетичког апарата. Иако антоцијанини не повећавају директно фотосинтезу, њихова заштитна улога може допринети бољем функционисању биљке у условима интензивног зрачења, што је од значаја у урбаним и отвореним, осунчаним просторима. Због тога се у оплемењивању често бирају и развијају култивари са интензивнијом пигментацијом листа (табела 31, слика 86).

Табела 31: Примери дрвенастих култивара са природно црвеном/пурпурном бојом листа

Врста / култивар	Особине	Значај у оплемењивању
***Acer platanoides* 'Crimson King'**	Тамноцрвени листови током сезоне	Урбано зеленило, добра толеранција на сунце
***Acer palmatum* 'Atropurpureum'**	Спорорастући јапански јавор, изузетно тамноцрвених листова	Толеранција на сунце и сушу
***Mahonia aquifolium* 'Atropurpurea'**	Компактни жбунови, црвени листови	Урбано зеленило, декоративни ефекат
***Prunus cerasifera* 'Nigra'**	Пурпурни листови, декоративност	Честа употреба у дрворедима и парковима
***Fagus sylvatica* 'Atropunicea' , 'Purpurea'**	Црвенолисни облици букве	Селекција декоративних форми
***Berberis thunbergii* ('Atropurpurea', 'Red Chief')**	Компактни жбунови, црвени листови	Толеранција на сунце и сушу
***Cotinus coggygria* 'Royal Purple'**	Тамни листови, декоративни цветови	Добра адаптација на топле услове
***Photinia* × *fraseri* 'Red Robin'**	Млади листови црвени	Урбано зеленило, декоративни ефекат

Овај феномен је посебно изражен код младих листова нормалних зеленолисних култивара у пролеће, који често пролазе кроз „црвену фазу“ док не развију пун капацитет заштите хлорофила, али је код пурпурних култивара тај механизам трајно активан као стратешка адаптација.

Специфична, интензивна бордо-љубичаста или готово црна боја листова код црвенолисне букве (*Fagus sylvatica* 'Purpurea'), за разлику од зелене боје основне врсте, не представља само естетску карактеристику, већ је директна последица високе концентрације пигмената антоцијанина у епидермалним ћелијама (слика 86). Ови пигменти, позиционирани у вакуолама, делују као суштински (инхерентно) развијена хемијска баријера, попут „огледала” које рефлектује штетно УВ зрачење и вишак видљиве светлости. На овај начин, антоцијанини „маскирају” хлорофил у мезофилу листа, штитећи га од фотоинхибиције (пад фотосинтезе услед вишка светлости) и фотооксидације. Иако је због овог маскирања стопа фотосинтезе код црвенолисних јединки инхерентно нешто нижа него код зелених, ова пигментна адаптација омогућава црвенолисној букви да задржи висок ниво виталности на потпуно осунчаним позицијама у урбаном пејзажу, где би стандардни култивари патили од оштећења хлорофила. Ово је репрезентативан пример тзв. пигментне заштите, где биљка модификује сопствену биохемију како би проширила своју еколошку валенцу у односу на светлост. Ипак, ефикасност овог механизма директно зависи од интензитета светлости, што доводи до појаве познате као „озелењавање” (реверзија боје). У условима изражене сенке или током касног летњег периода, биљка често смањује синтезу антоцијанина како би фаворизовала хлорофил и максимизовала искоришћавање оскудне светлости за фотосинтезу. Овај губитак карактеристичне пурпурне боје представља високопластичан одговор генотипа, који жртвује декоративност зарад енергетског опстанка у неповољним светлосним условима. Стога

је приликом пројектовања зелених површина кључно познавати ову физиолошку специфичност, како би се црвенолисним култиварима обезбедила максимална инсолација неопходна за одржавање стабилне и интензивне пигментације.

Иако се култивари са црвеним листовима често боље адаптирају на јаком сунцу, пигментација није једини нити пресудан фактор толеранције. Отпорност на топлоту и инсолацију условљена је комплексом особина (анатомија листа, водни режим, фотосинтетичка стабилност), па се у оплемењивању ови култивари користе као део шире стратегије селекције.



Слика 86: Изглед стабла и листова код *Fagus sylvatica* 'Purpurea' (*фото: Љубојевић, М.*)

У оплемењивању хортикултурних биљака, пигментација листа и цвета представља значајан критеријум селекције. Док је стабилност хлорофила важан показатељ толеранције на стрес, каротеноиди (жути и наранџасти пигменти) имају заштитну улогу, јер учествују у дисипацији вишка светлосне енергије и спречавају оксидативна оштећења фотосистема. Њихов значај је нарочито изражен код биљака изложених јакој инсолацији. Антоцијанини (црвени, пурпурни и плавичасти пигменти) могу деловати као „филтер светлости“, смањујући продор високоенергетског зрачења у ткива листа.

Научно-истраживачки програм оплемењивања дрвенастих врста (WPIP) на Универзитету у Северној Дакоти представља један од најзначајнијих примера дугорочне евалуације гермплазме у региону Северних великих равница (West, 2018). Основан 1954. године, програм је током више од шест деценија обухватио испитивање преко 200 родова и више од 3.000 врста и култивара дрвећа и шибља. Кључна тачка развоја била је 1974. година, када је формиран истраживачки арборетум у близини Абсараке, који од 2011. године носи име свог дугогодишњег руководиоца, др Дејла Е. Хермана (Dale E. Herman). Овај арборетум данас представља најсвеобухватнију збирку украсних дрвенастих биљака у овом делу САД, са преко 9.500 евидентираних генотипова. Првобитни фокус истраживања био је усмерен на селекцију врста отпорних на екстремне услове зоне ниских температура 3а/3б (према USDA класификацији). Међутим, услед евидентних климатских промена и пораста историјских зимских минимума, савремени селекциони циљеви померени су ка зонама 3б/4а, уз интензивно тестирање врста које традиционално припадају знатно топлијим поднебљима (зоне 4б/5а). Од 1986. године, програм је на тржиште увео преко 50 нових таксона дрвенастих биљака карактеристичних по повећаној толерантности и отпорности. Међу комерцијално најзначајнијим селекцијама издвајају се култивари попут смрче ‘Royal Splendor’, гледичије ‘Northern Acclaim’, америчког бреста ‘Prairie Expedition’ и брезе ‘Northern Tribute’. Из овог примера може се наслутити да високе температуре нису једини селекциони параметар.

Тако, поред топлотног стреса и прекомерне инсолације, који доминирају током вегетационог периода, подједнако критичан фактор за опстанак украсних врста јесу ниске температуре. Температурни екстреми на оба краја спектра представљају примарне ограничавајуће факторе који дефинишу ареал распрострањења и употребну вредност биљака у хортикултури. Док високе температуре изазивају фотоинхибицију и дехидратацију, ниске температуре доводе до физичких оштећења услед мржњења ткива, што захтева потпуно другачији сет еволуционих и физиолошких адаптација. У проучавању ових адаптација, неопходно је прецизно разграничити два појма – отпорност на мраз (енг. „*frost resistance*“) и презимљавање (енг. „*winter hardiness*“). Отпорност на мраз представља специфичну, краткотрајну способност биљног ткива да преживи температуре испод тачке мржњења воде без иреверзибилних оштећења ћелија. То је физиолошки параметар који директно зависи од тренутног степена јаровизације и концентрације заштитних материја у ћелији. С друге стране, презимљавање је знатно шири појам који обухвата способност биљке да опстане током целог зимског периода. Биљка може поседовати високу генетичку отпорност на мраз, али ипак страдати услед секундарних зимских стресора као што су физиолошка суша, када је земљиште смрзнуто, а транспирација кроз листове се наставља, затим услед механичких оштећења изазваних тежином снега или леда или услед асфиксије, односно „гушења” биљке испод дуготрајног и непропусног леденог покривача.

За оплемењиваче али и пејзажне архитекте, познавање ове разлике је пресудно. Док се отпорност на мраз тестира у лабораторијским условима (нпр. методом вештачког замрзавања), право презимљавање се потврђује тек вишегодишњим испитивањима на терену, где биљка мора да покаже стабилност према целокупном зимском динамичком комплексу. Интересантан је пример јапанске дуње (*Chaenomeles japonica*), која је у најновијем истраживању праћена пуних деветнаест година у урбаним условима Новог Београда. Дугорочна фенолошка запажања показала су да, иако постоји извесна варијабилност у обрасцима цветања, није утврђен статистички значајан негативан тренд, што указује на изузетну адаптабилност ове врсте (Skočajić et al., 2026). Посебно је значајно да је оптимални температурни опсег за максимално цветање утврђен између –0.2 °C и 16.9 °C, што потврђује њену отпорност на зимске

екстреме. Још занимљивији је феномен континуираног цветања и плодоношења током целе године, забележен у последњим годинама праћења, што је новост у односу на претходне студије и позиционира јапанску дуњу као перспективну врсту за урбане пејзажне пројекте. Цветање под снегом и ледом, забележено нпр. 29.11.2025. и 4.01.2026. није нарушило даљи развој овог матичног жбуна, чије се праћење наставља без прекида (слика 87).



Слика 87: Цветање јапанске дуње под снегом 29.11.2025. (лево) и 4.01.2026. (десно) на подручју Новог Београда (*фото: Оцокољић, М.*)

За оплемењивача, отпорност на ниске температуре није само физиолошко стање, већ сложен полигенски систем који одређује границе интродукције једне врсте. Суштина преживљавања лежи у генетички програмираној способности биљке да правовремено активира свој „зимски геном" (активација специфичних метаболичких путева). Кључни циљ селекције је проналажење генотипова који поседују супериорну брзину и интензитет експресије COR гена (енг. „*Cold-Regulated genes*"). Ови гени су одговорни за синтезу заштитних молекула који спречавају механичку деструкцију ћелије изазвану кристализацијом леда. У том смислу, примарни задатак у оплемењивању на отпорност јесте идентификација јединки са високом продукцијом „антифриз-протеина" и „дехидрина". Док код осетљивих сорти мраз изазива моментално пуцање мембрана, отпорни генотипови користе ове протеине као „молекуларне амортизере". Нарочито је значајна генетичка варијабилност у метаболизму липида, где се селекција врши на основу способности биљке да под утицајем хладноће изврши брзу ензимску десатурацију масних киселина у мембранама. Генотипови који „чувају" флуидност својих мембрана на овај начин, заправо поседују већу адаптивну вредност и представљају кључни полазни материјал за стварање сорти намењених суровијим климатима.

Пре него што су молекуларни маркери постали стандард, оплемењивачи су се ослањали на комплексну међуврсну хибридизацију како би „убацили" гене отпорности дивљих сродника у културисане форме. Најпознатији историјски успех у овом домену су канадске серије ружа Explorer и Parkland, развијене од стране Agriculture and Agri-Food Canada. Ове серије су резултат коришћења генетичког потенцијала врсте *Rosa rugosa* и других аутохтоних дивљих ружа северних географских ширина. Културисани из серије Parkland, у чијем су педигреу кључне дивље врсте *Rosa arkansana* и *Rosa kordesii*, изнедрили су 18 баштенских ружа способних да издрже сурове зимске минимуме од око -35°C (Vukosavljev, 2014). Сорте попут 'J.P. Connell' или 'Morden Blush' постале су глобални симболи отпорности јер су биле први генотипови који су успешно комбиновали респективну отпорност на мраз са способношћу рекурзивног цветања (поновљено цветање током сезоне). Такође, амерички програм Knock Out®, иако примарно фокусиран на отпорност према болестима, донео је генотипове са изузетно стабилним механизмом јаровизације. Ове руже су постале „златни стандард" за пејзажно уређење у јавним просторима САД, јер поседују висок ниво адаптабилности на нагле промене температуре током презимљавања, спречавајући превремено буђење пупољака при лажним зимским отопљењима. На темељима ових достигнућа, али уз примену најсавременијих техника у оплемењивању биљака, развијена је већ споменута колекција ружа „Winterjewel®". Њена суштинска заједничка карактеристика јесте супериорна отпорност на ниске зимске температуре. Ови варијетети (приказани на слици 88) су наменски селекционисани да издрже мраз до -35°C, чиме се сврставају у сам врх светског сортимента по адаптабилности. Поред презимљавања, у овој колекцији је кроз прецизну селекцију остварен значајан напредак у колориту цвета, способности рекурзивног цветања, као и толерантности према економски најзначајнијим болестима и штеточинама (Ljubojević et al., 2022).



Allure™ Winterjewel®

Blush™ Winterjewel®

Crimson™ Winterjewel®

Scarlet™ Winterjewel®

Слика 88: Део генотипова колекције ружа Winterjewel® која представља један од највећих успеха савременог оплемењивачког рада компаније *Pheno Geno Roses (фото: Божанић Тањга, Б.)*

Водни дефицит и стратегије ефикасности коришћења воде (WUE)

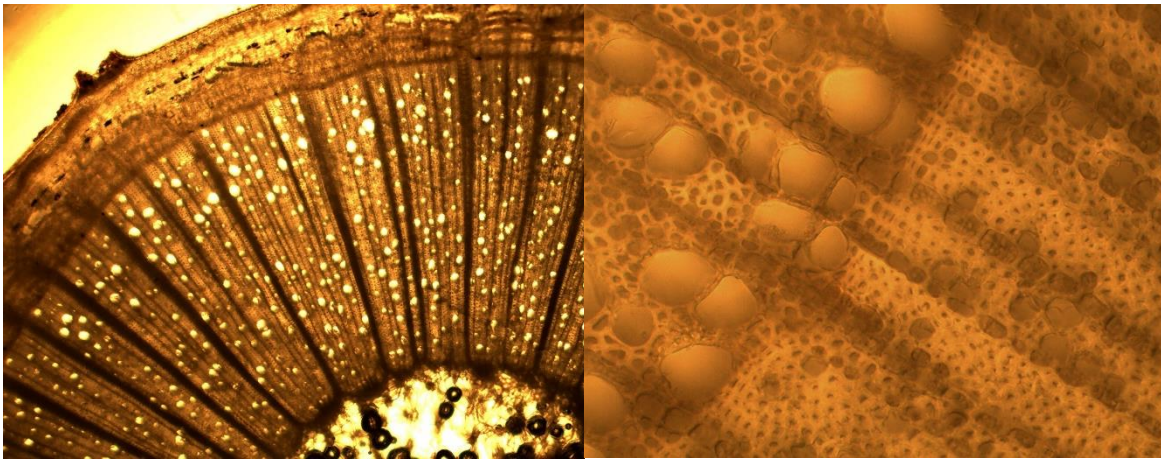
Објашњене високе температуре и екстремна инсолација у урбаним екосистемима ретко делују изоловано, будући да су готово увек праћени **критичним дефицитом доступне влаге**. У условима где „топлотна острва" и асфалтне површине драматично убрзавају евапотранспирацију, суша постаје примарни ограничавајући фактор опстанка. За оплемењивача, отпорност на сушу није само преживљавање без воде, већ способност биљке да оптимизује свој водни биланс кроз параметар познат као **ефикасност коришћења воде** (енг. „WUE - *Water Use Efficiency*").

Овај сложени одговор заснива се на минимум четири нивоа адаптације:

- **Морфолошко избегавање** где се селекција врши на основу особина које смањују губитак воде пре него што стрес наступи. То укључује развој дубљег и разгранатијег кореновог система способног да експлоатише влагу из дубљих слојева супстрата, као и смањење лисне површине или појаву склерофилности (кожасти листови).
- **Физиолошка контрола стома** када отпорни генотипови поседују „паметан" механизам затварања стома под утицајем апсцисинске киселине (ABA) већ при првим знацима пада водног потенцијала у зони корена. Тиме се спречава **кавитација** – пуцање воденог стуба у ксилему, што би за биљку значило иреверзибилно оштећење спроводног система.
- **Осмотско подешавање** које се дешава на молекуларном нивоу, а суштина толерантности лежи у способности ћелије да акумулира компатибилне осмотске материје попут пролина, шећера и калијумових јона. Ови молекули снижавају водни потенцијал ћелије, омогућавајући јој да „извуче" воду из исушеног земљишта и задржи **тургоров притисак**, који је неопходан за раст и структурну чврстину биљке.
- **Анатомско прилагођавање** приликом ког камбијум усмерава диференцијацију ћелија ка формирању ситнијих, али бројнијих трахеја и трахеида са задебљалим секундарним зидовима. У условима водног дефицита, биљка тежи стварању „сигурнијег" спроводног система, мањег промера ксилемских елемената што драстично смањује ризик од кавитације и емболије, јер је водени стуб у ужим цевима стабилнији под високим негативним притиском. Такође, појачана лигнификација ткива и већи удео механичких влакана обезбеђују структурни интегритет биљке чак и при делимичном губитку тургора, спречавајући трајно вењење и колапс меких ткива.

Савремена хортикултурна производња ретко се одвија у оптималним условима за раст и развој биљака. На територији Србије, последњих година доминирају семи-аридни услови које карактерише специфична смена екстрема: дуги периоди ваздушне и земљишне суше прекидају се наглим и обимним летњим пљусковима. Ови циклуси директно угрожавају коренов систем, јер нагла презасићеност земљишта водом елиминише неопходни кисеоник, доводећи до хипоксије али и аноксије (потпуни недостатак кисеоника). Управо оваква смена дефицита и сувишка влаге, уз пратећа температурна колебања земљишта која су се раније сматрала занемарљивим, диктира потребу за увођењем генотипова или подлога које поседују високу пластичност и толеранцију на абиотички стрес. Успешност биљке у оваквим околностима зависи од способности кореновог система или подлоге (уколико је биљка калемљена) да одржи стабилан водни статус упркос нарушеној структури земљишта. Индиректни утицаји

ових промена, иако теже мерљиви, често су пресудни за виталност биљке. Нестабилни услови доводе до измењене динамике раста, где уместо континуираног развоја настају изражени прекиди и нагли „налети“ раста током вегетације (слика 89).



Слика 89: Прилагођавање (не)доступности воде – видљиви прекиди и „налети” активности камбијума код руже (лево) и трешње (десно)
(*Фото*: *Наранџић, Т.*)

Концепт селекције према отпорности на климатске промене, као сет стресора у погледу неповољних температура и падавина, најбоље илуструју специјализовани програми попут Lorberg-овог „Climate Trees“. Расадник H. Lorberg, један од највећих у Европи, покренуо је овај програм као одговор на масовно пропадање традиционалних градских врста (попут *Aesculus hippocastanum* или *Acer pseudoplatanus*) услед климатских промена. Као директан одговор на глобалне климатске промене и све учесталије екстремне временске појаве, расадник Lorberg је сада већ давне 2009. године покренуо визионарски пројекат селекције отпорног дрвећа. За разлику од комерцијалних каталога, листа препорука у оквиру овог програма резултат је дугогодишњих симулација и стрес-тестова спроведених у наменским огледним пољима расадника, као и синтезе података из чувене GALK листе дрвећа. Научни кредибилитет овог програма почива на директној сарадњи са четири кључне институције (Humboldt-Universität zu Berlin, Berliner Hochschule für Technik, Institut für Erwerbs- und Freizeitgartenbau, Veitshöchheim и LLG Quedlinburg), а идентификовани су генотипови који не само да преживљавају стрес, већ на њега одговарају активном метаболичком и анатомском адаптацијом. Ови „климатски паметни” избори постају основа за савремено пројектовање, где се примарни фокус ставља на пластичност врсте.

Овај програм се не фокусира само на естетске атрибуте, већ на биофизичке перформансе дрвећа у урбаном окружењу. Врсте попут *Acer campestre* или *Quercus frainetto* у овом програму су одабране јер су доказале способност задржавања виталности и фотосинтетичке активности чак и када су изложене комбинацији топлотног стреса и ниске релативне влажности ваздуха. Врсте са GALK оценом „веома погодна“ и „погодна“ представљају најпоузданији избор за урбано зеленило, посебно у условима климатских промена, јер комбинују високу отпорност на стрес и широку применљивост у различитим типовима градских простора. (табела 32). Са друге стране, овде мора да се спомене и читава серија Resista® брестова, настала као резултат селекције на комбиноване биотичке и абиотичке факторе. Брест представља један од најстаријих и најзначајнијих европских културних таксона, цењен због своје прилагодљивости, импозантне круне и издржљивости. Међутим, опстанак овог рода

драстично је угрожен од 1920-их година споменутом појавом тзв. „холандске болести" коју изазива гљивица *Ophiostoma ulmi*. Овај патоген, који преносе инсекти из рода *Scolytus* (брестови поткорњаци), изазива специфичну одбрамбену реакцију биљке у виду стварања израслина у спроводним судовима. Те формације прекидају транспорт воде, што неминовно доводи до сушења целог стабла. Савремени одговор на ову фитопатолошку кризу представља увођење високоотпорних селекција, међу којима се посебно истиче програм Resista®. Ове сорте нису апсолутно имуне на присуство гљивице, али поседују супериорну физиолошку способност да превазиђу инфекцију већ у првој години без видљивих оштећења. Садња оваквих отпорних генотипова није само стратешка мера за очување биодиверзитета, већ и кључан корак ка рехабилитацији бреста као незаобилазног елемента урбаног пејзажа, који је поново способан да одговори на изазове антропогеног станишта, биотичке и абиотичке стресоре.

Важно је нагласити да је за коначну примену у градској средини кључна оцена GALK (Deutsche Gartenamtsleiterkonferenz), чији статус „врло погодан" или „погодан" представља највиши европски стандард поузданости. Ова меродавност произилази из чињенице да GALK Baumliste није само теоријска листа, већ живи регистар заснован на деценијском мониторингу у реалним условима градских пејзажа. Када GALK верификује одређени култивар, он заправо потврђује да је тај генотип прошао најстрожи филтер биолошке издржљивости, од отпорности на збијеност земљишта до толеранције на аерозагађење и екстремне топлотне таласе.

Табела 32: Селекције које су након вишегодишњих испитивања добиле статус „погодне" и „веома погодне"

Култивар (врста и сорта)	**Специфични „Climate Tree" механизам**	**Доминантни стрес који подноси**	**Најбоља примена у урбаној средини**
***Acer campestre* 'Elsrijk'**	Ситни, склерофилни листови; отпорност на болести	суша, збијено тло	Уски дрвореди, паркинзи
***Acer platanoides* 'Cleveland'**	Компактна крошња; толеранција на топлоту	топлота, збијање	Унутарградске улице
Alnus* × *spaethii	Брз раст; добра адаптација	збијено тло, влага	Паркови, улице
Carpinus betulus	Висока толеранција на резидбу и различита тла	збијање, сенка	Алеје, зелене баријере
***Carpinus betulus* 'Fastigiata'**	Компактна, густа крошња	збијање, сенка	Уске улице, формалне алеје
***Gleditsia triacanthos* 'Inermis'**	Смањена транспирација	суша, топлота	Урбани центри, тргови
***Gleditsia triacanthos* 'Skyline'**	Толеранција на екстремне услове	суша, топлота	Улице, уски профили
Liquidambar styraciflua	Физиолошка пластичност	умерена суша, топлота	Паркови, алеје

***Liquidambar styraciflua* 'Worplesdon'**	Стабилан раст; адаптација	топлота	Репрезентативни простори
Malus tschonoskii	Декоративност и адаптација	умерени урбани стрес	Паркови, мањи простори
Ostrya carpinifolia	Ксероморфне адаптације	суша, топлота	Суви урбани локалитети
Quercus cerris	Висока толеранција на екстреме	суша, топлота	Велики паркови
Quercus petraea	Дубок коренов систем	суша	Булевари, паркови
Robinia pseudoacacia	Азотофиксација; толеранција на сиромашна тла	суша, деградација	Индустријске зоне
***Sorbus aria* 'Magnifica'**	Мањави листови, смањена транспирација	суша	Улице, изложени терени
***Sorbus* × *intermedia* 'Brouwers'**	Толеранција на со и ветар	со, суша	Саобраћајнице
***Tilia americana* 'Nova'**	Висока виталност	умерени стрес	Паркови, широке улице
***Tilia cordata* 'Greenspire'**	Толеранција на сушу и топлоту	суша, топлота	Универзална примена
***Tilia cordata* 'Rancho'**	Уска крошња; урбана толеранција	збијање	Уске улице
***Tilia* × *europaea* 'Pallida'**	Толеранција на топлотно зрачење	топлота, суша	Булевари, алеје

Отпорност и толерантност урбане вегетације на присуство тешких метала и соли

За разлику од мраза или суше, који су често сезонског карактера, присуство вишка соли (салинитет) и тешких метала у супстрату представља перманентан стрес, нарочито у градским срединама. Соли за посипање путева током зиме, као и акумулација кадмијума (Cd), олова (Pb) и никла (Ni) у земљиштима поред саобраћајница, директно угрожавају виталност и естетску вредност декоративних врста. Интензиван раст светске популације у протеклих неколико деценија довео је до неконтролисане и убрзане урбанизације и индустријализације. Као последица тога, појавили су се значајни еколошки проблеми у урбаним срединама, међу којима је и загађење животне средине. Убрзана урбанизација и индустријализација наметнуле су нов, специфичан вештачки створени притисак на декоративне биљке. Урбани пејзаж више није само естетска категорија, већ суров полигон за опстанак генотипова изложених перзистентним загађивачима. За оплемењивање, присуство тешких метала попут Pb, Cd, Cu, Zn и Cr у супстрату и ваздуху није само еколошки проблем, већ параметар за селекцију биљака које могу послужити као активни биолошки филтери.

Таложење тешких метала у земљишту и вегетацији утиче негативно на елементарни састав листа и физиолошке процесе, што даље изазива инхибицију ензимских система и метаболичких процеса уопште. Повећан садржај тешких метала у биљним ткивима доводи до физиолошких, анатомских и морфолошких промена и као резултат тога, смањује се продукција органске материје. Токсични ефекти на биљке су мање-више специфични, и у великој мери зависе од особина самих елемената, односно, од физичких и хемијских особина њихових јона и органских комплекса. У највећем броју случајева, долази до промена у активности ензима, оштећења ћелијских мембрана и инхибиције раста кореновог система. Секундарне последице присуства тешких метала у биљкама су поремећај у водном режиму, активности фитохормона, усвајању јона, инхибиција фотосинтезе и транслокације асимилата. Многе биљне врсте су врло осетљиве на повећану концентрацију тешких метала, која изазива оштећења ткива или летални ефекат. Са друге стране, толерантне (отпорне) биљне врсте расту неометано и при великом садржају тешких метала. У механизме отпорности биљака на стрес тешких метала спадају избегавање стреса и механизми толеранције на стрес. Биљне врсте могу бити толерантне према једном тешком металу или према више њих (мултитолеранција). Поред тога, може се десити да из толеранције биљке према једном или више метала, произађе толеранција према неком другом металу (котолеранција или коинцидентална толеранција). Код неких биљака постоји толеранција без обзира на то да ли се налазе на контаминираном земљишту или не (конститутивна толеранција) (Kastori et al, 2008).

Савремени приступи оплемењивању декоративних врста за специфичне урбане услове примарно се ослањају на мониторинг – праћење и последичну селекцију базирану на биолошком одговору и мониторингу јединки унутар контаминираних станишта. Уместо искључивог ослањања на физичко-хемијске анализе супстрата и ваздуха, које пружају само тренутни увид у концентрацију полутаната, фокус се помера на биљку као интегратор стреса. Праћењем морфолошких и биохемијских промена код различитих генотипова омогућава се идентификација јединки које не само да преживљавају, већ показују висок степен хомеостазе – способности одржавања стабилних физиолошких функција упркос акумулацији тешких метала. Оплемењивачки процес у овом домену дефинише се као пасиван – посматрачки, са циљем идентификације генотипова који испољавају специфичне биоиндикаторске вредности. Као кључни параметри селекције издвајају се минимална деградација

пигмената фотосинтезе и стабилност флуоресценције хлорофила, а при излагању олову или кадмијуму. Такве јединке представљају примарни генетички фонд за стварање сорти/култивара са израженом адаптивном вредношћу. Традиционалне инструменталне методе мерења загађења дају податке о концентрацији појединачних елемената, али не говоре ништа о њиховом утицају на живи систем. Због тога се савремено оплемењивање ослања на биомониторинг. Док се нижи организми (маховине и лишајеви) губе у јако загађеним зонама, више биљке, а нарочито дрвенасте врсте, показују висок ниво адаптабилности.

У савременом оплемењивању, ефикасност врсте се више не мери само трајањем цветања, већ и њеном способношћу да функционише као био-филтер. Недавне студије на украсним жбунастим и дрвенастим врстама пружају јасне путоказе за селекцију генотипова намењених критичним градским зонама. Један од најупечатљивијих примера је селекција унутар родова попут *Spiraea* и *Lonicera*. Истраживања су показала да ове врсте поседују изражен капацитет за фитостабилизацију тешких метала попут олова и кадмијума. За оплемењивача је овде пресудан податак да одређени култивари имају способност да већину токсичних метала задрже у кореновом систему (тзв. низак транслокациони фактор), чиме се спречава контаминација надземних делова. Ово их чини идеалним за садњу у близини саобраћајница, где делују као „хемијски сунђери" који спречавају даље ширење загађивача кроз прашину и ваздух. Посебан напредак направљен је у оплемењивању врста попут *Hydrangea paniculata*. Док се код многих биљака излагање тешким металима манифестује кроз тешку хлорозу и некрозу, код хортензија су идентификовани генотипови који показују изузетну пластичност антиоксидативног система. Селекција се овде врши на основу активности ензима (попут супероксид-дизмутазе), који омогућавају биљци да неутралише слободне радикале изазване присуством метала. Ово практично значи да одређени култивари могу расти на деградираним земљиштима задржавајући своју примарну декоративну функцију, што је крунски циљ хортикултурног оплемењивања. Слично томе, код врста као што је *Berberis thunbergii*, студије указују на постојање значајног генетичког варијабилитета у одговору на салинитет и тешке метале. Одређени култивари су показали способност да „хиперакумулирају" специфичне метале у лисној маси без видљивих оштећења, што отвара могућност за њихову употребу у фиторемедијацији урбаних паркова. На тај начин, биљка се не посматра само као украс, већ као део „паметне зелене инфраструктуре" која активно поправља хемијски састав свог окружења. Додатну димензију овој „зеленој санитацији" даје селекција унутар рода *Dianthus*, где се код специфичних култивара препознаје изузетна генетичка пластичност у ризосферној имобилизацији загађивача. Каранфили, иако наизглед крхки, поседују способност акумулације великих концентрација олова и кадмијума примарно у кореновом систему, формирајући ефикасну биолошку баријеру која спречава миграцију токсичних елемената у више делове биљке и трофички ланац. Надаље, примена селекционих линија унутар рода *Populus* омогућава деконтаминацију супстрата кроз интензивну секвестрацију метала у дрвној биомаси. Захваљујући брзом расту и снажној транспирационој струји, тополе делују као природне пумпе које провлаче контаминирану воду кроз коренов систем, где се врши филтрација и „закључавање" метала у метаболички неактивне зоне стабла. Ови примери потврђују да селекција на основу биомаркера и специфичних транспортних протеина омогућава креирање декоративних заједница које су истовремено естетски супериорне и функционално незаменљиве у процесу пречишћавања урбане средине.

Оплемењивање се не врши само на отпорност, већ на капацитет складиштења. У савременом оплемењивању украсног дрвећа и жбуња, фокус се све више помера са

пуке естетске прихватљивости на способност биљке да делује као трајни биолошки трезор за тешке метале. Овај процес, познат као активна департманизација, представља софистицирану одбрамбену стратегију којом генотип штити своје виталне метаболичке центре – хлоропласте и репродуктивне органе – тако што токсичне елементе „закључава" у своје метаболички неактивне зоне. Кључни механизам ове заштите започиње у ризосфери, али се свој врхунац достиже унутар самог стабла. Врсте попут црне тополе (*Populus nigra*) и њених хибрида, као и беле врбе (*Salix alba*), демонстрирају изузетну ефикасност у овом домену. Користећи специфичне транспортне протеине, ове биљке активно пребацују јоне кадмијума и цинка у лумен ксилемских елемената и ћелијске зидове секундарног ксилема. Тамо се метали чврсто везују за лигнин и целулозу, постајући интегрални део неживе дрвне биомасе. На тај начин, биљка не само да преживљава у контаминираном супстрату, већ физички изолује токсине из биогеохемијског циклуса, делујући као природна „хемијска брана". Паралелно са складиштењем у дрвету, одређени генотипови користе кору као финалну депонију за сувишне елементе. Код брезе (*Betula pendula*) и платана (*Platanus* × *acerifolia*), идентификована је способност акумулације олова и цинка у ритидомима (мртвој кори). Кроз процес секундарног дебљања и старења стабла, ови метали се потпуно потискују из активног метаболизма ка спољашњим слојевима. Код платана је овај процес додатно унапређен кроз карактеристично љуштење коре, чиме биљка врши периодичну самосанитацију – самопречишћавање, уклањајући акумулиране загађиваче из свог система без икаквих фитотоксичних последица. Чак и када метали стигну до лисне масе, „паметни" генотипови примењују стратегију вакуоларне секвестрације. Код храста лужњака (*Quercus robur*) и изразито отпорног киселог дрвета (*Ailanthus altissima*), метали се помоћу фитохелатина „закључавају" у централне вакуоле или се депонују у трихоме (површинске длачице), чиме се чува функционалност фотосинтетског апарата. Из угла оплемењивања, селекција на ове особине – већи капацитет лигнификације, специфичне протеинске носаче и ефикасну компартментализацију – омогућава креирање нових култивара који нису само украс града, већ активни чиниоци у трајном побољшању еколошког статуса урбаних екосистема.

Разумевање биолошког одговора биљке на загађење представља само први корак, док се финална селекција заснива на ефикасности специфичних механизама заштите који постају главни критеријуми у процесу стварања нових култивара. Примарни задатак оплемењивача је идентификација и фаворизовање оних генотипова који поседују супериорну способност за контролу токсичности усвојених елемената на ћелијском и органском нивоу. У том смислу, селекција се усмерава у два дивергентна, али комплементарна правца, у зависности од намене будуће сорте у урбаном пејзажу. Први критеријум обухвата селекцију на искључивање (exclusion), где се тежи стварању генотипова чији корен делује као непропусна баријера за токсичне јоне. Ова особина је од критичног значаја за биљке које се планирају за јавне површине са високом фреквенцијом људи, попут дечијих игралишта и вртића, јер спречава контаминацију надземних делова и цвета. Други, подједнако важан критеријум, јесте селекција на унутрашњу толеранцију и активну биоакумулацију. Овде се пажња поклања генетичком капацитету за интензивну синтезу фитохелатина и металотионеина. Ови протеини делују као молекуларни „сунђери" који везују јоне тешких метала у стабилне, нетоксичне комплексе, депонујући их у вакуоле. На тај начин, биљка не само да опстаје у загађеној средини, већ активно доприноси деконтаминацији супстрата (кроз процес фитоекстракције), чиме се потврђује њена функционална вредност у оквиру зелене инфраструктуре града.

Када су у питању соли, излучивање је још један пример како биљке балансирају њихов вишак у супстрату, дајући полазну основу за даље оплемењивање. У оквиру оплемењивања на толерантност према салинитету, род *Salvia* служи као модел за проучавање два дивергентна одбрамбена механизма: акумулације са пратећом сукулентношћу и активног искључивања соли, код три врсте истог рода (Ljubojević et al., 2017). Истраживања су потврдила да врста ***Salvia splendens*** примењује стратегију „бубрења" листова као одговор на повишен салинитет. Код ове врсте, јони соли се депонују унутар ткива, што изазива повећање волумена ћелија и видљиву хипертрофију (сукулентност). Иако овај механизам омогућава привремени опстанак, он неминовно води ка значајним визуелним оштећењима и деформацији хабитуса, што је са аспекта хортикултуре мање пожељна особина за јавно зеленило под високим салинитетом. Код врсте *S. coccinea* овај ефекат је био на знатно мањем нивоу. Насупрот томе, врста ***Salvia farinacea*** испољава супериорнији механизам **излучивања (ексклузије)** соли. Уместо задржавања штетних јона у мезофилу листа, ова врста их активно транспортује и елиминише преко површинских структура, чиме се избегава деформација ткива и чува висока естетска вредност биљке. Ова генетички условљена разлика указује на то да је за екстремно заслањена станишта, попут разделних трака уз саобраћајнице, неопходно вршити селекцију на бази „ексклузије" коју поседује *S. farinacea*. Током наведене студије било је интересантно приметити да декоративност и виталност испитиваних врста рода *Salvia* расте од контролног третмана без примене соли до примењене концентрације од 2,90 g/l, а затим опада према максималној концентрацији соли од 5,80 g/l што се јасно уочава на слици 90. Врста која је најјаче реаговала на примену соли, била је *S. splendens*, где се на сам додир биљака запажало интензивно опадање латица и листова, биљке су биле издужене, а стабла су била крта, док је то код врсте *S. coccinea* било мање изражено. Као најотпорнија показала се *S. farinacea*, будући да је опадање латица и листова било знатно слабије приметно, односно било је потребно јаче задрмати биљке како би дошло до опадања. Међутим, њихов мирис је био знатно интензивнији, него пре почетка третирања биљака са концентрацијама соли, што је и било за очекивати будуће да су у свом истраживању Aziz et al., (2013) већ доказали, да се услед стреса проузрокованог солима у биљкама рода *Salvia* повећава садржај етарских уља.

Истраживања потврђују да одређени генотипови рода *Ocimum* (босиљак) поседују готово идентичан механизам активне ексклузије соли као врста *S. farinacea*, користећи селективно усвајање јона и њихову ефикасну елиминацију преко површинских структура чиме се спречава осмотски шок и деформација мезофила листа. Сличне **Вавилове хомологне стратегије** присутне су и код рода *Rosmarinus* (рузмарин), где ксероморфна грађа и специфични трихоми обезбеђују структурну заштиту и секрецију, док се унутар рода *Lavandula* (лаванда) селекционе линије крећу од осетљивих јединки склоних сукулентности до супериорних ексклудора соли. Познавање ових хомологних низова олакшава процес селекције за урбана станишта јер омогућава предикцију отпорности на основу заједничких морфолошких маркера, фаворизујући генотипове који задржавају естетску вредност и виталност под високим концентрацијама соли.



Слика 90: *Salvia splendens* (лево) и *Salvia farinacea* (десно) пре и након огледа са растућим концентрацијама соли у супстрату (*фото: Љубојевић, М.*)

Оплемењивање подлога за калемљење хортикултурног биља

Надземни део биљака и декоративност бројних органа предмет су интересовања велике већине истраживача и оплемењивача хортикулутрног биља. Међутим, једнако важан, ако не и важнији за нормално функционисање читавог биљног организма је скривени, неугледни део – коренов систем, са бројним виталним улогама. Због своје неприступачности, коренов систем није толико популаран међу научницима и практичарима, иако завређује знатно више пажње уколико се желе постићи биљке које су и декоративне и функционалне. Док се селекција племки примарно заснива на естетским и терморегулационим својствима надземног система, оплемењивање подлога представља стратешки императив за опстанак биљке у антропогеном станишту. Подлога није само механички ослонац, већ комплексна физиолошка баријера која прва ступа у интеракцију са дефицитом кисеоника, високим осмотским притиском заслањеног земљишта и механичким отпором збијеног супстрата. Кроз пажљиву селекцију подлога на побољшану хидрауличну проводљивост и способност фитостабилизације токсичних елемената, омогућава се пуна експресија климатске отпорности калемљене сорте, чиме се затвара круг функционалности биљке у зеленој инфраструктури града или заснованом комерцијалном засаду.

Пут воде и минералних материја кроз биљку

Коренов систем представља софистицирану подземну мрежу чија примарна улога превазилази просто усвајање воде и минералних материја. Он је темељ који пружа механичку потпору усправном расту надземног дела и служи као витални резервоар хране за биљку. У хортикултурној пракси, ова мрежа се посматра као организовани систем у којем су компоненте повезане у виду динамичне тополошке структуре. Скелетни корени, чији се животни век често подудара са животом целе биљке, чине стабилну инфраструктуру и примарне путеве транспорта, док фини жиличасти корени представљају зону најинтензивније метаболичке размене. Иако се ове две категорије често разликују само по пречнику, њихова права природа лежи у функционалности; фини корени су сезонски, подложни одумирању и обнављању, што коренов систем чини једним од најпластичнијих делова биљног организма. Ефикасност усвајања ресурса директно зависи од архитектуре и геометријске организације корена у три димензије. Примена неинвазивних метода попут 3D моделовања и употребе гео-радара омогућава сагледавање ове структуре без изазивања трајних оштећења на стаблима. Разумевање просторног распореда је кључно јер спољашњи фактори, попут нагиба терена или специфичности садње, често доводе до асиметричног развоја главног корена. На тај начин, архитектура корена постаје одлучујући фактор који одређује количину потенцијално доступне воде и стабилност биљке на датој подлози. Пут воде од земљишта до надземних органа подразумева сложену интеракцију радијалног и аксијалног транспорта. Радијални ток представља бочни пут од површине корена до ксилемских елемената, при чему раствор пролази кроз ткива користећи апопластични, симпластични и трансцелуларни пут. Иако је отпор цитоплазме знатно већи од отпора ћелијских зидова, присуство ендодермиса са Каспаријевим појасевима делује као биолошки филтер који приморава воду да уђе у живу плазму ради селективног пропуштања материја у централни цилиндар. Аксијални транспорт, с друге стране, представља вертикално кретање кроз

трахеје и трахеиде ка стаблу, а његов капацитет се код вишегодишњих биљака природно повећава кроз процес секундарног дебљања.

У селекцији подлога, разликовање укупне површине корена од његове активне површине представља прекретницу у разумевању водне ефикасности. Док укупна површина обједињује масу, запремину и дужину свих корена, само активна површина одражава стварни ниво метаболичке активности и капацитет за апсорпцију. Код дрвенастих врста, удео активног корена је знатно мањи него код једногодишњих биљака због природног оплутњавања ткива, а вредност ове површине правилно опада са смањењем бујности подлоге. Коначно, водни статус племке највише зависи управо од ове активне површине, а не од укупне биомасе корена, што наглашава важност избора подлога са високо функционалним жиличастим системом који може адекватно одговорити на потребе транспирације и раста.

Испитивањем корелација особина кореновог система, утврђене су веома уске везе између неколико веома важних морфолошких параметара од значаја у селекцији подлога. Укупна дужина кореновог система одређена компјутерском методом у високој је корелацији са активном површином корена, те сувише бујни генотипови са веома разгранатим кореновим системом могу се са сигурношћу одстранити приликом селекције слабобујних подлога. Такође, између активне површине кореновог система и његове масе и запремине, установљене су статистички високо значајне позитивне корелације. Ово знатно олакшава иницијални предселекциони процес на основу запремине кореновог система, а на нивоу издвојених селекција корелативна веза може бити потврђена анализом оба селекциона критеријума, активне површине усвајања воде и запремине кореновог система.

Селекционе критеријуме који се односе на радијални пут усвајања воде неопходно је допунити анализом аксијалног транспорта, односно карактеристикама ксилема и флоема. Употреба анатомских истраживања у оплемењивању подлога има дугу традицију, почевши још од половине прошлог века и чувених истраживања у Ист Молингу. Тада је постављен темељ селекције слабобујних подлога за јабуку заснован на уделу ксилема и флоема на попречном пресеку корена, при чему је доказано да је процентуално учешће секундарног ксилема у директној корелацији са каснијом бујношћу надземног дела племке. Водни статус стабла примарно је одређен његовом хидрауличном проводљивошћу. Број и пречник трахеја, уз специфичан однос дебљине ксилема и флоема, представљају главне факторе којима подлога регулише вегетативни потенцијал биљке. Хидраулична проводљивост пресудно зависи од дијаметра самих трахеја; према физичким законитостима, она је пропорционална збиру свих пречника трахеја подигнутих на четврти степен. Оваква математичка зависност указује на то да чак и минималне варијације у пречнику проводних судова имају експоненцијални утицај на теоретску проводљивост корена. У пракси, слабобујне подлоге карактерише значајно нижа хидраулична проводљивост у поређењу са бујним генотиповима. Иако су механизми којим подлога редукује бујност комплексни, основна претпоставка је да су мањи број и пречник трахеја кључни параметри за идентификацију слабобујних подлога. Код брзорастућих биљака са великом транспирационом површином, већи проводни судови омогућавају лакше кретање воде до места потрошње, уз драстично смањен отпор. Испитивања водног статуса указују на то да хидраулична проводљивост читавог кореновог система, посматраног као јединствена мрежа канала, пружа поузданију слику о стању племке него анализа појединачних корена. Унутар те мреже, ксилем ефикасно прикупља

радијално усвојену воду и проводи је ка надземном делу, при чему сам начин гранања не представља препреку. Напротив, проводљивост грана вишег реда је за преко 10% већа од суме аксијалне проводљивости грана нижег реда, што потврђује изванредну ефикасност хидрауличног система који подлога формира. Иако механизми анатомске контроле бујности представљају комплексно поље истраживања, јасно је да ксилем корена показује знатно већу ефикасност у спровођењу воде у односу на ксилем гранчица. Ова разлика произилази из специфичних услова средине, док је корен подржан супстратом и заштићен од наглих стресова, што му омогућава развој великих спроводних елемената за бољи транспорт, гранчице су изложене ветру, температурним осцилацијама и водном дефициту. Као одговор на те изазове, надземни делови формирају бројније али мање трахеје, које поред транспорта воде пружају неопходну механичку потпору биљци.

С обзиром на то да је проток воде математички пропорционалан четвртом степену пречника капиларне цеви, чак и минималне разлике у димензијама спроводних елемената драматично мењају хидрауличну проводљивост. Ниска проводљивост подлоге директно смањује водни потенцијал стабла и лимитира отвореност стома, што последично смањује фотосинтетску активност. Код коштичавих воћака попут трешње и вишње, овај процес ефикасно редукује стопу раста младара, при чему генетички детерминисан квалитет и крупноћа плода остају ненарушени. Управо ова дисоцијација између вегетативног раста и квалитета плода чини слабобујне подлоге идеалним за интензивне воћне засаде или урбане вртове.

Главни селекциони циљеви приликом оплемењивања подлога

Процес селекције и каснијег званичног признавања генотипа као подлоге представља комплексан вишегодишњи задатак који обједињује генетички потенцијал врсте са захтевима савремене хортикултуре и пејзажне архитектуре. Да би се одређени селекциони материјал квалификовао за статус признате подлоге, он мора конзистентно испољити следећи скуп биолошких и производних карактеристика – компатибилност, регулацију бујности и архитектуре, подстицање плодоношења, лакоћу умножавања, отпорност/толерантност на болести и штеточине, као и одсуство формирања изданака.

Дугорочна компатибилност

Компатибилност између подлоге и племке представља најсуптилнији, а истовремено и најкритичнији аспект оплемењивања, јер дефинише дуговечност биљке кроз способност два различита генетичка организма да срасту у нераскидиву физиолошку целину. Овај процес започиње формирањем калусног ткива, али се његова права суштина огледа у каснијој диференцијацији васкуларних ткива, где се ксилемски и флоемски елементи морају савршено надовезати како би омогућили двосмерни проток воде и асимилата. Сваки облик инокомпатибилности, било да је изазван анатомским дисконтинуитетом или биохемијским одбијањем на нивоу ћелијских зидова, ствара „уско грло” које биљку осуђује на превремено старење или изненадни лом под теретом сопственог рода или волумена круне. Инкомпатибилност је врло често праћена повећањем фенолних и полифенолних једињења указујући на поменуте сложене биохемијске процесе након калемљења удаљених таксона. Компатибилност подлоге и племке даље не зависи само од механичког поклапања камбијума и меристемских ткива и биохемијског препознавања међу чиниоцима, него и од генетички условљене динамике секундарног дебљања врста које се спајају (слика

91 и 92). Компатибилност је најчешће највећа када је удаљеност таксона најмања, односно када се калеми у оквиру исте врсте, док са удаљавањем врста опада и компатибилност. Нивои неслагања могу ићи од апсолутног неформирања спојног места, па до чак десетак година задовољавајућег раста и развоја праћеног изненадним колапсом у наредној години.



Слика 91: Кривудање дрвета – секундарног ксилема и кривљење дебла код некомпатибилне комбинације подлоге и племке (*фото: Љубојевић, М.*)



Слика 92: Потпуно правилно формирано дрво и правилан раст дебла код компатибилне комбинације подлоге и племке (*фото: Љубојевић, М.*)

Регулација бујности и архитектуре круне

Један од примарних циљева оплемењивања подлога је контрола вегетативног прираста племке. Селекција се врши у правцу патуљастог раста (енг. „*dwarfing*“), средње бујности или бујности, што омогућава прецизно планирање волумена биљке у засаду или ограниченом вртном и градском простору. Кроз специфичне анатомске карактеристике, превасходно преко мањег броја и дијаметра трахеја у ксилему, слабобујна подлога ограничава хидраулични капацитет и проток воде ка племци, чиме се контролише интензитет вегетативног пораста. Управо на овој прецизној контроли физиолошких процеса кроз подлогу почива комплетна основа савременог воћарства и концепт интензивне производње. Транзиција са традиционалних, екстензивних засада на вискоинтензивне системе густе садње омогућена је искључиво захваљујући селекцији подлога које врше ефикасну прерасподелу усвојених материја. Уместо неконтролисаног улагања енергије у дрвну биомасу и скелетне гране, слабобујне и средње бујне подлоге репрограмирају метаболизам племке ка генеративним органима, чиме се постиже максималан принос. Ово омогућава раније ступање у род, већи број садница по јединици површине и формирање уских, осветљених крошњи које су потпуно прилагођене механизацији, дигитализованом мониторингу и прецизном хортикултурном менаџменту.

Слично као у воћарству, у хортикултури се користе вегетативне подлоге које ограничавају пораст племке, али и за добијање специфичних стабала на тачно

одређеној висини. Регулација бујности и архитектуре круне код култивара са падајућим крошњама (pendula), кугластим формама (globosa) или коктел стабала (калемљењем више различитих варијетета на исту основу) примарно се заснива на синергији између генетичког потенцијала племке и структурне улоге подлоге. Код врста као што су *Acer platanoides* 'Globosum', *Fraxinus excelsior* 'Nana' или *Catalpa bignonioides* 'Nana', специфична архитектура се постиже техником високог калемљења на дебло сродне, бујне врсте, најчешће на висини од 1,8 до 2,2 метра. У овом систему, подлога преузима улогу трајног, вертикалног дебла које дефинише висину стабла, док племка, захваљујући скраћеним интернодијама и густом гранању, формира правилну геометријску круну без централне водилице. Код врста као што су жалосни дуд (*Morus alba* 'Pendula'), жалосни брест (*Ulmus glabra* 'Camperdownii') или кугласти багрем (*Robinia pseudoacacia* 'Umbraculifera'), подлога такође дефинише висину стабла. Овде се користи „високо калемљење" (на 2–2,5 метара висине), где подлога мора имати изразиту механичку чврстину и идеалан афинитет са племком како би издржала тежину густе, често асиметричне круне. Код кугластих форми, подлога са слабијим радијалним прирастом је пожељна јер спречава пребрзо ширење круне, чиме се дуго задржава жељени геометријски облик без пречесте резидбе. Избор адекватне подлоге је пресудан не само за виталност и исхрану племке, већ и за механичку стабилност, јер снажан коренов систем бујне подлоге мора да компензује велики отпор ветру који пружа густа, непрозрачна кугласта крошња у урбаним дрворедима. Физиолошки посматрано, спојно место делује као својеврсна баријера у транспорту хормона, посебно ауксина, што додатно потиче бочно гранање и доприноси компактности круне.

Иако су подлоге у воћарству према пореклу јасно подељене на генеративне (из семена) и вегетативне, механизми којима патуљасте подлоге ограничавају пораст и даље су предмет интензивних научних дебата. Постоје три доминантне теорије које покушавају да објасне овај феномен кроз анатомске, физиолошке и биохемијске промене, те их учини сигурним селекционим параметрима, који се могу брзо детектовати на хиљадама сејанаца:

- Хормонска теорија по којој ауксин, који се синтетише у надземном делу, код слабобујних подлога спорије стиже до корена услед деградације изазване специфичним оксидазама и фенолним једињењима. Смањен прилив ауксина резултира нижом продукцијом цитокинина у корену, што на крају води до инхибиције вегетативног пораста племке.

- Теорија фенолне баријере претпоставља да је у пределу спојног места проток ауксина и функционалност спроводних ткива редукова. Иако је код на пример врста рода *Prunus* често констатован висок садржај фенолних једињења на месту калемљења, узрочно-последична веза са патуљастим растом још увек није апсолутно потврђена.

- Хидраулична теорија се ослања на смањен транспорт воде и нутријената кроз спојно место, што је директна последица већ објашњеног мањег броја и пречника трахеја код слабобујних подлога. Смањена хидраулична проводљивост драстично смањује водни потенцијал листа и лимитира раст младара.

Генеративни потенцијал и плодоношење

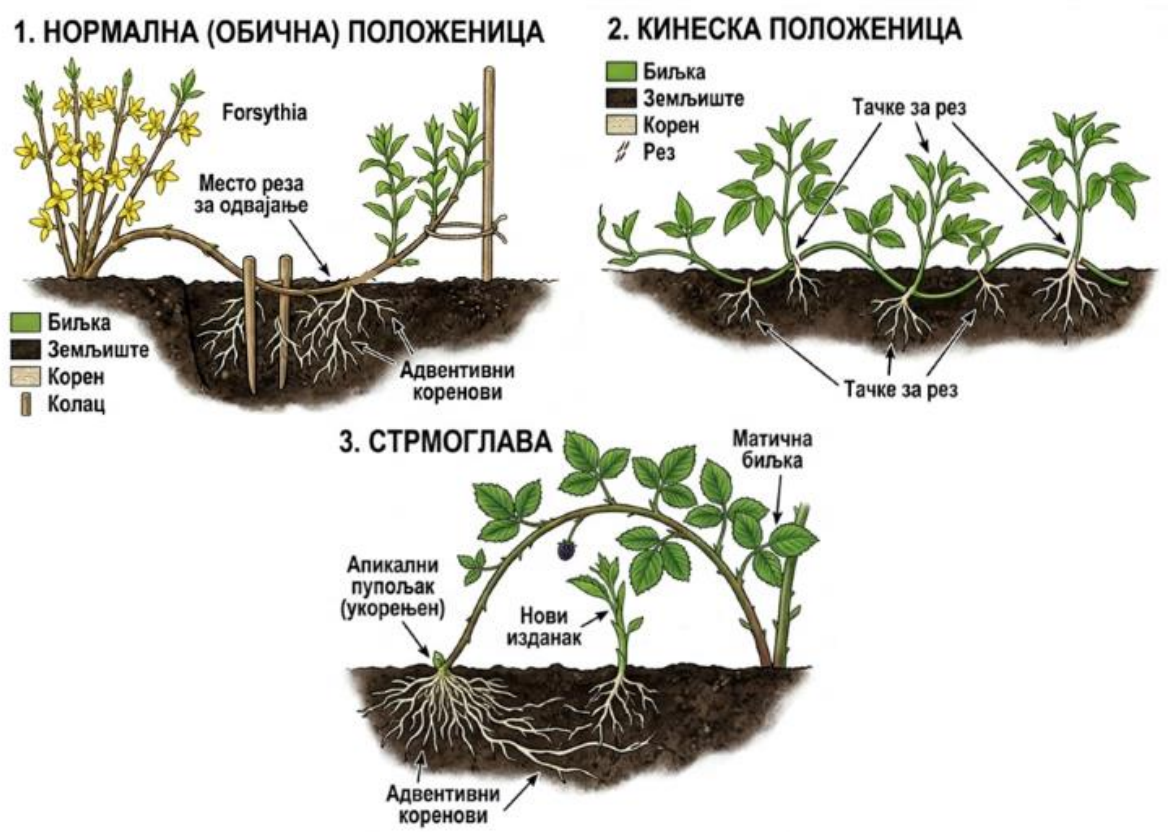
У хортикултурној пракси, подлога се вреднује према способности да убрза прелазак племке из јувенилне у репродуктивну фазу. Ово подразумева рано, редовно и обилно цветање, као и стабилну продукцију плодова, што биљци даје пуну естетску и функционалну вредност у професионалним засадима и урбаним амбијентима. Утицај подлоге на генеративни потенцијал остварује се кроз сложену физиолошку редистрибуцију асимилата. Слабобујне подлоге, захваљујући специфичној анатомији спроводних судова, ограничавају вегетативни раст и усмеравају енергију ка диференцирању цветних пупољака. Увођење слабобујних подлога у савремену воћарску производњу омогућило је засаде са високом продуктивношћу и раним ступањем у период плодоношења. Главни циљ употребе ових подлога је редукција вегетативне масе, чиме се директно повећава квантитет и квалитет плодова, као и ефикасност производње уз значајно смањење трошкова одржавања. У овом систему, подлога делује као примарни извор воде, минералних материја и место синтезе цитокинина, док је племка одговорна за производњу фотоасимилата неопходних за раст корена и складиштење енергије. Рани прелазак у генеративну фазу истовремено значи и мањи прилив асимилата у коренов систем јер биљка мора да исхрани велики број генеративних пупољака и плодова. Како из године у годину биљка „штеди“ на хранивима које шаље у подземни део, коренов систем бива контролисане бујности, те шаље све мање воде и минералних материја, чиме се затвара круг у контоли бујности где оба ентитета делују синергистички у правцу патуљастог раста целе биљке.

Лакоћа умножавања

Економска одрживост подлоге у хортикултури директно зависи од лакоће њеног умножавања, јер се у производњи воћака, винове лозе и украсног садног материјала тражи велика количина униформних, квалитетних садница за паркове, урбане баште, приватне вртове и комерцијалне расаднике. Признате подлоге морају омогућити масовну вегетативну пропагацију (нагртањем, резницама или *in vitro* културом) уз потпуно очување генетичке униформности у погледу бујности, отпорности, компатибилности са племком и естетских особина (облик круне, боја цвета, величина). Генетичка униформност је камен темељац те предвидивости. Када пејзажни архитекта пројектује дрворед, он рачуна на то да ће свако стабло у низу имати идентичну бујност и архитектуру круне. Подлога овде игра улогу „регулатора”, она утиче да све племке, без обзира на варијације у микролокацији, остану уједначене. На пример, код ружа стаблашица, било какво генетичко одступање у бујности подлоге довело би до тога да нека стабла прерастају друге, чиме се неповратно нарушава геометрија и визуелни ритам врта. Стога је императив да подлога кроз вегетативну (клонску) пропагацију у потпуности очува све своје особине, од отпорности до компатибилности са племком. Са друге стране, у интензивним засадима густе садње, генетичка **униформност вегетативно размножених подлога** представља основну технолошку претпоставку за успостављање и одржавање стабилног производног система. Чак и минимална одступања у бујности подлоге, на нивоу од свега 10%, доводе до нарушавања архитектуре читавог засада. Бујнија стабла ремете светлосни режим унутар круне суседних јединки, чиме се директно деградира интензитет фотосинтезе, смањује прозрачност и повећава ризик од инфекција патогенима, што на крају резултира неједнаким квалитетом и величином плодова. Висок степен хомогености калемљених садница омогућава потпуну стандардизацију агротехничких и

помотехничких мера. Тиме се гарантује да се све операције од прецизне резидбе и фертигације, до интегралне заштите и механизоване бербе, могу спроводити симултано и по јединственом протоколу за целу парцелу (цео засад). На овај начин, вегетативна подлога постаје примарни регулатор ефикасности, који обезбеђује максималну искоришћеност ресурса и предвидивост приноса у дугом временском периоду.

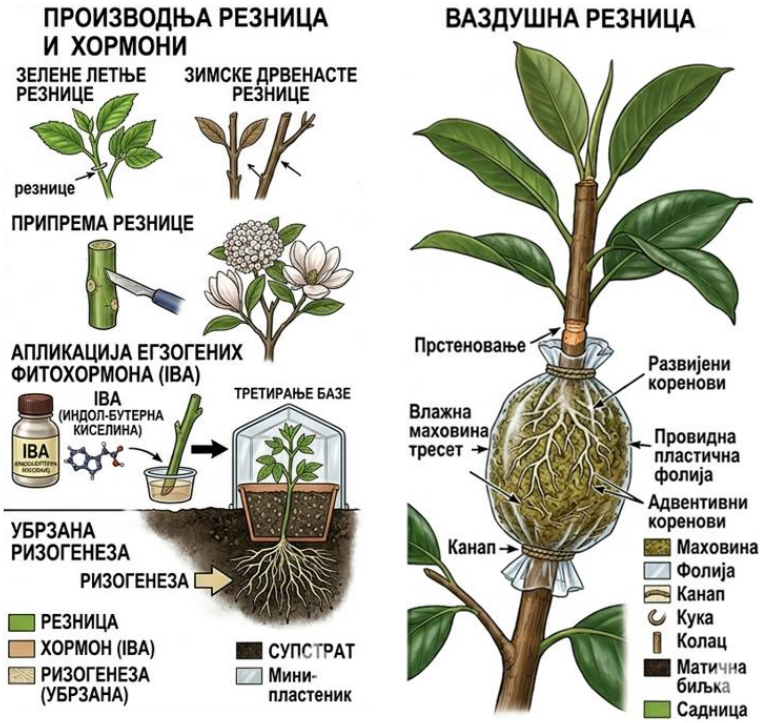
Примена специфичних метода вегетативног размножавања директно детерминише ефикасност производње подлога за декоративне таксоне и воћке. Нагртање представља стандардизовану методу која подразумева радикално скраћивање матичних биљака и континуирано нагртање супстратом, чиме се индукује генерисање адвентивног кореновог система на младим избојцима. Слично нагртању, старе али ефикасне методе подразумевају размножавање различитим типовима положеница, приказаних на слици 93.



Слика 93: Три основна типа размножавања хортикултурног биља положеницама – обичном, кинеском и стрмоглавом (*фото: Љубојевић, М.*)

За производњу подлога код декоративних врста примарно се примењује метод репродукције резницама. Коришћењем зимских дрвенастих или зелених летњих резница, уз апликацију егзогених фитохормона, првенствено индол-бутерне киселине (IBA), постиже се убрзана ризогенеза (развој кореновог система), најчешће у контролисаним условима пластеника и стакленика. Специфичан вид умножавања представља ваздушна резница или ваздушна положеница. Марготирање (ваздушна резница) представља изузетно ефикасан и сигуран метод вегетативног размножавања магнолија, посебно погодан за крупноцветне сорте које се тешко укорењују класичним резницама. Ова техника се изводи у фази активног раста биљака, најчешће у касно пролеће или рано лето, на једногодишњим или двогодишњим леторастима.

Процес започиње на мајчинској биљци прстеновањем коре, при чему се уклања узак појас коре и камбијума на одабраној грани. Рана се затим третира фитохормоном за укорењавање (нпр. IBA) и облаже влажном тресетном маховином (сфагнум), која се чврсто умотава провидном пластичном фолијом да би се очувала неопходна влага. Када се кроз пластику јасно уочи снажно развијен коренов систем, нова биљка се оштрим резом одваја од матичног стабла, пажљиво сади у хранљиви супстрат и негује у сенци до потпуног адаптирања. Овај метод омогућава добијање квалитетних, укорењених како садница, тако и подлога магнолије већ током исте вегетационе сезоне, што значајно убрзава процес производње у односу на класичне методе (слика 94).



Слика 94: Производња подлога зеленим, зрелим резницама и марготирањем (*фото: Љубојевић, М.*)

Ипак, највиши степен технолошке развијености представља раније детаљно објашњена *in vitro* микропропагација. Овај систем не обухвата само мултипликацију материјала, већ служи и као метода за елиминацију патогена и масовну производњу безвирусног (санитарно исправног) материјала.

Интегрисана биотичка и абиотичка отпорност

Поред споменутог безвирусног садног материјала, у хортикултури неопходно је обезбедити подлоге које поседују неки вид толерантности или отпорности на болести и штеточине кореновог система. Истовремено, подлога мора ефикасно одговорити на абиотичке стресоре као што је висок салинитет, збијеност земљишта и дефицит кисеоника.

Када је реч о биотичкој отпорности, подлоге треба да поседују урођену толерантност или отпорност на најважније патогене и штеточине кореновог система. То укључује отпорност на инсекте као што је крвава ваш, али и на патогене гљиве и оомицете, попут фитофторе, која изазива трулеж корена и кореновог врата. Код воћака (јабука, крушка, трешња, винова лоза) избор отпорних подлога значајно смањује потребу за хемијском заштитом и повећава стабилност приноса. Слично томе, код орнаменталних врста (руже, украсно дрвеће и жбуње) отпорне подлоге доприносе очувању декоративних својстава и смањењу губитака у урбаним и парковским засадима.

Са друге стране, абиотичка отпорност односи се на способност подлоге да се прилагоди раније обрађеним неповољним условима средине. Висок салинитет земљишта може довести до физиолошког сушења биљака, док збијеност земљишта смањује порозност и онемогућава нормалну аерацију кореновог система. Подлоге које су толерантне на овакве услове омогућавају бољи пријем садница, стабилан раст и већу отпорност на стрес. Интеграција биотичке и абиотичке отпорности посебно је важна у условима климатских промена и интензивне производње. Како је у једној биљци – генотипу подлоге тешко наћи толерантност или отпорност на већи број негативних фактора, комбиновање резистентних подлога и племки води сигурнијем и одрживијем систему. Комбинација отпорних подлога и квалитетног сортимента омогућава оптимално функционисање биљке, боље искоришћење воде и хранљивих материја, као и већу ефикасност производње. Код орнаменталних врста, овај приступ доприноси и одрживости урбаног зеленила, где су биљке изложене вишеструким стресовима (загревање, загађење, ограничен простор за корен).

Одсуство коренових изданака

Појава коренових изданака представља један од најзначајнијих деградационих фактора у професионалном одржавању зелених површина, јер директно нарушава физиолошки, морфолошки и естетски интегритет калемљеног споја. Ова појава је последица регенеративног потенцијала подлоге, која, под утицајем различитих стресних фактора или неправилне агротехнике, активира спавајуће пупољке и формира сопствене изданке. Са биолошког аспекта, формирање изданака из подлоге доводи до поремећаја у расподели асимилата и воде. Подлога, као физиолошки доминантан део у условима стреса, преусмерава токове хранљивих материја ка сопственом вегетативном расту, чиме племка трпи хронични дефицит ресурса. Последица је слабљење раста, редукција лисне масе, смањена декоративност и, код воћака, пад приноса и квалитета плодова. У екстремним случајевима долази до потпуног преузимања функције од стране подлоге, што резултира физиолошким „гушењем“ племке. У декоративној хортикултури, где се често користе калемљене форме са јасно дефинисаним хабитусом, овај проблем има и изражен естетски аспект. На пример, код стаблашица као што је *Fraxinus excelsior* ‘Nana’, избијање изданака испод места калемљења доводи до развоја снажних, усправних грана типичних за

основну врсту, чиме се потпуно губи компактна, кугласта форма крошње. Слична појава се јавља код калемљених ружа, где подлога (најчешће дивље врсте рода *Rosa*) формира бујне, трновите изданке који брзо надрастају племку и визуелно доминирају биљком (слика 95). Код воћака, појава коренових изданака је такође широко распрострањена. Код шљиве, трешње и вишње, као и код леске, подлоге често имају изражену склоност ка формирању изданака из корена, што доводи до отежаног спровођења агротехничких мера (слика 95). Фактори који подстичу појаву коренових изданака су бројни. Механичка оштећења корена (нпр. приликом обраде земљишта), неправилна резидба, стрес услед суше или прекомерне влаге, као и лош избор подлоге у односу на услове станишта, могу значајно повећати интензитет ове појаве. Такође, ако је место калемљења закопано испод површине земљишта, повећава се вероватноћа да племка развије сопствен корен или да подлога интензивније избија.



Слика 95: Склоност подлога ка формирању коренових изданака код руже (лево) и шљиве (десно) (*фото: Љубојевић, М.*)

Успешно оплемењивање подлоге, са свим њеним карактеристикама отпорности и компатибилности, представља само прву половину пута ка стварању врхунског хортикултурног производа. Друга, подједнако критична фаза, односи се на племку, односно на избор и признавање сорти (култивара) које ће на тим подлогама донети жељену естетску или економску вредност. Без обзира на то колико је подлога супериорна у погледу прилагођености земљишту, њена крајња сврха дефинисана је особинама сорте која се на њу калеми, било да је то раскошан цвет магнолије, специфична форма круне украсног јасена или висок принос јабуке. Међутим, пут од новостворeног генотипа до широке примене у засадима, дрворедима и парковима Србије, строго је регулисан процес, који је предмет наредног поглавља.

Признавање сорти (култивара), интродукција и компаративни огледи

Развој нових сорти (култивара) представља један од најзначајнијих сегмената савремене хортикултуре. Свака нова сорта је резултат дугогодишњег научног рада, селекције и оплемењивања, али истовремено и облик интелектуалне својине који заслужује правну заштиту. У хортикултури, посебно код цветних и дрвенастих врста, признавање сорти има додатну тежину јер оне обликују не само производњу, већ и културни, естетски и пејзажни идентитет простора.

Признавање сорти подразумева да нови генотип мора бити јасно различит од постојећих, уједначен у својим особинама и стабилан кроз више генерација. Ови критеријуми се проверавају кроз међународно прихваћене методе, попут DUS теста (DUS – Distinctness, Uniformity, Stability, односно различитост, уједначеност и стабилност), који обезбеђује да нова сорта има свој јединствени идентитет. Код хортикултурних врста то често значи праћење морфолошких и декоративних особина – боје и облика цвета, трајања цветања, форме крошње или квалитета плода. Како је споменуто у уводним деловима уџбеника, бројне су категорије хортикултурног биља, још бројније њихове врсте, подврсте, варијетети и форме, а на то све и још многобројније њихове особине које су предмет оплемењивања, које је врло динамично – променљиво у простору и времену.

Поред домаће флоре, често се диверзитет хортикултурног биља надопуњује интродукцијом страног материјала. Интродукција, односно увођење сорти из других земаља у домаће услове, представља други важан аспект. Она омогућава проширење асортимана, уношење нових декоративних и воћних врста и прилагођавање глобалних достигнућа локалним условима. Међутим, интродукција захтева пажљиву процену адаптабилности сорти на климатске и биотичке факторе, као и њихову прихватљивост на тржишту.

Да би се нова сорта у потпуности потврдила, неопходно је спровести компаративне огледе. Они омогућавају поређење нових генотипова са стандардним сортама, како би се утврдиле њихове предности и специфичности. Код цветних врста огледи се усмеравају на декоративне вредности, док се код дрвенастих врста акценат ставља на принос, квалитет плода и отпорност на болести. На тај начин се обезбеђује да нова сорта не само да испуњава законске услове, већ и да има практичну вредност у производњи и употреби.

Сорта (шире посматрано у хортикултури) или култивар (карактеристичан за орнаменталну хортикултуру) представља посебан облик интелектуалне својине, јер је резултат дуготрајног и стручног селекционог рада оплемењивача. Правна заштита сорти омогућава признавање ауторства и економских права ствараоцу сорте, чиме се подстичу иновације у биљној производњи и унапређује пољопривредни сектор. Заштићена сорта мора бити јасно другачија, уједначена и стабилна (DUS критеријуми), као и нова у правном смислу, што се утврђује кроз прописане поступке испитивања и регистрације.

За разлику од већине тржишних производа, биљке имају специфичан статус услед сложене номенклатуре, једноставности њиховог умножавања и вишеслојног система дистрибуције и промоције на тржишту. Управо због тога, избор и примена одговарајућег облика заштите сорте морају се посматрати у контексту свих ових специфичности, како би се обезбедила делотворна правна заштита и њено дугорочно одржавање у пракси.

Признавање сорти

Нова сорта или култивар у хортикултури представља резултат дугогодишњег рада, селекције и научног планирања. Код цветних и дрвенастих врста, процес је посебно захтеван јер подразумева вишегодишње праћење морфолошких, физиолошких и декоративних особина. Свака призната сорта постаје облик интелектуалне својине, чија се вредност изједначава са патентом или другим научним открићем. Због тога је неопходно да постоји законска регулатива која штити права оплемењивача и обезбеђује да његов рад буде препознат и заштићен.

У Републици Србији, као и у Европској унији, постоје јасно дефинисани закони који регулишу признавање и заштиту сорти. Према Закону о заштити права оплемењивача биљних сорти, **сорта се дефинише као скуп биљака унутар најнижег ботаничког таксона, који се разликује од других по најмање једној особини и може се размножавати без промена**.

Међународне организације као што су УПОВ (International Union for the Protection of New Varieties of Plants) и ОЕЦД шема за семе (Organisation for Economic Co-operation and Development) постављају стандарде који обезбеђују да нове сорте буду јасно препознатљиве, униформне и стабилне. Ови стандарди су посебно важни код хортикултурних врста, где се сорте често размножавају клонски (калемљењем, резницама или *in vitro* културом).

Признавање сорти хортикултурног биља у Србији представља организован и законски уређен процес којим се утврђује да ли нова сорта испуњава услове да буде званично регистрована и уведена у производњу. Овај поступак је важан јер обезбеђује да се у пољопривредној и хортикултурној производњи користе сорте које су стабилне, препознатљиве и довољно различите од већ постојећих. За признавање сорте надлежна је посебна стручна комисија, а процес се заснива на три споменута основна критеријума: различитост, уједначеност и стабилност.

Тестирање сорти обављају овлашћене институције које спроводе огледе у контролисаним условима, чиме се проверавају спољашње карактеристике, биолошке особине и декоративна или производна вредност биљке. Тек након успешно завршене провере сорта може бити уписана у Националну листу признатих сорти. Ова процедура је од суштинског значаја за развој домаће хортикултуре, јер доприноси унапређењу квалитета садног материјала, заштити домаћих селекционера и већој конкурентности на тржишту. У Србији закон о признавању сорти се за сада односи на „пољопривредно биље“ што укључује ратарске врсте и поврће, воћке и винову лозу, али у формалном регистру сорти који води Министарство пољопривреде не постоје посебне категорије за цветне/украсне врсте као што су ружа, лаванда, каранфил, божур, лала, алтромериа итд. Ово не значи да у Србији нема развијених, познатих или култивисаних цветних или дендролошких сорти и култивара него да оне нису део званичног процеса признавања и уписа у регистар пољопривредних сорти по садашњем закону. Разлог је тај што важећи закон третира само пољопривредно биље као биље намењено производњи хране, сточне хране или садног материјала за воћарство и виноградарство. Србија нема на располагању значајне количине средстава која би уложила у оплемењивање било које врсте чији крајњи исход није основна потреба – храна. Овај систем је осмишљен да подржи производњу хране, сточне хране и садног материјала за пољопривреду, па је фокусиран на биљке од економског значаја за аграр. Украсне и цветне врсте, иако важне у хортикултури, не спадају у ову категорију и зато нису обухваћене поступком званичног признавања. Други разлог лежи у структури тржишта украсног биља. Већина сорти цвећа које се користе у српским расадницима потиче од великих међународних компанија, па се оне увозе као

готови хибриди и комерцијални култивари са већ признатим правима у земљама порекла. Како су то углавном власничке, заштићене сорте, Србија их не уводи у сопствени регистар. Истовремено, домаће селекције декоративних биљака су ретке, недовољно развијене и немају системску подршку која би оправдала увођење формалног националног регистра. Поред тога, признавање цветних врста подразумевало би спровођење DUS тестова и бројне вишегодишње огледе, што захтева инфраструктуру и улагања која тренутно као што је већ напоменуто нису приоритет државне пољопривредне политике. Због тога се цветне врсте у пракси третирају као комерцијални производи, а не као званичне сорте у смислу закона. Тако Србија остаје ослоњена на међународно тржиште украсног биља, док се систем признавања и даље односи само на економски најзначајније пољопривредне културе.

У Србији постоји велики број домаћих сорти ратарских, повртарских и крмних врста, које су резултат дугогодишњег селекционог рада домаћих института. Код индустријских биљака, посебно сунцокрета, селекција је веома развијена, па су бројни хибриди настали у домаћим програмима заправо култивари декоративног сунцокрета. Међу домаћим сортама декоративног сунцокрета најпознатије су талија, неопланта, искра и хелиопа. Декоративни сунцокрет (*Helianthus annuus* L.) представља значајну украсну биљку која се одликује великом морфолошком разноврсношћу, лакоћом гајења и широким спектром примене, како у баштенском уређењу, тако и у производњи резаног и саксијског цвећа. Први декоративни варијетети били су високи, са жутим цветовима, а неки од њих су и данас присутни на тржишту, што указује на њихову трајну декоративну и комерцијалну вредност. Савремени програми оплемењивања усмерени су ка стварању генотипова прилагођених различитим наменама: за резани цвет (јака стабљика, дуга цветна дршка, отпорност на транспорт и дуго трајање у вази), за баштенску производњу (различита висина, гранатост и отпорност на стресне услове) и за саксијску производњу (нижи раст, компактна форма и погодност за гајење у заштићеном простору). Посебна пажња посвећује се изгледу цвасти, укључујући боју и облик језичастих цветова, као и стерилност трубичастих цветова ради продуженог декоративног ефекта и смањења алергијског потенцијала. Последњих деценија све је израженија производња декоративних хибрида сунцокрета, јер обезбеђују већу униформност, бујност и већу отпорност на болести, док се као допуна понуде користе и поједине дивље врсте рода *Helianthus* због специфичне архитектуре и естетске вредности.

У групи повртарских врста такође постоји више домаћих сорти које се редовно користе у производњи. Код парадајза се издвајају сорте балкан, копаоник, ада, нарвик нс и дуца. Домаће паприке обухватају сорте слоново уво НС, шорокшари НС, моравка и златна медаља. Код купуса, традиционалне и широко распрострањене сорте су футошки 1, футошки 2, туршија НС и браво. Шаргарепа је заступљена кроз домаће сорте као што су НС мелиса и НС теса, док се у производњи кромпира могу наћи домаће сорте драгачевка, јелица и тара.

У области крмног и индустријског биља домаћи програми селекције су значајно развијени. Луцерка је представљена сортама НС банат, НС медиана и НС јелена. Код детелина се истичу бисерка (црвена детелина), уна (бела детелина) и новак. Уљана репица има домаће сорте као што су НС рапсодија, ката и јелена, док је у производњи шећерне репе присутан низ домаћих сорти, међу којима су НС ренџер, НС маратон и НС авала. Ове сорте представљају значајан део српске пољопривредне производње и доказ су дуге традиције селекције и оплемењивања биљака у нашој земљи. У регистру се поред наведених налазе стотине сорти следећих група:

Табела 33: Примери домаћих признатих сорти воћарских, ратарских, повртарских, крмних врста и винове лозе

Број	Група култура	Домаће сорте / примери
1.	**Ратарске културе**	**Пшеница:** Симонида, Ренесанса, Звезда, Шара, Талас, Балканка, Отмена, Сава, Победа, Настја, Дунавка **Јечам:** НС Зитос, Планет НС, НС 525, Јагровац **Кукуруз:** ЗП 434, ЗП 555, ЗП 606, ЗП 666, ЗП 735, НС 3022, НС 4010, НС 5041, НС 6403, НС 6010 **Соја:** Лаура, Лана, Дукат, Рубин, Галина, Сава, Уна **Сунцокрет:** НС Фантазија, НС Круна, НС Дукат, НС Оскар, НС Прима, НС Хоризонт, НС Принце
2.	**Поврће**	**Парадајз:** Балкан, Копаоник, Ада, Нарвик НС, Дуца **Паприка:** Слоново уво НС, Шорокшари НС, Моравка, Златна Медаља **Купус:** Футошки 1, Футошки 2, Туршија НС, Браво **Шаргарепа:** НС Мелиса, НС Теса **Кромпир:** Драгачевка, Јелица, Тара
3.	**Крмно и индустријско биље**	**Луцерка:** НС Банат, НС Медиана, НС Јелена **Детелине:** Бисерка (црвена детелина), Уна (бела детелина), Новак **Уљана репица:** НС Рапсодија, Ката, Јелена **Шећерна репа:** НС Ренџер, НС Маратон, НС Авала
4.	**Воћне врсте**	**Шљива:** Чачанска лепотица, Чачанска родна, Петра, Марина, Дивна, Нада, Тимочанка, Јелица, Ваљевка **Купина:** Чачанска бестрна **Јабука:** Семендриа, Гордана, Искра, Ивана, Миа, Софија, Јерина **Крушка:** Шампионка, Јулијана, Анђелија, Иванинино злато **Бресква:** Маја, Весна, Дора, Јулија, Гоца, Ивана, Лела, Маша, Аника, Даринска, Роса **Дуња:** Моравица **Кајсија:** Чачанска пљосната, Чачанско злато, Александар, Биљана, Вера, Новосадска касноцветна, Новосадска родна, Ружа, Захарије, Јелена **Трешња:** Асенова рана, Чарна, Цанетова **Вишња:** Чачански рубин, Шумадинка, Лара, Искра, Невена, Софија, Леда
5.	**Винова лоза**	**Беле винске сорте:** Неопланта, Сила, Панониа, Тамјаника **Црвена винска:** Пробус **Стоне сорте:** Демир капија, Београдска рана, Ласта

Званични орган у ЕУ за признавање и заштиту биљних сорти је Community Plant Variety Office (CPVO), који управља системом права над сортама биљака на нивоу целе Уније. Community Plant Variety Office (CPVO) је специјализована агенција Европске уније основана 1994. године, са седиштем у Анжеу, Француска. Његова основна улога је администрирање система Community Plant Variety Rights (CPVR), који омогућава оплемењивачима да добију јединствено право заштите нових сорти биљака у свих 27 држава чланица. Овај систем представља највећи механизам заштите биљних сорти у свету, са више од 78.000 пријава од оснивања, од којих је преко 62.000 одобрено.

Значај CPVO-а лежи у томе што обезбеђује правну сигурност и економску вредност за оплемењиваче. Када се једна сорта заштити кроз CPVR, оплемењивач добија ексклузивно право да контролише производњу и комерцијализацију семена или садног материјала те сорте. То подстиче иновације у пољопривреди и хортикултури, јер истраживачи и компаније имају јасну економску мотивацију да улажу у развој нових сорти. CPVO такође има важну улогу у одрживости и климатској политици ЕУ. Према студијама, систем CPVR доприноси конкурентности европске економије и подржава циљеве ЕУ да постане климатски неутралан континент до 2050. године. Нове сорте често доносе отпорност на болести, бољу адаптацију на климатске промене и ефикаснију производњу, што директно утиче на еколошку и економску одрживост. За разлику од националних каталога који су обавезни за пољопривредне и повртарске врсте, CPVO омогућава да се и украсне врсте заштите кроз CPVR систем. То је посебно значајно јер у многим земљама, попут Србије, не постоји формални механизам признавања сорти за украсне биљке. У том контексту, CPVO представља пример како међународни правни оквир може да обезбеди признавање и заштиту сорти које иначе не би биле обухваћене националним системима. CPVO је кључна институција која спаја правну заштиту, економску мотивацију и еколошку одрживост. Његова улога превазилази формално признавање сорти – он је инструмент иновације и развоја европске пољопривреде и хортикултуре.

Са друге стране постоје и приватне организације које имају сличну мисију. Наиме, у европском систему признавања и промоције сорти украсних биљака, поред формалних институција као што је CPVO, значајну улогу имају међународне организације и иницијативе које делују кроз тржишне механизме. Један од најрепрезентативнијих примера је Fleuroselect, глобална асоцијација индустрије украсних биљака, чији је највидљивији промотивни инструмент догађај FlowerTrials®. FlowerTrials® се најбоље разуме у оквиру шире мисије организације Fleuroselect, која већ деценијама представља један од главних стубова индустрије украсних биљака. Fleuroselect делује као институционални оквир који обезбеђује да нове сорте буду тестиране, евалуиране и заштићене кроз систем заштите, али и промовисане кроз престижне награде попут Gold Medal и FleuroStar. На тај начин, организација не само да подстиче иновације у оплемењивању, већ и гради поверење у квалитет и вредност нових сорти на глобалном тржишту.

У том систему, FlowerTrials® представља „излог“ кроз који се резултати рада оплемењивача показују светској јавности. Сваког јуна у Холандији и Немачкој окупљају се десетине компанија које излажу своје најновије сорте саксијског и расадничког биља (слика 96). Иако овај догађај нема формалну улогу у признавању сорти, његов значај је у тржишној валидизацији, будући да сорте које се представе и стекну пажњу на FlowerTrials® често постају део глобалних хортикултурних трендова. На тај начин, промоција и прихватање нових сорти одвијају се кроз динамику тржишта, а не кроз административне процедуре.



Слика 96: Оплемењивачке компаније у три региона које представљају своје најновије иновације и будуће развоје у саксијском и расадничком биљу под окриљем FlowerTrials® (*фото: Љубојевић, М.*)

Посматрано из шире перспективе, Fleuroselect и FlowerTrials® заједно чине два комплементарна механизма признавања сорти. Fleuroselect обезбеђује институционалну и правну основу, док FlowerTrials® омогућава да нове сорте добију видљивост и тржишну потврду. Овај модел је посебно значајан за украсне врсте, где формални системи признавања нису увек обавезни или чак постојећи. У том смислу, FlowerTrials® је лице Fleuroselect-а пред светом – простор где се иновације сусрећу са тржиштем и где се гради комерцијални успех нових сорти.

Док Европска унија има централизовани орган *Community Plant Variety Office* (CPVO), у Сједињеним Америчким Државама ту улогу врши *Plant Variety Protection Office* (PVPO), који делује у оквиру Министарства пољопривреде (USDA). Ова институција представља кровни орган за правну заштиту нових сорти семенских врста и обезбеђује да оплемењивачи добију ексклузивна права над својим иновацијама. PVPO је основан на основу Plant Variety Protection Act (PVPA) из 1970. године. Овај

закон је уведен како би се оплемењивачима омогућила правна сигурност и економска мотивација за развој нових сорти. Сертификат који издаје PVPO даје право на производњу и продају семена или садног материјала током 20 година за већину биљака, односно 25 година за дрвенасте врсте (графикон 8).

PVPO има кључну улогу у подстицању иновација у пољопривреди и хортикултури. Када оплемењивач добије сертификат, он стиче ексклузивно право да контролише комерцијализацију своје сорте. То значи да трећа лица не могу легално да производе или продају семе без дозволе власника права. На тај начин, PVPO обезбеђује да се улагања у истраживање и развој нових сорти исплате, што директно подстиче даљи напредак у индустрији. За разлику од CPVO-а, који покрива све врсте биљака у ЕУ, у САД постоје различити механизми заштите. PVPO се односи на семенске врсте, док Plant Patents које издаје USPTO покривају асексуално размножене биљке, а Utility Patents штите генетичке иновације и специфичне методе. Поред тога, трговачки жигови (енг. „*trademarks*“) обезбеђују комерцијалну препознатљивост сорти. У том систему, PVPO је кровни орган који обезбеђује систематску заштиту семенских сорти.

Сједињене Државе су чланица UPOV конвенције (International Union for the Protection of New Varieties of Plants), што омогућава да се права над сортама признају и у другим земљама које су чланице. На тај начин, PVPO није само национални орган, већ и део глобалног система признавања и заштите сорти.

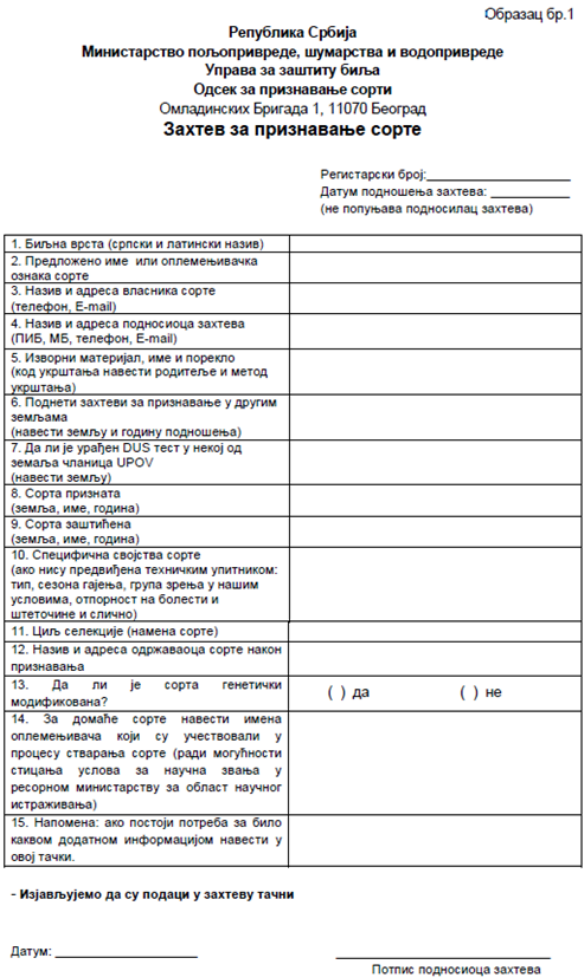
Са друге стране и у САД делују одређене приватне организације као подршка целом систему. Тако „Ball Seed“ и „All-America Selections“ представљају два кључна стуба америчког континента у свету украсних и баштенских биљака. Ball Seed је део Ball Horticultural Company и један од највећих снабдевача семена, младих биљака и хортикултурних производа у Северној Америци. Њихова мисија је да обезбеде најшири асортиман биљака уз врхунску логистику и техничку подршку. Ball Seed нуди семе, резнице, саднице, луковице и биљке за резани цвет, као и специјализоване услуге тестирања квалитета кроз свој Ball Vigor Index. Овај систем обезбеђује да свака серија семена буде проверена на виталност и уједначеност, што гарантује поузданост за произвођаче. Посебно је значајно да Ball Seed делује као партнер произвођачима, нудећи не само материјал већ и техничке савете, подршку у планирању производње и приступ најновијим генетичким линијама. Њихов портфолио укључује познате брендове као што су Wave® Petunias, Beacon® Impatiens и Cannova® Canna, који су постали глобални стандарди у хортикултури. На тај начин, Ball Seed има улогу неформалног признавања сорти кроз тржишну снабдевачку мрежу – оно што они уврсте у свој каталог добија статус препознате и прихваћене сорте у индустрији. За разлику од Ball Seed-а, All-America Selections (AAS) је непрофитна организација која делује као независни систем тестирања и признавања нових сорти. Њихова мисија је да промовишу нове баштенске сорте које показују супериорне перформансе у пракси. Свака сорта која конкурише пролази кроз мрежу стручних пробних башти широм Северне Америке, где се евалуирају њене особине – отпорност, декоративна вредност, продуктивност и лакоћа гајења. Сорте које добију статус AAS Winner носе ознаку „Tested Nationally & Proven Locally“, што значи да су проверене у различитим климатским условима и да су показале стабилне резултате. Овај систем има огроман утицај на тржиште јер баштовани, произвођачи и дистрибутери препознају AAS ознаку као гаранцију квалитета. Поред тога, AAS одржава мрежу од скоро 200 демонстрационих башти где јавност може да види победничке сорте у реалним условима.



Графикон 8: Упоредна анализа система признавања сорти у Европи и САД.

Поступак признавања сорти

Поступак признавања нове сорте у Републици Србији формално започиње подношењем захтева надлежном органу – Управи за заштиту биља при Министарству пољопривреде, шумарства и водопривреде. Овај документ садржи основне информације неопходне за идентификацију и правну заштиту сорте (слика 97). У њему се наводи биљна врста (са српским и латинским називом), предложено име или ознака сорте, као и подаци о власнику и подносиоцу захтева. Посебна пажња посвећује се опису изворног материјала – пореклу сорте, родитељским комбинацијама и методама укрштања. У захтеву се евидентира да ли је сорта већ пријављена или призната у другим земљама, као и да ли је спроведен DUS тест у оквиру неке од чланица UPOV-а. Документ предвиђа и навођење специфичних својстава сорте која нису обухваћена техничким упитником, као што су тип биљке, сезона гајења, група зрења, отпорност на болести и штеточине. Поред тога, истиче се циљ селекције, односно намена сорте, као и подаци о одржаваоцу сорте након признавања. У случају домаћих сорти, морају се навести имена оплемењивача који су учествовали у процесу стварања, што има значај и за стицање научних звања у области пољопривредних наука.



Образац бр.1

Република Србија
Министарство пољопривреде, шумарства и водопривреде
Управа за заштиту биља
Одсек за признавање сорти
Омладинских Бригада 1, 11070 Београд

Захтев за признавање сорте

Регистарски број:_____
Датум подношења захтева: _____
(не попуњава подносилац захтева)

1. Биљна врста (српски и латински назив)	
2. Предложено име или оплемењивачка ознака сорте	
3. Назив и адреса власника сорте (телефон, E-mail)	
4. Назив и адреса подносиоца захтева (ПИБ, МБ, телефон, E-mail)	
5. Изворни материјал, име и порекло (код укрштања навести родитеље и метод укрштања)	
6. Поднети захтеви за признавање у другим земљама (навести земљу и годину подношења)	
7. Да ли је урађен DUS тест у некој од земаља чланица UPOV (навести земљу)	
8. Сорта призната (земља, име, година)	
9. Сорта заштићена (земља, име, година)	
10. Специфична својства сорте (ако нису предвиђена техничким упитником: тип, сезона гајења, група зрења у нашим условима, отпорност на болести и штеточине и слично)	
11. Циљ селекције (намена сорте)	
12. Назив и адреса одржаваоца сорте након признавања	
13. Да ли је сорта генетички модификована?	( ) да ( ) не
14. За домаће сорте навести имена оплемењивача који су учествовали у процесу стварања сорте (ради могућности стицања услова за научна звања у ресорном министарству за област научног истраживања)	
15. Напомена: ако постоји потреба за било каквом додатном информацијом навести у овој тачки.	

- Изјављујемо да су подаци у захтеву тачни

Датум: _____

_____
Потпис подносиоца захтева

Слика 97: Образац захтева за признавање сорте (*фото: Љубојевић, М.*)

Захтев садржи и изјаву подносиоца о тачности наведених података, уз обавезу достављања додатне документације: попуњеног техничког упитника (са описом сорте у складу са UPOV водичима), овлашћења власника сорте за стране пријаве, потврде о извршеном DUS тесту и доказ о уплати административне таксе. На основу овог захтева, Министарство одређује трошкове испитивања у огледној мрежи и лабораторији, који се плаћају за сваку годину трајања поступка.

DUS тест представља основни стручни и правни поступак који се примењује приликом признавања нових биљних сорти и остваривања права оплемењивача. Његова примена је међународно усклађена и заснива се на смерницама Међународне уније за заштиту нових биљних сорти (UPOV), као и на прописима Европске уније и националном законодавству. Основни циљ DUS теста је да се утврди да ли предложена сорта испуњава неопходне услове за признавање и правну заштиту, чиме се обезбеђује поуздана идентификација сорти и стабилност сортимента у пољопривредној и хортикултурној производњи (слика 98).



Слика 98: Пример очигледне различитости међу сортама и уједначености унутар сорте (*фото: Огњанов, В.*)

Различитост подразумева да се нова сорта јасно и недвосмислено разликује од свих других општепознатих сорти исте биљне врсте. Та различитост мора бити заснована на најмање једној релевантној особини која се може поуздано уочити и описати, као што су морфолошке, физиолошке или, у појединим случајевима, биохемијске карактеристике. Утврђивање различитости спроводи се упоређивањем кандидоване сорте са референтним сортама током једне или више вегетационих сезона, применом стандардизованих дескриптора који омогућавају објективну и поновљиву процену. **Уједначеност** означава степен унутрашње хомогености сорте, односно у којој мери појединачне биљке унутар сорте испољавају исте особине. Допуштени ниво варијабилности зависи од начина размножавања, при чему се код вегетативно размножаваних и самооплодних врста захтева већи степен уједначености, док је код страноопложних врста дозвољена нешто већа променљивост. Испуњеност овог критеријума је од посебног значаја за обезбеђивање квалитета и поузданости семенског и садног материјала. **Стабилност** подразумева да сорта задржава своје основне карактеристике након поновљеног умножавања и током више узастопних вегетационих циклуса. Особине на основу којих је сорта призната морају остати непромењене у времену, што омогућава њену трајну идентификацију и сигурну примену у производњи. Стабилност се најчешће потврђује кроз вишегодишње испитивање и доследно испуњавање критеријума уједначености.

На примеру међународног техничког упутства за гербер приказаће се које су то битне карактеристике које се оцењују током DUS теста према UPOV-у (слика 99). Техничко упутство UPOV TG/77/8 за гербер (*Gerbera* Cass.), од 16.2.2000. године представља основни документ за спровођење DUS теста, којим се утврђује да ли нова сорта испуњава услове различитости, уједначености и стабилности.

Документ детаљно дефинише захтеве у погледу биљног материјала који се доставља на испитивање, укључујући број биљака, њихово здравствено стање и начин припреме. Такође су прописани услови под којима се огледи спроводе, као што су место испитивања, трајање теста, услови гајења у стакленику, тип супстрата, температура и светлосни режим. Ови елементи су кључни за обезбеђивање упоредивости резултата и смањење утицаја спољашњих фактора на испољавање морфолошких особина. Посебно је дефинисан критеријум за дозвољени број нетипичних биљака, чиме се обезбеђује статистички заснован приступ процени уједначености. На тај начин се DUS тест спроводи на објективан и поновљив начин.

Централни део документа чини „Табела карактеристика“, у којој су систематски приказане све морфолошке особине релевантне за идентификацију сорти гербера. За сваку карактеристику дефинисана су стања испољавања и нумеричке оцене, што омогућава јединствену интерпретацију резултата и њихову електронску обраду.

TG/77/8(proj.)
Gerbera, 2000-02-16
-26-

5. Characteristics of the variety to be indicated (the number in brackets refers to the corresponding characteristic in Test Guidelines; please mark the state of expression which best corresponds).

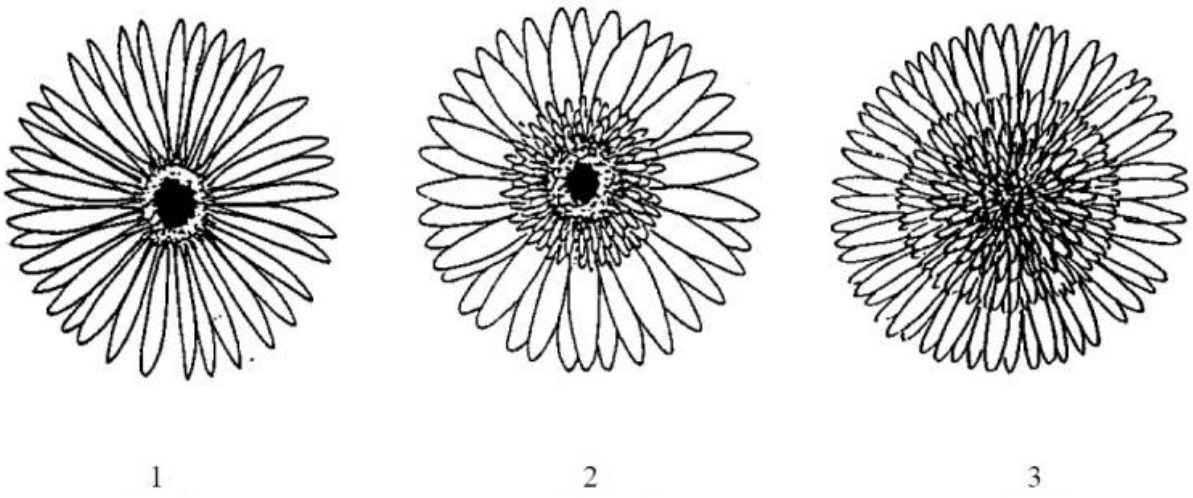
	Characteristics	Example Varieties	Note
5.1 (12)	**Flower head: type**		
	single	Lucifer	1[ ]
	semi-double	Ferrari, Indian-Summer	2[ ]
	double	Floricitrine	3[ ]
5.2 (31)	**Outer ray floret: color of inner side**		
	RHS Colour chart (indicate reference number)	.....	
5.3 (43)	**Single or semi-double varieties only: Dark disc (before opening of disc florets)**		
	absent	Baby-Doll, Ferrari	1[ ]
	present	Ashley, Indian-Summer	9[ ]
5.4 (44)	**Single varieties only: Disc florets of outer rows: main color of perianth lobes**		
	white	Tersnow	1[ ]
	yellow	Bugatti, Nevada	2[ ]
	orange	Daydream, Indian-Summer	3[ ]
	pink	Ashley, Baby-Doll	4[ ]
	red	Ferrari, Lucifer	5[ ]
	purple	Planpret	6[ ]
	brown		7[ ]
5.5 (45)	**Semi-double and double varieties only: Disc florets of outer rows: main color of perianth lobes**		
	RHS Colour Chart (indicate reference number)	.....	

Слика 99: Страница техничког упитника у којем подносилац захтева наводи кључне карактеристике сорте које су од значаја за њено разграничење у односу на постојеће сорте гербера (*фото: Љубојевић, М.*)

Карактеристике обухватају особине листа, стабла, цветне главице, језичастих и трубичастих цветова, као и особине боје, које се одређују у складу са стандардизованим колор-картама. Документ даје смернице за груписање сорти на

основу стабилних и лако уочљивих карактеристика, чиме се олакшава упоредно испитивање великог броја генотипова. Поред тога, посебно поглавље садржи детаљна објашњења појединих карактеристика, што смањује ризик од различитих тумачења и доприноси уједначеној примени упутства у пракси.

Завршни део упутства обухвата технички упитник који подносилац захтева попуњава приликом пријаве сорте. Овај део документа повезује опис сорте од стране оплемењивача са службеним DUS испитивањем и омогућава ефикасно планирање огледа. У целини, техничко упутство TG/77/8 представља кључни инструмент за правну заштиту нових сорти гербера, јер обезбеђује да се поступак признавања заснива на транспарентним, научно утемељеним и међународно прихваћеним критеријумима. Страница 26 овог документа односи се на део техничког упитника у којем подносилац захтева наводи кључне карактеристике сорте које су од значаја за њено разграничење у односу на постојеће сорте. Овде се, кроз унапред дефинисане морфолошке особине (попут типа цветне главице, боје унутрашње стране језичастих цветова или присуства тамног диска код једноструких и полу-дуплих сорти), врши самопроцена стања испољавања сваке особине. Ове информације представљају полазну основу за практично DUS испитивање, јер омогућавају надлежном органу да планира огледе, изврши правилно груписање сорти и усмери пажњу на особине које су кључне за доказивање различитости. Под тачком 5.1 датог техничког упутства и упитника пријављује се особина односно таксономско обележје „Тип цветне главе (попуњеност цвета латицама)“, са својим могућим стањима карактера 1. једнострука (проста); 2. полу двострука (полудупла) и 3. двострука (дупла), што се може видети на слици 100.



Слика 100: Могућа стања карактера (појављивање особине) у погледу типа цветне главе гербера (*фото: Љубојевић, М.*)

Слично наведеном, упитник у централном делу документа односно опширној табели квалитативних карактеристика, поред многобројних, на позицији 21 описује и таксономско обележје „Положај цветне главе у односу на линију равни плодника“ са стањима карактера 1. испод равни – подцветан; 2. у нивоу – средцветан и 3. изнад равни – надцветан, што је приказано на слици 101.



Слика 101: Могућа стања карактера у погледу положаја цветне главе у односу на линију равни плодника код гербера (*фото: Љубојевић, М.*)

Након успешног проласка DUS теста, поступак признавања сорте улази у завршну, административно-правну фазу. Надлежни орган, на основу позитивног извештаја о различитости, уједначености и стабилности, доноси одлуку о признавању сорте и уписује је у званични национални регистар сорти. Истовремено се одобрава сортно име (деноминација), које мора бити јединствено и у складу са важећим правилима. Уколико је поднет захтев за заштиту оплемењивачког права, доноси се решење о додели права, чиме носилац стиче искључиво право на производњу и стављање репродуктивног материјала сорте у промет. Коначним уписом у регистар и објављивањем одлуке, сорта стиче пуни правни статус и може се легално умножавати, трговати и користити у производњи.

Интродукција и адаптабилност хортикултурног биља

Као што је напоменуто, већина сорти цвећа које се користе у српским расадницима потиче од великих међународних компанија, па се оне увозе као готови хибриди и комерцијални култивари са већ признатим правима у земљама порекла. Како су то углавном власничке, заштићене сорте, Србија их не уводи у сопствени регистар. Такође, предмет признавања нису ни дрвенасти култивари, али јесу предмет трговине и уношења у домаће екосистеме, те је од изузетне важности познавати их.

У том контексту важно је познавање појмова интродукција и адаптабилност хортикултурног биља. Интродукција представља један од најважнијих корака у развоју и унапређењу хортикултурне производње. Она подразумева уношење нових врста или сорти у одређено географско подручје ради испитивања њихове продуктивности, декоративних особина и отпорности. Адаптабилност, с друге стране, означава способност биљке да се прилагоди различитим климатским, едафским и агротехничким условима, задржавајући своје основне морфолошке и физиолошке карактеристике. Ова два процеса су тесно повезана: без успешне интродукције нема могућности да се испита адаптабилност, а без доказане адаптабилности сорта не може бити призната и уведена (интродукована) у производњу.

Интродукција хортикултурног биља представља процес уношења нових врста и сорти у одређено географско подручје. Она има велики значај за развој хортикултуре јер омогућава проширење асортимана култивара, унапређење пејзажне архитектуре и повећање економске вредности производње. Успешна интродукција зависи од бројних фактора, међу којима су климатске прилике, тип земљишта, примена агротехничких мера и присуство биотичких стресора као што су болести и штеточине.

Адаптабилност је од пресудног значаја за признавање сорти, јер само култивари који показују стабилност и конзистентност могу бити уведени у производњу и добити правну заштиту. Адаптабилност се испољава кроз стабилност приноса и квалитета у различитим годинама и локацијама, отпорност на абиотичке и биотичке стресоре, као и кроз очување декоративних особина које су кључне за хортикултурне врсте. Методе испитивања адаптабилности укључују компаративне огледе, мулти-локацијска испитивања и дугогодишње праћење сорти, чиме се обезбеђује научна и практична основа за процену њихове вредности.

Само сорте које успешно пролазе кроз интродукцију и показују добру адаптабилност могу бити признате и уписане у регистар, чиме добијају комерцијалну вредност и постају део производног програма. На тај начин интродукција и адаптабилност представљају темељ развоја хортикултурне производње и обезбеђују да нови култивари буду не само атрактивни, већ и стабилни, отпорни и економски оправдани.

Компаративни огледи

Компаративни огледи представљају један од најважнијих инструмената у пољопривредној и хортикултурној пракси. Њихова суштина је у систематском поређењу различитих сорти или хибрида под контролисаним условима, како би се утврдиле њихове предности, слабости и могућности примене. Ови огледи омогућавају да се нове сорте не процењују само на основу лабораторијских анализа или теоријских претпоставки, већ кроз реалне услове производње. На тај начин, компаративни огледи делују као мост између научног оплемењивања и практичне производње.

Када је реч о хортикултури, компаративни огледи добијају посебну димензију. За разлику од пољопривредних култура где су приноси и отпорност на болести често главни критеријуми, код украсних биљака пресудну улогу имају естетске и тржишне карактеристике. Боја, облик, величина цвета, трајност цветања, компактност раста и укупна декоративна вредност постају кључни параметри. Поред тога, хортикултурне сорте морају да покажу прилагодљивост различитим климатским условима и лакоћу гајења, јер су намењене широком спектру корисника – од професионалних произвођача до хоби баштована.

Док линијски огледи представљају традиционалан начин евалуације једногодишњих биљака из семена, метод који се користи још од краја XIX века, украсне биљне врсте поседују низ специфичности и тестирају се другачије. За разлику од линијских огледа, „дисплеј“ – показне баште се заснивају на принципима пејзажног дизајна. Биљке се не саде у строгој мрежи, већ се комбинују у великим бордурама, цветним лејама или групама, што омогућава да се процени њихов визуелни ефекат у реалном простору. Овакво постављање омогућава да се истовремено испитају декоративне карактеристике – боја и текстура лишћа, интензитет и трајност цветања, као и компатибилност различитих врста у комбинацији. На тај начин, дисплеј баште постају излог који помаже баштованима и професионалцима да изаберу нове сорте и потенцијалне комбинације за своје баште или јавне просторе. Примери врхунских дисплеј башти које служе и као едукативни центри су Missouri Botanic Garden, New York Botanic Garden и Chicago Botanic Garden, али и бројни државни универзитети у САД (слика 102). Ове институције не само да приказују нове сорте у реалним условима, већ и едукују јавност о њиховој примени у различитим пејзажним контекстима. Тако дисплеј баште постају мост између научне евалуације и практичне употребе, повезујући оплемењиваче, професионалце и широку јавност у заједничком процесу прихватања нових сорти.

Због ових специфичности, компаративни огледи у хортикултури нису само научни експерименти већ и маркетиншки алати. Сорте које се покажу као супериорне у огледима добијају препознатљивост и поверење тржишта, што директно утиче на њихов комерцијални успех. Њихова примена није ограничена само на северноамеричко тржиште, где су постале један од главних начина продаје саксијских и сезонских биљака, већ се све више шире и на глобалном нивоу. Управо због своје декоративне вредности и практичности, висеће корпе се користе као специфичан вид огледа у којем се могу проценити различите сорте и комбинације биљака. У мањим корпама, пречника око 30–35 cm, најчешће се гаји једна сорта како би се јасно уочиле њене особине – компактност раста, обиље цветања или отпорност на услове средине. Насупрот томе, веће корпе, које могу достићи и преко 50 cm у пречнику, користе се за комерцијалне или професионалне пејзажне огледе. У њима се често комбинује више сорти, што омогућава процену њихове компатибилности, визуелног ефекта и трајности у јавним просторима (слика 102). Овај тип огледа има двоструку функцију, са једне стране омогућава научну евалуацију сорти у специфичном узгојном систему,

а са друге стране делује као продајни инструмент, јер висеће корпе представљају један од најатрактивнијих начина приказивања биљака крајњим корисницима. На тај начин, висеће корпе постају не само декоративни елемент већ и важан методолошки алат у компаративним огледима хортикултурног биља.



Слика 102: Пример компаративних огледа усмерених на истовремену процену декоративности, прилагођености условима средине и примене различитих биљних композиција на јавним зеленим површинама кампуса Мичигенског Државног Универзитета (*фото: Љубојевић, М.*)

Управо у том контексту настају већ споменуте *All-America Selections (AAS) Display Gardens*. То су јавне баште и арборетуми широм Северне Америке где се нове победничке сорте приказују у реалним условима. Свака сорта која добије статус *AAS Winner* претходно је прошла кроз мрежу пробних башти и показала супериорне перформансе. У „Display Gardens“, те сорте се представљају јавности, омогућавајући баштованима, произвођачима и потрошачима да их виде, процене и упознају у пракси. Ове баште имају двоструку улогу: са једне стране делују као прозор у иновације, а са друге као образовни центри. Посетиоци могу да науче о процесу селекције, да виде разлике између сорти и да стекну поверење у ознаку *AAS Winner*. Мрежа од скоро 200 башти, од којих многе имају дугогодишњу традицију, показује колико је овај систем стабилан и утицајан.

Стогодишњи огледи

Вишедеценијски или „Стогодишњи огледи“ у хортикултури представљају један од најважнијих извора знања о украсним биљкама. Они показују како се сорте развијају кроз време, како се мењају естетски критеријуми и тржишни захтеви, али и како се биљке прилагођавају различитим климатским условима. Ови огледи нису само научни експерименти већ и културни догађаји, јер су многе врсте постале симболи читавих региона и традиција. Тако, хризантеме имају дугу историју огледа у Азији и Европи. У Јапану су вековима симбол царске породице, а у Европи и Америци су током XX века постале једна од најважнијих јесењих украсних врста. Огледи са хризантемама омогућили су развој великог броја сорти различитих боја и облика, а данас се редовно приказују на фестивалима попут „Chrysanthemum Festival“ у Longwood Gardens у САД. Слично њима, хемерокалиси (Daylilies) су пример врсте која је кроз дуготрајне огледе постала предмет читаве културе. У Сједињеним Државама постоји мрежа од преко 250 дисплеј башти под окриљем American Daylily Society, где се приказују хиљаде сорти. Ови огледи показују невероватну разноврсност, од класичних жутих и наранџастих до модерних хибрида са сложеним шарама и таласастим латицама. Лале су посебно значајне у Европи, нарочито у Холандији, где су огледи и фестивали лала постали део националног идентитета. Keukenhof Garden је најпознатији пример – сваког пролећа приказује безброј лала различитих сорти, а огледи који се спроводе у оквиру ове баште омогућавају да се процени декоративна вредност и тржишни потенцијал нових хибрида. Лале су кроз историју постале симбол пролећа и један од најважнијих извозних производа холандске хортикултуре.

Руже имају најбогатију традицију међународних огледа. International Rose Test Garden у Портланду (Орегон, САД) основан је 1917. године и данас садржи преко 10000 жбунова и више од 600 сорти. Слични огледи постоје у Француској, Немачкој и Великој Британији, где се сорте оцењују по мирису, облику, отпорности и декоративној вредности. Најновији програм EARTH-KIND® Rose Trialing, који је развила Texas A&M AgriLife Extension Service, има за циљ да идентификује сорте ружа које могу да успевају без интензивне употребе пестицида, фунгицида, вештачких ђубрива и уз минимално заливање. На тај начин EARTH-KIND® Rose Trialing је програм који процењује сорте ружа у условима минималне неге, како би се издвојиле најотпорније и најпогодније за еколошки одрживо гајење. Током вишегодишњих теренских испитивања, руже се гаје у условима који опонашају реалне баштенске ситуације, али без додатне заштите и прихране. Само оне сорте које покажу изузетну толеранцију на штеточине и болести, као и одличне декоративне особине, добијају ознаку EARTH-KIND®. Овај приступ има двоструки значај. Са једне стране, омогућава корисницима да гаје сорте које захтевају мање ресурса и мање хемијске заштите, а са друге стране доприноси очувању животне средине кроз смањење употребе воде и хемијских препарата. До данас је више од двадесет сорти добило ову ознаку, а нове се редовно додају након завршених испитивања. Истраживање у оквиру програма EARTH-KIND® ружа тренутно се спроводи у 25 америчких савезних држава и у четири стране земље – Бермуда, Канада, Индија и Нови Зеланд. Овако широка географска распрострањеност показује да програм има међународни значај и да се сорте ружа тестирају у различитим климатским условима. Према званичном извору (Texas A&M AgriLife Extension Service), у EARTH-KIND® колекцији налазе се руже различитих типова, од патуљастих жбунова (Marie Daly, Souvenir de St. Anne’s, The Fairy), малих жбунова (Caldwell Pink, Cecile Brunner, Perle d’Or), средњих жбунова (Belinda’s Dream, Carefree Beauty, Ducher, Duchesse de Brabant, Else Poulsen,

Georgetown Tea, Knock Out, La Marne, Madame Antoine Mari, Mutabilis, Spice, Mannerly), до пењачица. Међу пењачицама издвајају се умерене форме (Climbing Pinkie, Sea Foam) и снажне пењачице (New Dawn, Reve d'Or). Тиме EARTH-KIND® не фаворизује ни један тип ружа, већ кроз строга испитивања препознаје најотпорније сорте у свакој морфолошкој групи, чиме се обезбеђује широка примена у различитим условима гајења.

Програм EARTH-KIND® није ограничен само на руже будући да представља шири концепт еколошки одговорног хортикултурног система који комбинује најбоље принципе органског и традиционалног баштованства. EARTH-KIND® програм представља истраживачки и едукативни модел који комбинује органске и традиционалне баштенске технике ради стварања еколошки одрживих пејзажа. Осмишљен је тако да баште буду лепе и функционалне, али уз минималну употребу воде, ђубрива и пестицида. Основни принципи програма укључују очување воде кроз избор биљака отпорних на сушу, смањење баштенског отпада кроз компостирање, као и енергетску ефикасност садњом дрвећа и жбунова који утичу на микроклиму. EARTH-KIND® се примењује у бројним државама и земљама, а његов значај је у томе што показује како појединци и заједнице могу да створе одрживе зелене површине које истовремено чувају природне ресурсе и доприносе здравијем окружењу.

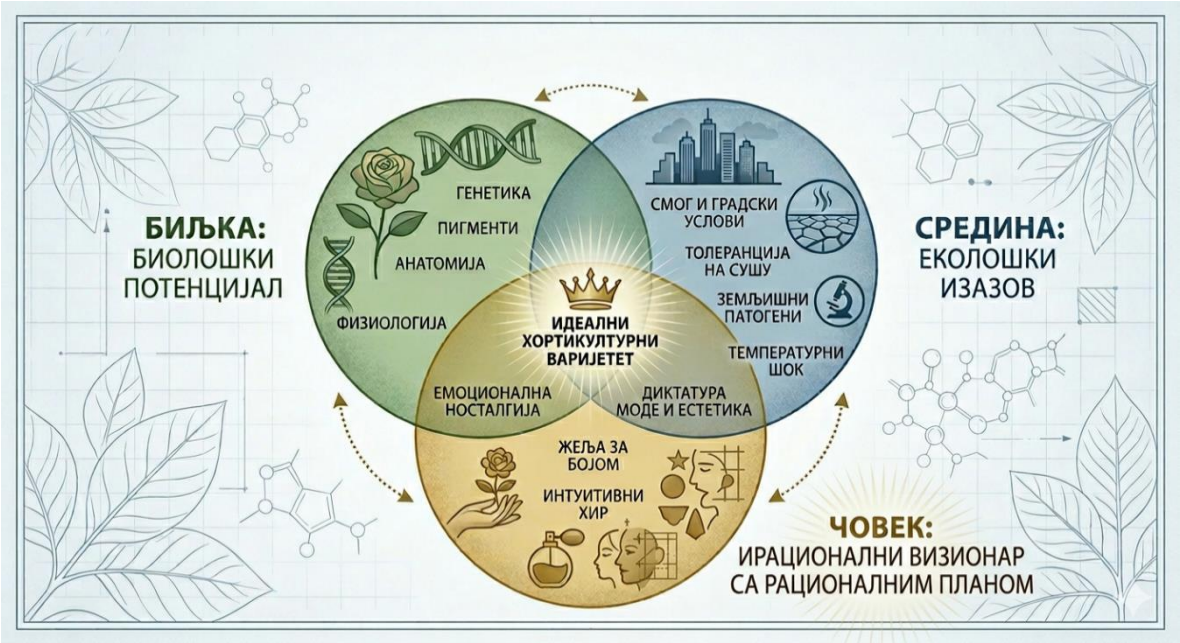
Специјално оплемењивање хортикултурног биља

Док селекционер пшенице тежи униформности и предвидивости, хортикултурни оплемењивач јури за „грешком" – за мутацијом која ће донети плаву боју тамо где је вековима била црвена, или за патуљастим растом тамо где природа захтева гигантски раст. Проблематика овог закључног поглавља лежи у невероватном диверзитету: колико врста, толико циљева, али помножено са неколико десетина пута. Зашто? Зато што за једну исту врсту, рецимо ружу (*Rosa* sp.), циљеви могу бити потпуно супротстављени. Један оплемењивач ће тражити дугачку, чврсту дршку за резани цвет који мора да преживи транспорт од Еквадора до Европе, док ће други селекционисати пузајућу форму, отпорну на сушу која ће прекрити камени зид у врту. У овом свету, „циљ" је врло динамична категорија. Она зависи од хирова моде, урбанистичких стандарда и све тежих услова градске средине. Специјално оплемењивање је заправо покушај да се биолошки потенцијал биљке укроти и прилагоди специфичним људским потребама:

- „Да биљка цвета баш онда када нам је потребна (контрола фотопериодизма)";
- „Да мирише као пре сто година, али да буде отпорна на савремене патогене";
- „Да заузме тачно пет квадратних дециметара простора на балкону и ни милиметар више".

Свака ставка која ће бити обрађена у наставку, представља малу победу човека над строгим правилима еволуције. Међутим ове победе су минорни приказ циљева и достигнућа у области оплемењивања хортикултурног биља које броји више хиљада комерцијално значајних врста, сваке са својим специфичностима и наменама. Надаље, док се оплемењивање стадардних култура које се користе у исхрани често базира на двоуглу, односно на интеракцији „биљка – биотички фактор" или „биљка – абиотички фактор", оплемењивање хортикултурног биља има и трећи угао – човека, који може бити рационалан у свом оплемењивачком програму (тражећи отпорност на градски смог), али исто тако и потпуно ирационалан (тражећи плаву боју тамо где јој није место) или пак интуитивни визионар који кроз биљку материјализује будуће естетске потребе друштва.

Најбоља комбинација оплемењивачевих особина била би „ирационални визионар са рационалним планом" (слика 103). Наиме, селекционер у хортикултури се налази у јединственом процепу. С једне стране, он је рационални научник који мора поседовати дубоко знање биологије, генетике и статистике како би управљао наслеђивањем особина и прецизно тумачио резултате пољских огледа. Без ове базе, селекција је само игра на срећу. Међутим, да би његова нова сорта или култивар успео, он мора имати још један, можда пресудан сет вештина – психологију и тржишну интуицију. Модерни оплемењивач је „детектив модних трендова" који непрестано испитује пулс тржишта, спроводи анкете и анализира људске емоције (слика 104). За разлику од на пример ратарства, где је циљ квантитативан, овде је циљ естетски и субјективан.



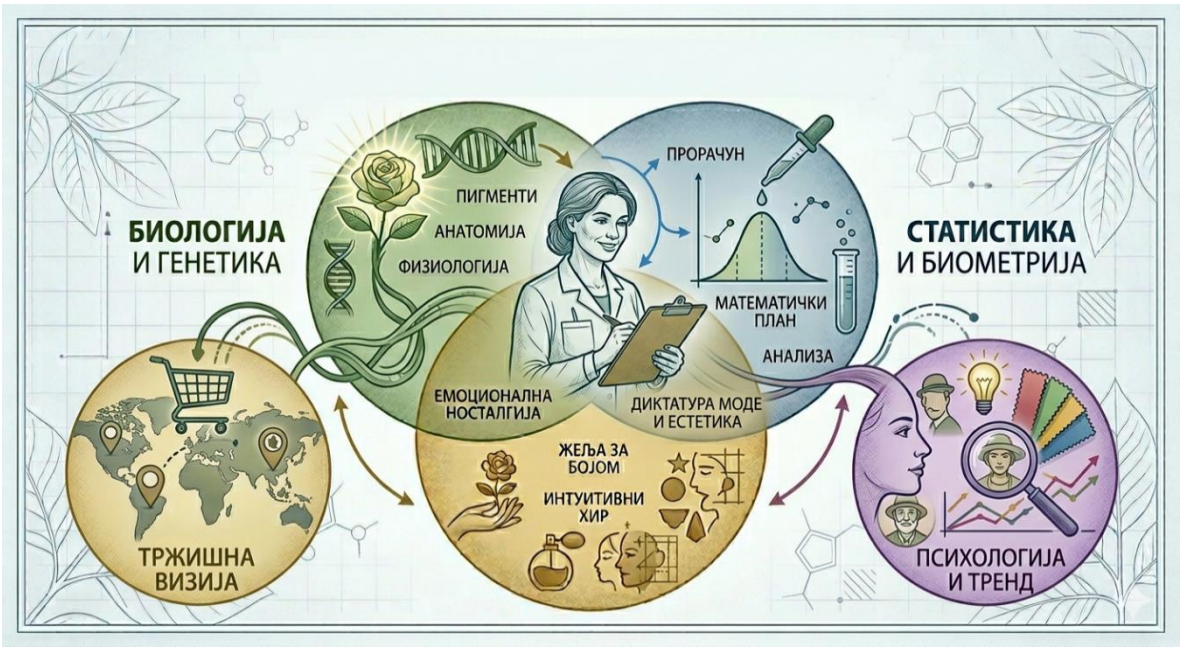
Слика 103: Повезивање бројних области истраживања у троуглу биљка-екосредина-човек са циљем приближавања идеалном хортикултурном генотипу (*фото: Љубојевић, М.*)

У том контексту, његова „слика о људима" се заснива на прецизном постављању четири стуба тржишне анализе:

- Демографска анализа: ***Ко су купци***? (Доб, пол, приходи, величина домаћинства). Разумевање да млађа популација, на пример, тражи компактне биљке за балконе, док старији купци преферирају класичне, мирисне сорте робусног хабитуса.
- Психографска анализа: ***Зашто купују***? (Животни стил, вредности, емоционалне потребе, еко-свест). Да ли купац тражи статус, емоционални одмор или „еко-пријатељску" сорту која промовише биодиверзитет?
- Географска анализа: ***Где купују***? (Климатска зона, регионални укус, културолошке разлике). Специјална селекција на медитерански хабитус насупрот континенталним формама.
- Бихевиорална анализа: ***Како купују***? (Лојалност бренду, учесталост куповине, осетљивост на цену). Како биљка мора да изгледа у тренутку куповине да би изазвала „импулсивну реакцију" потрошача.

Један од примера јесте циљ стварања јесењих култивара, како ради естетске, тако и економске добити. Јесењи период доноси богатство природних цветова у баштама, али је понуда врста за комерцијалну производњу саксијских биљака ограничена. Најчешће се овај простор попуњава жбуновима или мањим дрвећем у контејнерима, док је број једногодишњих и вишегодишњих врста за јесењу производњу релативно мали. Циљ пројекта био је да се развије овај потенцијално велики тржишни сегмент украсних саксијских биљака намењених продаји од краја јула до средине септембра (Ottosen, 2009). Према наведеном аутору, таква понуда привлачи повратнике са одмора, који желе да оживе своје терасе за јесен, као и власнике зимских башти и двориштa који траже новину са променом сезоне. Истраживање је било усмерено на биљни материјал који се може размножавати у условима стандардне стакленичке климе, уз минималну употребу хемијских

регулатора раста, чиме се тежило одрживој производњи. У првој фази сакупљено је 120 врста и култивара из расадника, приватних колекција и семенских компанија широм Европе, који су потом размножени и подвргнути почетном тестирању. На основу тога је развијен производни план за 30–40 врста, који је оцењен од стране произвођача, велепродаја и крајњих продаваца, како би се утврдило које врсте одговарају тренутним трендовима и системима производње. Друга фаза истраживања усмерила се на реалистичну производну нишу, посебно на врсте попут *Agastache*, *Salvia* и других биљака чија се тржишна реализација темпирала у јесен.



Слика 104: Анализа тржишта и потрошачких преференци ка сортама и култиварима воћака и украсног биља (*фото: Љубојевић, М.*)

Иако су отпорност на болести и квалитет плода или цвета фундаментални биолошки параметри, у декоративној хортикултури и пејзажној архитектури доминантну улогу игра хабитус, спољашњи изглед и форма биљке који непосредно обликују визуелни идентитет сваке зелене површине. Хабитус је оно што се прво уочава у простору. Он детерминише визуелно наглашавање, густину и структуру композиције и текстуру пејзажа, али и функционалност биљака у специфичним урбаним околностима. С обзиром на то да савремени дизајн захтева прецизно дефинисане форме, од строго пирамидалних и стубастих до жалосних и патуљастих, у наредном поглављу биће детаљно обрађени генетички механизми, физиолошки процеси и најзначајнија достигнућа у оплемењивању на специфичан хабитус, који омогућавају стварање биљака „скројених" по мери савременог градског простора.

Оплемењивање на специфичан хабитус и форму (архитектуру биљке)

Пре него што се крене у разраду појединачних циљева, мора се разумети да архитектура биљке представља њен тродимензионални отисак у простору, дефинисан генетиком, али моделован спољашњим факторима. У хортикултури, биљка се не посматра само као наведени биолошки систем, већ као конструкциони материјал. Оплемењивање на хабитус или форму захтева од селекционера да истовремено буде и генетичар и архитекта (пејзажни архитекта). Оплемењивање у том светлу манипулише следећим елементима:

- Смером раста (вектор). Да ли гране иду окомито у вис (пирамидалне форме), падају ка земљи (жалосне форме) или се шире радијално (кишобранасте форме)?

- Густином ткива (волумен). Однос између дужине интернодија и броја бочних грана одређује да ли ће биљка бити прозрачна и елегантна или густа и непробојна.

- Динамиком развоја (тајминг). Колико брзо биљка попуњава предвиђени простор и када престаје са активним растом?

Патуљасти раст

Патуљасти раст (енг. „*dwarfism*“) је темељ модерне хортикултуре јер директно одговара на изазов ограниченог простора – било да је реч о минијатурној саксији на радном столу или о градском парку где сваки квадратни метар мора бити пажљиво планиран. Патуљаст раст у хортикултури није само естетски хир, већ економска предност и пре достизања фазе тржишта. Како наводе Henny and Chen (2010), код родова попут *Dieffenbachia*, патуљаст хабитус је тесно повезан са формирањем базалних избојака. Овај мултигенски контролисан систем омогућава стварање компактних биљака које захтевају мањи број резница по посуди за постизање комерцијалног изгледа, што директно смањује трошкове производње и повећава ефикасност размножавања, још у самом расаднику.

Методе стварања патуљастих форми

У оплемењивачком раду разликују се три основна пута до компактне форме. Први обухвата класичну хибридизацију. Један веома стар али врло успешан пример је рад на роду *Forsythia*. Хибридизацијом између *F.* × *intermedia* и *F. japonica* још 1941. године добијен је култвивар ‘Arnold Dwarf’ (Dirr, 2009), док су каснија укрштања са *F. ovata* изродила отпорне, компактне форме попут сорти ‘Winterthur’ и ‘Fontanna’ (Zhang and Pan, 2025). Такође, континуирана укрштања у оквиру рода *Dianthus* довела су до стварања хибридних патуљастих форми које комбинују компактност дивљих сродника са продуженим периодом цветања савремених сорти. Патуљасте форме су примарно добијене хибридизацијом између *D. caryophyllus* и ниских, „јастучастих“ врста попут *D. gratianopolitanus* или *D. chinensis*, чиме су синтетисани култивари који спајају раскошну морфологију цвета са изразито компактним хабитусом (слика 105). Са друге стране индукована мутагенеза и полиплоидизација, тачније употреба колхицина код афричких љубичица (*Saintpaulia*) резултирала је не само променом боје и броја круничних листића, већ и појавом патуљастих биљака са сукулентним

листовима и падајућим цвастима (Seneviratne and Wijesundara, 2004). Ови мутанти често показују већу дебљину ткива, што им даје додатну физиолошку стабилност. На крају, савремени генетички инжењеринг код рода *Pelargonium* показује огроман потенцијал. Овде се патуљаст раст и компактност успешно „дизајнирају" заједно са отпорношћу на патогене попут *Botrytis*-а, чиме биљка постаје самоодржив систем у затвореном простору.



Слика 105: Пролећни аспект патуљастог каранфила на зеленој површини (*фото: Љубојевић, М.*)

Функционална вредност у ентеријеру и екстеријеру

Компактност омогућава врстама попут *Spathiphyllum* („Dwarf Peace Lily") да постану незаменљиве компоненте „indoorscaping-а" (унутрашњег уређења простора), где је простор најскупљи ресурс. Слично томе, патуљасте форме божиковине (*Ilex crenata*) и шимшира (*Buxus* spp.) представљају основу за структурно обликовање вртова (живе ограде, топијарне форме), где се рачуна на њихову спору стопу раста и предвидиву архитектуру. Док „indoorscaping" решава естетски недостатак природе у ентеријеру, „foodscaping" решава потребу модерног човека да зна порекло своје хране, чак и ако живи на 10. спрату зграде. Компактна архитектура биљке отворила је врата и једној потпуно новој дисциплини – „foodscaping-у". Овде се патуљасти раст не користи само да би се биљка уклопила у простор, већ да би се омогућила интензивна производња хране у урбаним условима, на балконима, терасама или у малим кућним вртовима. Традиционалне воћне врсте, које природно достижу велике димензије, захваљујући специјалном оплемењивању сада добијају своје „нано" верзије. Неки од примера су:

- Минијатурне јабуке, крушке, кајсије, шљиве бресквe и нектарине (*Columnar* и *Patio types*), за разлику од стандардних стабала, имају екстремно скраћене интернодије. На пример, сорте бресквe са тамноцрвеним листом не само да су декоративне током целе сезоне (визуелни ефекат), већ доносе плодове стандардне величине на стаблу које не прелази висину од 1,5 метара.
- Стубасте и истовремено патуљасте јабуке су савршен пример управљања „вектором раста". Захваљујући специфичној генетичкој конституцији, ове биљке готово да немају бочно гранање, већ плодове носе директно уз водилицу. Оне

представљају живе „зелене стубове” који у мају цветају, а у септембру нуде принос, заузимајући минималан хоризонтални простор.

- Код патуљастих агрума и јагодастог воћа оплемењивање на компактност код лимуна, каламондина или нових сорти боровница које формирају „лоптасте” жбунове, омогућава да ове врсте буду интегрални део дизајна ентеријера и екстеријера истовремено.

Посебан изазов за „рационалног визионара” представљају пењачице. Код врста које природно имају снажан вегетативни пораст, циљ специјалног оплемењивања је драстично скраћивање интернодија и супресија апикалне доминације, како би се добиле форме које су чвршће или захтевају минималну потпору. Неки од примера обухватају род *Clematis*. Док традиционални клематиси могу нарасти и до 3–5 метара, нове серије (попут Evison/Poulsen селекција), оплемењене су тако да цветају већ на висини од 30 до 60 cm. Код њих је генетика усмерена на рану индукцију цветних пупољака на врло ниским нодусима, чиме биљка постаје „цветни жбун” уместо агресивне пењачице. Надаље, код култивара *Wisteria* 'Amethyst Falls' постигнута је природно компактнија биљка, која цвета већ у првој години и идеална је за гајење у посудама на терасама. Код нас традиционално руже пењачице, успешно се могу заменити патуљастим ружама пењачицама. Овде је фокус на наспрамном положају пупољака и наизменичном расту, те густом гранању од саме основе. Циљ је да биљка попуни решетку (трелис) на висини до 1,5 метара, стварајући густ цветни зид, без огољених делова, који су карактеристични за старе бујне сорте.

Стубаст и пирамидални раст

Док патуљаст раст решава проблем запремине, пирамидалне (фастигијатне) и стубасте форме решавају проблем ширине. У урбаном простору, где је тло често заробљено између асфалта и грађевина, оплемењивање на оштар угао гранања и супресију бочног раста постаје кључни алат „рационалног визионара”.

Методе стварања стубастих и фастигијата форми

У оплемењивачком раду на архитектури крошње, издвајају се три кључна приступа за добијање вертикалних хабитуса. Први укључује одабир и стабилизацију спонтаних мутација. Наиме, већина историјских фастигијатних култивара потиче од спонтаних мутација пронађених у природи. Најпознатији пример је *Quercus robur* 'Fastigiata', који је настао одабиром индивидуе са екстремно оштрим углом гранања. Ове мутације се даље размножавају вегетативно (калемљењем или резницама) како би се очувала специфична геометрија крошње. Код четинара, фастигијатне форме рода *Juniperus* или *Thuja* често су резултат селекције форми са израженом апикалном доминацијом унутар природних популација. Други начин искоришћен је код воћних врста. Циљаном хибридизацијом код јабуке, стубасти хабитус је дефинисан доминантним геном (Co локус). Оплемењивачки програми користе ове „доноре” стубастог раста за укрштање са комерцијалним сортама. Резултат су хибриди који задржавају принос и квалитет плода, али усвајају стубасту форму родитеља. Код украсних врста, укрштањем широко-пирамидалних са строго фастигијатним формама добијају се селекције са различитим степеном ширине круне, прилагођене специфичним категоријама дрвореда. Трећи начин укључује индуковану мутагенезу зрачењем. Наиме, у потрази за новим вертикалним формама, често се користи гама-зрачење пупољака. Овај метод је био кључан за добијање компактних и стубастих форми код трешања и вишања (нпр. сорте из серије 'Compact'). Циљ је изазвати

мутације које скраћују бочне гране и појачавају утицај централне водилице, без нарушавања виталности биљке.

Функционална вредност у урбаној инфраструктури

Пирамидалне дрвенасте врсте нису само естетски украс, већ функционални елементи који омогућавају озелењавање тамо где би стандардна крошња изазвала инфраструктурну штету. Градски дрвореди и разделне траке захтевају специфичне форме. Тако у уским улицама са густим саобраћајем, врсте попут *Carpinus betulus* 'Fastigiata' (слика 106), *Morus alba* 'Pyramidalis' (слика 106) или *Quercus robur* 'Fastigiata' (храст лужњак) омогућавају вертикално зеленило без ометања саобраћаја и контактне мреже. На шеталиштима и трим стазама, где круна не сме да омета кретање људи, а корен не сме да подиже подлогу, поред већ поменутих култивара користе се стубасте форме јапанских трешања, *Prunus serrulata* 'Amanogawa', затим *Betula pendula* 'Fastigiata', *Chamaecyparis lawsoniana* 'Ellwoodii', *Cupressus sempervirens* 'Pyramidalis', *Liquidambar styraciflua* 'Fastigiata', *Tilia americana* 'Fastigiata' и *Ulmus* 'Columella'.

У нешто руралнијим деловима, периурбаним просторима, али и на мањим окућницама пирамидалне форме могу бити ветрозаштитини појасеви или тампон зона, у зависности од контекста простора. Тако пирамидалне форме четинара (нпр. *Cupressus sempervirens* 'Stricta', × *Cupressocyparis leylandii* или фастигијатне сорте тисе *Taxus baccata* 'Fastigiata') идеалне су за формирање густих, високих живих зидова на минималном простору. Они пружају заштиту од ветра и буке, а истовремено заузимају врло малу површину драгоценог земљишта.



Слика 106: Пример пирамидалних форми у урбаној – зеленој инфраструктури, *Carpinus betulus* 'Fastigiata' (лево) и *Morus alba* 'Pyramidalis' (десно) (*фото: Љубојевић, М.*)

Жалосни и кишобранасти раст

Оплемењивање на жалосни хабитус заснива се на специфичном генетичком поремећају – губитку негативног геотропизма. Док код стандардних форми хормонски сигнали (првенствено ауксин) усмеравају гране навише, код пендула – жалосних форми тај механизам ослабљен или потпуно одсутан, те гране расту ка тлу под сопственом тежином.

Методе стварања и генетичка основа

Први начин традиционално обухвата одабир спонтаних мутација. Већина познатих жалосних форми потиче од појединачних примерака пронађених у природи. Примери попут *Fagus sylvatica* 'Pendula' или *Betula pendula* 'Youngii' настали су вегетативним размножавањем мутираних грана које су изгубиле способност усправног раста. Жалосне форме као последица мутација сусрећу се код бројних четинара – смрче, јеле, ариша и слично (слика 107). Као други начин наводи се хибридизација за каскадни ефекат. Савремени програми користе укрштање жалосних родитеља како би се добиле селекције са још гушћим, падајућим гранањем. Код украсних трешања (*Prunus subhirtella* 'Pendula'), циљ је постићи правилну, симетричну круну која се спушта до самог тла. Неки од изврсних примера укључују *Alnus incana* 'Pendula', *Carpinus betulus* 'Pendula', *Cedrus libani* 'Atlantica Pendula', *Prunus* × *subhirtella* 'Pendula Plena Rosea' и *Morus alba* 'Pendula'. За разлику од чисто жалосних, кишобранасте форме често задржавају чврстину грана, али имају хоризонтални вектор раста. Класичан пример је *Fraxinus excelsior* 'Pendula', *Robinia pseudoacacia* ’Umbeaculifera’, *Prunus* × *eminens* 'Umbraculifera', *Salix babylonica* 'Umbraculifera', *Ulmus minor* 'Umbraculifera' или *Catalpa bignonioides* 'Nana', где круна природно тежи ширењу у страну, стварајући густ, зелени штит.



Слика 107: Изглед стабла и грана код падајуће форме ариша *Larix decidua* 'Pendula' (*фото: Љубојевић, М.*)

Функционална вредност у урбаној инфраструктури

Употреба ових форми у урбаном зеленилу захтева прецизно планирање, јер њихова архитектура доминира простором. Зато се често користе као горњи спрат у композицији са врло приземним зеленилом и много чешће као солитерни акценти. Због своје снажне визуелне вредности оне служе као фокусне тачке у малим вртовима, поред водених површина или на улазима у објекте. Код већине жалосних форми, биљка нема способност самосталног издизања дебла те висина калемљења (на тзв. „високо дебло") директно одређује коначну висину биљке. Ово омогућава оплемењивачу и расадничару да понуде биљке идентичне генетике, али потпуно различитих димензија – од ниских „пузећих" форми до високих „зелених водопада". Кишобранасте форме су незаменљиве на местима где је потребан природни хлад на малој површини (тргови, летње баште), јер њихова правилна геометрија ствара јасан архитектонски волумен без потребе за радикалном резидбом. Међутим, поред предности ови култивари имају и недостатке – падајуће гране су подложне оштећењима од снега, те се бирају генотипови са еластичним дрветом. Надаље, будући да се ове форме готово увек калеме на стандардне подлоге, оплемењивачи траже решења која спречавају појаву бујних, усправних избојака из саме подлоге, који би могли да „загуше" племениту жалосну, кишобранасту али исто тако и лоптасту форму (слика 108 и 109).



Слика 108: Изданак подлоге при самом дну и врху механички заштићеног дела дебла (*фото: Љубојевић, М.*)



Слика 109: Гушење племените круне изданком много јаче подлоге (*фото: Љубојевић, М.*)

Лоптасте (глобоза) форме

Лоптасте (globosa) форме представљају врхунац геометријске правилности у хортикултури. Оне су одговор на потребу за уредним, симетричним елементима који задржавају своју форму годинама, готово без потребе за мануелном интервенцијом (резидбом). За разлику од фастигијатних или жалосних форми, где се манипулише вектором раста, код лоптастих хабитуса примарни селекциони циљ је губитак апикалне доминације уз истовремено екстремно скраћивање интернодија. Резултат је густа, компактна крошња која се шири подједнако у свим правцима из централне тачке.

Методе стварања и генетичка основа

Први и можда најупечатљивији начин настанка лоптастих форми везан је за феномен „вештичијих метли" (Witch's Brooms). Ове специфичне мутације, које трајно мењају архитектуру гранања, представљају примарни извор за већину патуљастих и лоптастих четинара. Када се такво мутирано ткиво вегетативно размножи, оно задржава своју компактну, збијену структуру, што је случај код култвивара попут *Picea abies* 'Little Gem', *Pinus strobus* 'Bergman's Mini', *Pinus mugo* var. *pumilio* или *Thuja occidentalis* 'Danica' (слика 110). Оплемењивач овде делује као селекционер природно фиксираних аномалија које нуде савршену геометријску правилност. Други значајан пут обухвата селекцију на специфичан генетички детерминисан патуљасти раст (енг. „*genetic dwarfism*"). Код ових форми, генетика директно супримира апикалну доминацију у корист мултиаксијалног гранања, где велики број бочних грана сличне снаге формира густу сферу као код врсте *Betula nana*. Код лишћара, попут *Acer platanoides* 'Globosum', *Platanus* × *hispanica* 'Alphen's Globe', *Tilia cordata* 'Lico' и *Ginkgo biloba* 'Mariken' оплемењивачки рад је усмерен на одабир јединки код којих је угао гранања такав да омогућава равномерно ширење крошње у свим правцима. За разлику од жалосних форми где доминира вертикални пад, лоптасте форме задржавају изражену структурну чврстину и визуелну предвидивост. Оне представљају резултат прецизне манипулације фитохормоналним балансом, где скраћене интернодије и густина лисне масе стварају утисак живих скулптура. Овакве форме су одговор на потребу за геометријским редом у простору, омогућавајући формирање волумена који су истовремено стабилни и лаки за одржавање.

Функционална вредност у пејзажу

Због свог специфичног генетичког кода који ограничава вертикални прираст, ове форме су незаменљиве у градским улицама изнад којих пролази ниска електрична или телекомуникациона мрежа. Калемљењем на висину од преко два метра, култивари попут *Acer platanoides* 'Globosum' омогућавају формирање дрвореда који никада неће доћи у физички конфликт са инфраструктуром, чиме се потреба за скупом и агресивном резидбом своди на минимум. Надаље, лоптасти хабитус делује као моћан визуелни маркер који уноси ред и јасан ритам у просторну композицију. Ове форме се често користе за ритмично оивичење прилазних стаза, наглашавање улаза у објекте или као правилне фокусне тачке у партерним решењима тргова и скверова. За разлику од бујних врста које захтевају константно обликовање, природне лоптасте форме пружају трајан архитектонски волумен који задржава своју симетрију током целе вегетационе сезоне, стварајући осећај формалности и дисциплинованог дизајна.

У малим вртовима и на приватним парцелама, патуљасте лоптасте форме лишћара и четинара преузимају улогу природних топијара. Оне омогућавају

постизање скулптурних ефеката директно кроз биологију биљке, штедећи време и ресурсе који би иначе били утрошени на мануелно обликовање живица. Тиме лоптасти хабитус прераста оквире чистог украса и постаје средство за пројектовање самоодрживог и високофункционалног зеленог простора, где генетика ради у служби човека и његове потребе за уређеним окружењем.




Слика 110: Примена лоптасте, минијатурне форме тује – *Thuja occidentalis* 'Danica' на зеленој површини (*фото: Љубојевић, М.*)

Овај уџбеник је конципиран тако да пружи свеобухватан преглед општих принципа и метода оплемењивања хортикултурног биља, постављајући темељ за разумевање савремених процеса у овој динамичној области. Ипак, с обзиром на изузетну разноликост врста и све бржи технолошки напредак, студенти се за детаљније проучавање посебних категорија и специфичних селекционих достигнућа упућују на специјализовану литературу. Наведена дела представљају кључне изворе за даље усавршавање у домену оплемењивања орнаменталних врста, обухватајући најновије праксе и технологије:

Bhargava, B., Kumar, P., Verma, V. (Eds.). (2024). Ornamental Horticulture: **Latest Cultivation Practices and Breeding Technologies**. Springer Nature.

Al-Khayri, J. M., Jain, S. M., Wani, M. A. (Eds.). (2025). Breeding of Ornamental crops: **Annuals and Cut Flowers**. Springer Nature.

Wani, M. A., Al-Khayri, J. M., Jain, S. M. (Eds.). (2025). Breeding of Ornamental Crops: **Bulbous Flowers**. Springer Nature.

Al-Khayri, J. M., Jain, S. M., Wani, M. A. (Eds.). (2025). Breeding of Ornamental Crops: **Potted Plants and Shrubs**. Springer Nature.

Од линеарног ка циркуларном моделу – нова парадигма оплемењивања

Савремена хортикултурна наука налази се на прекретници која захтева радикално редефинисање својих основних циљева. Дугогодишњи доминантни модел, заснован на принципима линеарне економије по матрици „узми–направи–одбаци", исцрпео је своје еколошке и економске оквире. У овом контексту, оплемењивач више не поступа само као селекционер естетских атрибута, него постаје примарни дизајнер унутар затворених биолошких и техничких циклуса. Да би се разумела будућност, мора се критички сагледати прошлост. Традиционални (линеарни) модел, који је обележио 20. век, био је усмерен на максимизацију специфичних карактеристика, приноса код продуктивних врста и супериорности изгледа код орнаменталних таксона. Овај приступ је почивао на високим енергетским инпутима, где су генотипови развијани за строго контролисане услове уз интензивну примену хемије и воде. У таквом систему, биљка је третирана као коначни производ чији се животни пут завршава продајом, док је питање биолошког отпада након престанка функционалности биљке остајало изван домена деловања оплемењивача. Насупрот томе, циркуларни модел уводи концепт оплемењивања на дугорочну одрживост. Овде се нови генотип посматра као динамички елемент који мора допринети регенерацији читавог система.

Овај модел почива на три кључна стуба:

- Максимизација ефикасности ресурса где се уместо „одговора на инпуте", селекциони притисак се усмерава на „отпорност на дефицит". Креирају се подлоге супериорне архитектуре за усвајање нутријената (NUE) и физиолошких механизама за ефикасно коришћење воде (WUE), што је критично за опстанак урбаног зеленила у доба климатских промена.
- Валоризација нуспроизвода и „Upcycling" где се селекција врши према хемијском профилу биомасе. Циљ је да остаци након примарне употребе (нпр. након орезивања) уколико поседују специфичан састав лигнина или секундарних метаболита погодних за биопластику или био-фито-фармацију, буду у те намене искоришћени.
- Адаптивни капацитет и дуговечност, што подразумева да је свака замена садног материјала енергетски губитак. Стога се бирају генотипови са високом физиолошком пластичношћу који одржавају екосистемске услуге (хлађење, филтрација) током дугог временског периода уз минималне интервенције.

Да би транзиција са линеарног на циркуларни модел била ефикасно спроведена, а не остала само теоретски оквир, савремена хортикултура користи **техничко-технолошки** напредак који омогућава до сада невиђену прецизност и брзину деловања. Кроз претходна поглавља обрађена су поља технолошког напретка где је приказана прецизност геномских технологија, коришћење CRISPR/Cas9 едитовања и геномског одабира, што омогућава оплемењивачима да директно циљају специфичне особине, обликујући биљку као високофункционалну зелену „фабрику". Међутим, техничка супериорност добија своју пуну употребну вредност тек кроз партиципативно оплемењивање (**друштвено-социјални** напредак), које у процес селекције директно укључује крајње кориснике – оплемењиваче, произвођаче и пејзажне архитекте. Тиме се осигурава да нови култивари одговарају стварним потребама на терену и да се принципи агроекологије, који спајају локално знање са

научном прецизношћу, успешно имплементирају у системе отпорне на стрес без претераних спољашњих улагања.

Управо овако дизајнирани генотипови постају кључни актери у реализацији Агенде 2030 Уједињених нација. Иако се оплемењивање биља може посматрати као специфична биолошка дисциплина, оно заправо представља универзални алат за испуњење Циљева одрживог развоја (енг. „*Sustainable Development Goals – SDG*"). Када се говори о доприносу урбаној стабилности и безбедности хране, граница између декоративног и продуктивног биља потпуно нестаје. Оплемењивач данас дизајнира јестиво озелењавање које истовремено задовољава естетске стандарде градских простора и пружа нутритивну сигурност кроз компактне форме воћака отпорне на градске услове, чиме се директно одговара на изазове које постављају СДГ2 и СДГ11. Управљање ресурсима и климатска резилијентност такође су дубоко укорењени у генетичку базу хортикултурног биља. Стварањем ксерофитних генотипова са супериорним кореновим системом директно се чувају водни ресурси у складу са СДГ6, док се селекцијом врста са високим капацитетом за секвестрацију угљеника и дугим животним веком активно ради на ублажавању климатских промена, предвиђених СДГ13 циљем. Сваки нови култивар који захтева мање пестицида и ђубрива индиректно штити и речне екосистеме од еутрофикације, повезујући копнену хортикултуру са заштитом живота испод воде. На крају, редукција отпада почиње већ у самој ћелији биљке. Оплемењивање ка већој стабилности материјала у пост-харвест периоду и стварање сорти које се у потпуности могу искористити као сировина за биопластику или био-фито-фармацију, представља темељ одговорне потрошње из СДГ12. Повратак локалним генетичким ресурсима и рад на аутохтоним врстама не само да чува идентитет региона, већ обезбеђује стабилна станишта за опрашиваче, чиме се затвара круг заштите биодиверзитета. Тако оплемењивач, користећи најсавременију технологију, заправо постаје чувар еволутивног континуитета и катализатор заједничке будућности засноване на знању и партнерству.

Оплемењивање у функцији Агенде 2030 (SDG)

Поред горе наведених врло очигледних примера, оплемењивање хортикултурног биља је заправо средство за остварење готово свих 17 циљева кроз три основне групе утицаја. Како би се разумео допринос оплемењивања за крај прегледно ће се објаснити један по један циљ.

Директни биолошки и егзистенцијални утицаји

Хортикултурни генотипови директно решавају питања глади и здравља. Кроз концепт Foodscaping-a, где се брише граница између декоративног и јестивог, селекција патуљастих и стубастих форми воћака са повећаном нутритивном вредношћу директно подржава СДГ2 (Свет без глади). Истовремено, оплемењивање врста за фитотерапијске баште побољшава ментално здравље (СДГ3), док стварање ксерофитних генотипова чува залихе пијаће воде (СДГ6). У прегрејаним градовима, селекција ка повећаној фотосинтези и отпорности на топлотне екстреме омогућава опстанак „зелених плућа", што је срж СДГ13 (Акција за климу) и заштите биодиверзитета на копну (СДГ15). Овај процес је нераскидиво повезан са СДГ4 (Квалитетно образовање) – стварање нових сорти служи као платформа за пренос специфичних знања о генетици, одрживости и екологији, чиме се едукују нове генерације стручњака способних да одговоре на изазове будућности.

Социо-економски и индустријски утицаји

Оплемењивање покреће економски раст (СДГ8) и иновације (СДГ9). Стварањем сорти које су отпорније и лакше за узгој, директно се помаже малим произвођачима да остваре стабилне приходе (СДГ1), док се у сектору цвећарства и урбаног повртарства јача економски положај жена (СДГ5). Овакав приступ директно доприноси и СДГ10 (Смањење неједнакости), јер демократизација приступа супериорном семенском материјалу омогућава малим фармерима и маргинализованим заједницама да буду конкурентни на тржишту. Чак и енергетска питања (СДГ7) налазе одговор у оплемењивању врста са високим уделом целулозе у остатку биомасе за производњу биогорива друге генерације. Основа одговорне потрошње (СДГ12) лежи у „Zero Waste" моделу, где су сорте одабране да трају дуже и захтевају мање хемијске заштите.

Системски и стратешки утицаји

На највишем нивоу, оплемењени генотипови постају „живи грађевински материјал" за одрживе градове (СДГ11), регулишући буку и температуру мегаполиса. Чак и заштита живота испод воде (СДГ14) почиње на копну – сорте које захтевају мање пестицида спречавају загађење водотокова. На крају, стабилност коју пружају сигурни ресурси и храна основ је за друштвени мир (СДГ16), док глобална размена генетичког материјала представља најбољи пример научне дипломатије и партнерства (СДГ17).

Интеграцијом ових принципа, оплемењивач преузима улогу комплементарну са архитектуром екосистема. Он не креира само естетски објекат, већ биолошки квалитет затвореног циклуса вредности, чинећи сваки нови варијетет малим, али кључним елементом у остварењу глобалне одрживости (слика 111).



Слика 111: Допринос оплемењивања хортикултурног биља циљевима одрживости (*фото: Љубојевић, М.*)

Литература

Aksenova, N. P., Milyaeva, E. L., Romanov, G. A. (2006). Florigen goes molecular: Seventy years of the hormonal theory of flowering regulation. Russian Journal of Plant Physiology, 53(3), 401–406. https://doi.org/10.1134/S1021443706030174

Anastasijević, N. (2002). Podizanje i održavanje zelenih površina, Univerzitet u Beogradu, Šumarski fakultet u Beogradu

Anderson, N. O. (2019). Selection tools for reducing generation time of geophytic herbaceous perennials. Acta Horticulturae, 1237, 53–66. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1237.7

Anderson, N. O., Ascher, P. D. (2001). Selection of day-neutral, heat-delay-insensitive Dendranthema × grandiflora genotypes. Journal of the American Society for Horticultural Science, 126(6), 710–721.

Arditti J. (1992) Fundamentals of orchid biology (reprinted, 2007 by Zip Publising, 1313 Chesapeake Ave, Columbus, Ohio 43212, USA.) Wiley. New York.

Aziz, E. E., Sabry, R. M., Ahmed, S. S. (2013). Plant growth and essential oil production of sage (Salvia officinalis L.) and curly-leafed parsley (Petroselinum crispum ssp. crispum L.) cultivated under salt stress conditions. World Applied Sciences Journal, 28(6), 785-796.

Barać, G. (2016). Evaluacija genetičke i fenotipske varijabilnosti i analiza strukture populacije stepske višnje (Prunus fruticosa Pall.) Doktorska disertacija, Univerzitet u Novom Sadu.

Bateman R. M., Smith R. J., Fay M. F. (2008) Morphometric and population genetic analyses elucidate the origin, evolutionary significance and conservation implications of Orchis angusticruris (O. purpurea × O. simia), a hybrid orchid new to Britain. Botanical Journal of the Linnean Society. 157: 687–711.

Bateman R.M. (2006) She's no Lady! A hybrid orchid new to the British Isles. Orchid Review 115: 282–287.

Baur, E. (1909). Review of Winkler 1908. Zeitschrift für ind. Abstammungs-und Vererb., 1, 400-401.

Berger, C., Laurent, F. (2019). Trunk injection of plant protection products to protect trees from pests and diseases. Crop Protection, 124, 104831.

Bhagasara, V. K., Ranwah, B. R., Meena, B. L., Khan, R. (2017). Estimation of GCV, PCV, heritability and genetic gain for yield and its related components in sorghum (Sorghum bicolor (L.) Moench). International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 6(5), 1015–1024.

Bobinac, M., Andrašev, S., Perović, M., Bauer-Živković, A., Jorgić, Đ. (2015). Italian alder (Alnus cordata/Loisel./Desf.)-new species for Allochtonous dendroflora of Serbia. Glasnik Sumarskog fakulteta, (111), 21-36.

Borojević S. (1981): Principi i metodi oplemenjivanja biljaka. Poljoprivredni fakultet u Novom Sadu.

Braun, H. J., Rajaram, S., van Ginkel, M. (1996). CIMMYT's approach to breeding for wide adaptation. Euphytica, 92(1–2), 175–183. https://doi.org/10.1007/BF00022843

Brickell, C. and J. D. Zuk. 1997. The American Horticultural Society A-Z Encyclopedia of Garden Plants. DK Publishing, Inc., NY.

Bridgen, M., Kollman, E., Lu, C. (2009). Interspecific hybridization of Alstroemeria for the development of new ornamental plants. Acta Horticulturae, 836, 73–78. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2009.836.9

Broertjes, C., Van Harten, A. M. (1988). Applied mutation breeding for vegetatively propagated crops. Developments in crop science. The Netherlands: Elsevier, 197–204. 10.1007/BF00024972

Brown, J. K. (1995). Pathogens' responses to the management of disease resistance genes. In: Advances in plant pathology. Vol. 11, pp. 75–102. Elsevier, London, Academic Press.

Browning, J. A. and Frey, K . J . (1969). Multiline cultivars as a means of disease control. Annual Review of Phytopathology 7, 355-382.

Businský, R. (2012). Two new spontaneous hybrids of American hard pines from *Pinus* sect. Trifoliae (*Pinaceae*) found in the unique Russian Sochi Arboretum. Feddes Repertorium, 123(3), 209-217.

Cairns, T. (2000) Modern Roses XI, The World Encyclopedia of Roses, Academic Press, San
Diego.

Callaway, D. J., Callaway, M. B. (2000). Breeding ornamental plants. Timber Press.

Canadell, J., Noble, I. (2001). Challenges of a changing Earth. Trends in Ecology & Evolution, 16(12), 664–666.

Cafasso D., Widmer A., Cozzolino S. (2005) Chloroplast DNA inheritance in the orchid Anacamptis palustris using single seed polymerase chain reaction. Journal of Heredity 96: 66–70.

Çelik, E. S., Özalp, T., Hazar, D., Devran, Z. (2022). Response of some carnation varieties to Meloidogyne incognita, Meloidogyne javanica and Meloidogyne arenaria. International Journal of Agriculture Environment and Food Sciences, 6(2), 271-274.

Chailakhyan, M. Kh. (1975). Autonomous and induced mechanisms of flowering regulation in plants. Fiziologiya Rastenii, 22, 1265–1282. (Soviet Plant Physiology, English Transl.)

Chailakhyan, M. Kh. (1988). Regulyatsiya tsveteniya vysshikh rastenii [Regulation of flowering in higher plants]. Moscow: Nauka.

Chen, C. M., Wei, T. Y., Yeh, D. M. (2012). Morphology and inheritance of double floweredness in Catharanthus roseus. HortScience, 47(12), 1679–1681.

Csillery, G. (1983). New Capsicum mutants found on seedling, growth type, leaf, flower and fruit. In: Proceedings of the Fifth Meeting of the Capsicum and Eggplant Working Group, Eucarpia (pp. 127–130). Plovdiv, Bulgaria.

Corriveau J.L., Coleman A.W. (1988) Rapid screening method to detect potential biparental inheritance of plastid DNA and results for over 200 angiosperm species. American Journal of Botany 75: 1443–1458.

Cruz-Duque, A. A., Tapia-Campos, E., Rodriguez-Domínguez, J. M., Barba-Gonzalez, R. (2019). Research on native ornamental species from Mexico. Acta Horticulturae, 1240, 1–12. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1240.1

Čurčić, M., Narandžić, T., Božanić Tanjga, B., Grubač, M., Pušić Devai, M., Šarac, V., Ljubojević, M. (2024). Designing the First Rosarium in Serbia to Fulfill Environmental, Societal, and Economical Purposes. Journal of Zoological and Botanical Gardens, 5(4), 590-605.

Davis, M. A., Grime, J. P., Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. Journal of Ecology, 88(3), 528–534. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x

Debener, T. (1999). Genetic analysis of horticulturally important morphological and physiological characters in diploid roses. European Journal of Horticultural Science, 64(1), 14–20.

Debener, T. H. (2001a). Molecular tools for modern ornamental plant breeding and selection. Acta Horticulturae, 552, 121–128.

Debener, T. (2001b). Molecular markers as a tool for analyses of genetic relatedness and selection in ornamentals. In: A. Vainstein (Ed.), Breeding for ornamentals: Classical and molecular approaches (pp. 329–345). Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers.

Dehnen-Schmutz, K. (2011). Determining non-invasiveness in ornamental plants to build green lists. Journal of Applied Ecology, 48(6), 1374–1380. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02061.x

De Jong, J., Rademaker, W. (1986). The reaction of chrysanthemum cultivars to Puccinia horiana and the inheritance of resistance. Euphytica, 35(3), 945-952.

de Lamarck, J. B. D. M. (1809). Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux. (Vol. 2). Dentu.

de Morais, A.A., Pinheiro, J.B. (2012). Breeding for Resistance to Insect Pests. In: Fritsche-Neto, R., Borém, A. (eds) Plant Breeding for Biotic Stress Resistance. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-33087-2_6

Deng, Y., Chen, S., Chen, F., Cheng, X., Zhang, F. (2011). The embryo rescue derived intergeneric hybrid between chrysanthemum and Ajania przewalskii shows enhanced cold tolerance. Plant Cell Reports, 30(12), 2177-2186.

Deng, Y., Jiang, J., Chen, S., Huang, C., Fang, W., Chen, F. (2012). Drought tolerance of intergeneric hybrids between Chrysanthemum morifolium and Ajania przewalskii. Scientia horticulturae, 148, 17-22.

De Pascale, S., Romano, D. (2019). Potential use of wild plants in floriculture. Acta Horticulturae, 1240, 87–98. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1240.15

Diels, L. (1918). Stand und Aufgaben der Pflanzengeographie. Naturwissenschaften, 6(40), 581-585.

Dirr. M. A. (2009). Manual of Woody landscape plants, 6th edn. Stipes Publishing LLC, Champaign

Doccola, J. J., Wild, P. M. (2012). Tree injection as an alternative method of insecticide application. In Insecticides—Basic and Other Applications. (pp. 61–78). Rijeka: InTech.

Dunn, B. L., Lindstrom, J. T. (2007). Oryzalin-induced chromosome doubling in Buddleja to facilitate interspecific hybridization. HortScience, 42(6), 1326-1328.

Dulić, J. (2019). Biodiverzitet i oplemenjivanje terestričnih orhideja Fruške gore. Doktorska teza. Univerzitet u Novom Sadu.

Đorđević V., Tsiftsis S., Jakovljević K., Šinžar-Sekulić J., Vukojičiž S. (2002) First record of a natural hybrid Neotinea × dietrichiana (Orchidaceae) in Serbia. Phytologia Balcanica. 18(2): 163-171.

Đukić, M., Grbić, M., Skočajić, D., Đunisijević-Bojović, D. (2006). Spontane promene kao osnova za dobijanje novih kultivara ukrasnih sadnica. Glasnik Šumarskog fakulteta, (93), 71-81.

Engler, A. (1924). Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. In: A. Engler & E. Gilg (Eds.), Syllabus der Pflanzenfamilien (pp. 9–10).

Evans, L. T., Fischer, R. A. (1999). Yield potential: its definition, measurement, and significance. Crop science, 39(6), 1544-1551.

Ferreira, K. T. C., Rêgo, E. R., Rêgo, M. M., Fortunato, F. L. G., Nascimento, N. F. F., de Lima, J. A. M. (2015). Combining ability for morpho-agronomic traits in ornamental pepper. Acta Horticulturae, 1087, 187–194.

Flego, D., Pirhonen, M., Saarilahti, H., Palva, T. K., Palva, E. T. (1997). Control of virulence gene expression by plant calcium in the phytopathogen Erwinia carotovora. Molecular Microbiology, 25(5), 831-838.

Gardes M. (2002) An orchid-fungus marriage: physical promiscuity, conflict and cheating. New Phytologist. 154: 4–7.

Gilad, Z., Hovav, E., Sandler-Ziv, D., Kamenetsky, R. (2001). Development of Allium aschersonianum, an Israeli native species, as a new ornamental crop. Acta Horticulturae, 552, 171–178. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2001.552.19

Haberlandt, G. (1902). Culturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I, 69, 69–91.

Harlan, J. R. (1975). Geographic patterns of variation in some cultivated plants. Journal of Heredity, 66(4), 182-191.

Henny, R. J., Chen, J. (2010). Cultivar development of ornamental foliage plants. In: Plant breeding reviews, Janick, J.(ed.). John Wiley & Sons, Hobocken, NJ, 245-290.

Henry, A., Flood, M. G. (1919). The history of the Dunkeld hybrid larch, Larix eurolepis, with notes on other hybrid conifers. In Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science (Vol. 35, pp. 55–66). Royal Irish Academy.

Hershey, D. R. (1992). John Lindley (1799-1865). HortScience, 27(9), 960–961. https://doi.org/10.21273/HORTSCI.27.9.960

Hoad, G. V. (1984). Hormonal regulation of fruit-bud formation in fruit trees. Acta Horticulturae, 149, 13–24. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1984.149.1

Hossain M.M., Kant R., Van P., Budi Winarto., Zeng S., De Silva J. (2013) The Application of Biotechnology to Orchids. Critical Reviews in Plant sciences. 32:69-139.

Iverson, L., Prasad, A. (1998). Estimating regional plant biodiversity with GIS modelling. Diversity and Distributions, 4(2), 49–61. https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.1998.00007.x

Jaenicke, H. (2013). Germplasm conservation of ornamental plants: What we can learn from agriculture. Acta Horticulturae, 977, 19–28. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.977.1

Janick, J. (2005). The origins of fruits, fruit growing, and fruit breeding. Plant Breeding Reviews, 25(1), 255–320. https://doi.org/10.1002/9780470650301.ch8

Janick, J. (2007). The origins of horticultural technology and science. Acta Horticulturae, 759, 41–60. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.759.3

Jevremović, S. (2008). Kultura tkiva perunika – Iris sp. Beograd: Zadužbina Andrejević. ISBN: 978-86-7244-726-2

Kalia, R. K., Rai, M. K., Kalia, S., Singh, R., Dhawan, A. K. (2011). Microsatellite markers: An overview of recent progress in plants. Euphytica, 177

Karlović, K. (2009). Introduction of ornamental native plants into commercial production in Croatia. Acta Horticulturae, 813, 107–112. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2009.813.13

Kastori, R. R., Maksimović, I. V., Kraljević-Balalić, M. M., Kobiljski, B. Đ. (2008). Physiological and genetic basis of plant tolerance to excess boron. Zbornik Matice srpske za prirodne nauke, (114), 41-51.

Kenis, M., Nacambo, S., Leuthardt, F. L. G., Domenico, F. D., Haye, T. (2013). The box tree moth, Cydalima perspectalis, in Europe: horticultural pest or environmental disaster? Aliens: The Invasive Species Bulletin, (33), 38-41.

Kyte, L. and Klayn, J. (2010). Plants from test tubes – 3rd ed.Timber press Inc.

Koseki, M., Goto, K., Masuta, C., Kanazawa, A. (2005). The star-type color pattern in Petunia hybrida 'Red Star'flowers is induced by sequence-specific degradation of chalcone synthase RNA. Plant and Cell Physiology, 46(11), 1879-1883.

Kovačić, S. (2004). The genus *Campanula* L. (*Campanulaceae*) in Croatia, circum-Adriatic and west Balkan region. Acta Botanica Croatica, 63(2), 171-202.

Kostenyuk I., Oh B., So I.S.(1999) Induction of early flowering in *Cymbidium niveo-marginatum* Mak in vitro. Plant Cell Replication. 19:1-5.

Kozlowski, T. T., Pallardy S. G. (1997). Physiology of Woody Plants. Cambridge: Academic Press.

Lee, S. Y., Shin, J. Y., Kwon, D. H., Xu, J., Kim, J. H., Ahn, C. H., Jang, S., Kwon, O. H., Lee, H. J., Kim, W. H. (2022). Preventing scattering of Tetranychus urticae in Rosa hybrida through dsCOPB2 expression. Scientia Horticulturae, 301, 111113. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111113

Lehrer, J. M., Brand, M. H., Lubell, J. D. (2008). Induction of tetraploidy in meristematically active seeds of Japanese barberry (Berberis thunbergii var. atropurpurea) through exposure to colchicine and oryzalin. Scientia horticulturae, 119(1), 67-71.

Leite, K. P., Albuquerque Filho, J. C. C., Silva, S. S. L., de Araujo, P. G. P., Ferreira, I. V. S., Bastos, S. M. S. L., Loges, V. (2015). Selection of Alpinia as cut foliage. Acta Horticulturae, 1087, 261–265. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1087.33

Lesur, C., Boury, S., Wolff, K., Becher, A., Weising, K., Kahl, G., Peltier, D. (2000). Comparison of seven molecular techniques for Pelargonium cultivar identification. Acta Horticulturae, 508, 297–300. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2000.508.51

Lewis, D. and Crowe, L.K. (1954). Structure of the incompatibility gene. Heredity 8(3), 357–363.

Li, W. D., Biswas, D. K., Xu, H., Xu, C. Q., Wang, X. Z., Liu, J. K., Jiang, G. M. (2009). Photosynthetic responses to chromosome doubling in relation to leaf anatomy in Lonicera japonica subjected to water stress. Functional Plant Biology, 36(9), 783-792.

Liu, H., Wang, Z., Liu, Y., Wei, Y., Hu, Z., Wu, X., Zheng, C., Wang, C. (2024). Applications of CRISPR/Cas9 technology in ornamental plants. Plant Molecular Biology Reporter, 42(2), 193–200. https://doi.org/10.1007/s11105-023-01417-2

Liu, Z. J. (2008). Single nucleotide polymorphism (SNP). In: Z. J. Liu (Ed.), Aquaculture genome technologies (pp. 59–72). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.

Lin, C. S., Binns, M. R. (1994). Concepts and methods for analyzing regional trial data for cultivar and location selection. Plant Breeding Reviews, 12, 271–297.

Lu, P., Colombo, S. J., Sinclair, R. W. (2007). Cold hardiness of interspecific hybrids between Pinus strobus and P. wallichiana measured by post-freezing needle electrolyte leakage. Tree Physiology, 27(2), 243–250. https://doi.org/10.1093/treephys/27.2.243

L'vova, I. N. (1963). Pol u rastenii [Sex in plants]. Moscow: Izdatel'stvo Moskovskogo Gosudarstvennogo Universiteta.

Ljubojević, M., Ognjanov, V., Maksimović, I., Čukanović, J., Dulić, J., Szabò, Z., Szabò, E. (2017). Effects of hydrogel on growth and visual damage of ornamental Salvia species exposed to salinity. CLEAN–Soil, Air, Water, 45(2), 1600128.

Ljubojević, M., Maksimović, I., Lalić, B., Dekić, L., Narandžić, T., Magazin, N., Dulić, J., Miodragović, M., Barać, G., Ognjanov, V. (2018). Environmentally-Related Cherry Root Cambial Plasticity. Atmosphere, 9(9), 358. https://doi.org/10.3390/atmos9090358

Ljubojević, M. (2021). Horticulturalization of the 21st century cities. Scientia Horticulturae, 288, 110350. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110350

Ljubojević, M., Narandžić, T., Ostojić, J., Božanić Tanjga, B., Grubač, M., Kolarov, R., Greksa, A., Pušić, M. (2022). Rethinking horticulture to meet sustainable development goals — The case study of Novi Sad, Serbia. Horticulturae, 8(12), 1222. https://doi.org/10.3390/horticulturae8121222
Marić, M. (1995). Kultura biljnih tkiva. Izdavačka kuća Draginić

Maloupa, E., Krigas, N., Grigoriadou, K., Lazari, D., Tsoktouridis, G. (2008). Conservation strategies for native plant species and their sustainable exploitation: Case of the Balkan Botanic Garden of Kroussia, N. Greece. In J. A. Teixeira da Silva (Ed.), Floriculture, ornamental and plant biotechnology, Advances and topical issues, 5(4), 37-56. Global Science Books.

McLaughlin, S. P. (1994). Floristic plant geography: the classification of floristic areas and floristic elements. Progress in Physical Geography, 18(2), 185–208.

Meusel, H., Jäger, E. J., Weinert, E. (1965). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaeischen Flora B. 1, T. 1 und 2. (Vol. 1, Parts 1–2). Jena: Gustav Fischer Verlag.

Mišić D. P. (1987). Opšte oplemenjivanje voćaka. Nolit, Beograd.

Mladenović Drinić, S., Savić-Ivanov, M. (2017). Genetički resursi gajenih biljaka za hranu i poljoprivredu-upravljanje i korišćenje. Selekcija i semenarstvo, 23(2), 91-102.

Mol, J. N. M., Schram, A. W., de Vlaming, P., Gerats, A. G. M., Kruzaler, F., Hahlbrock, K., Reif, H. J., Veltkamp, E. (1983). Regulation of flavonoid gene expression in Petunia × hybrida: Description and partial characterization of a conditional mutant in chalcone synthase gene expression. Molecular and General Genetics, 192(3), 424-429.

Nau, J. (2007). America's trial gardens. In: N. O. Anderson (Ed.), Flower breeding and genetics: Issues, challenges and opportunities for the 21st century (p. 65). Springer.

Nilsson-Ehle, H. (1936). Über eine in der Natur gefundene Gigasform von Populus tremula. Hereditas, 21(3), 379–382.

Skočajić, D., Petrov, D., Galečić, N., Čukanović, J., Kolarov, R., Đorđević, S., Ocokoljić, M. (2026). Adaptability and Resilience of Chaenomeles japonica (Thunb.) Lindl. ex Spach (Rosaceae) in Urban Landscape Design. Horticulturae, 12(3), 396. https://doi.org/10.3390/horticulturae12030396

Ohta, T. (1996). The neutral theory is dead. The current significance and standing of neutral and nearly neutral theories. BioEssays, 18(8), 673-677.

Okitsu, N., Mizuno, T., Matsui, K., Choi, S. H., Tanaka, Y. (2018). Molecular cloning of flavonoid biosynthetic genes and biochemical characterization of anthocyanin O-methyltransferase of Nemophila menziesii Hook. and Arn. Plant Biotechnology, 35(1), 9-16.

Ottosen, C. (2009). Towards novel autumn crops. Acta Horticulturae, 813, 141–146. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2009.813.18

Owens, J. N., Hardev, V., Eckenwalder, J. E. (1990). Sex expression in gymnosperms. Critical Reviews in Plant Sciences, 9(4), 281–294. https://doi.org/10.1080/07352689009382291

Papageorgiou, A. C., Panetsos, K. P., Hattemer, H. H. (1994). Genetic differentiation of natural Mediterranean cypress (Cupressus sempervirens L.) populations in Greece. Forest Genetics, 1(1), 1-12.

Padejčev, J. (2018). Tolerantnost divljeg kestena (*Aesculus hippocastanum* L.) na lisnog minera *Cameraria ohridella*). Master rad. Poljoprivredni fakultet, Univerzitet u Novom Sadu.

Parlevliet, J. E., Zadoks, J. C. (1977). The integrated concept of disease resistance: a new view including horizontal and vertical resistance in plants. Euphytica, 26(1), 5-21.

Perera, P. C. D., Sriwardana, A. J. M. C. M., Dahanayake, N. (2017). Propensity of endemic Exacum spp. (Binara) as an ornamental plant: A case study among agricultural undergraduates, University of Ruhuna, Sri Lanka.

Poland, J. A., Balint-Kurti, P. J., Wisser, R. J., Pratt, R. C., Nelson, R. J. (2009). Shades of gray: the world of quantitative disease resistance. Trends in plant science, 14(1), 21-29.

Ponert, J., Vosolsobe, S., Kmecova, K., Lipavska, H. (2011). European orchid cultivation – from seed to mature plant. European Journal of Environmental Sciences 1(2):95–107

Popov, S. (2007). Biotehnologija – izazov za prehrambenu industriju. Hemijska industrija, 61(5), 246–250.

Preston C.D., Pearman D.A., Dines T.D. (2002). New Atlas of the British &Irish Flora. Oxford University Press, Oxford, UK

Radak, B. Đ., Vlku, A. Z., Peškanov, J. M., Matevski, V. S., Anačkov, G. T. (2019). Morphological characterization of three natural hybrid orchid taxa, new for Serbia, Montenegro and North Macedonia. Archives of Biological Sciences, 71(4), 596-607.

Radović, I., Kozomara, M. (eds.) (2011). Strategija biološke raznovrsnosti Republike Srbije za period od 2011. do 2018. godine. Ministarstvo životne sredine i prostornog planiranja. Beograd.

Rakonjac, Lj., Isajev, V., Lučić, A. (2010). Ekotipovi belog bora (*Pinus silvestris* L.) ilirskog područja u pošumljavanju staništa jugozapadne Srbije. In: R. Dražić (Ed.), Proceedings: International Scientific Conference "Forest Ecosystems and Climate Changes" (Vol. 1, pp. 43–47). Beograd: Institut za šumarstvo.

Rollins, L. A., Moles, A. T., Lam, S., Buitenwerf, R., Buswell, J. M., Brandenburger, C. R., Flores-Moreno, H., Nielsen, K. B., Couchman, E., Brown, G. S., Thomson, F. J., Hemmings, F., Frankham, R., Sherwin, W. B. (2013). High genetic diversity is not essential for successful introduction. Ecology and Evolution, 3(13), 4501–4517. https://doi.org/10.1002/ece3.824

Roemer, J. (1917). Sinde die ertagsreichen sorten ertagissicherer? Mitteilungen der Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft, 32, 87–89.

Saad, A.I.M. and Elshahed, A.M. (2012) Plant Tissue Culture Media. In: Leva, A. and Rinaldi, L.M.R., Eds., Recent Advances in Plant in Vitro Culture, Chap. 2, InTech, Winchester, 29-40.

Savić D. (1998). Ekologija, rasprostiranje I zaštita vrsta familije Orchidaceae na Fruškoj gori. Magistarski rad. Biološki fakultet. Beograd.

Sahin, M. (2020). Ornafruit: Fruit species for ornamental purposes. In A. Cig (Ed.), Ornamental plants: With their features and usage principles (pp. 397–424). Ankara, Turkey: Iksad Publications.

Sawicka, B., Pszczółkowski, P., Skiba, D., Barbaś, P., Krochmal-Marczak, B. (2025). Advancements in Canna Lily (*Canna indica* L.) Breeding Strategies: Integrating Molecular Techniques, Hybridization, and Genomic Selection for Morphological and Physiological

Improvements. In Breeding of Ornamental Crops: Bulbous Flowers (pp. 241-288). Cham: Springer Nature Switzerland.

Sharma, G., Sharma, N., Bashir, R., Khokhar, A., Jamwal, M. (2013). Genetic divergence and cluster analysis studies of different apple genotypes using D^2 statistics. African Journal of Agricultural Research, 8(37), 4681–4685.

Sell P., Murrell, G. (1996). Flora of Great Britain and Ireland, vol. 5. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Seneviratne, K. A. C. N., Wijesundara, D. S. A. (2004). New African violets (Saintpaulia ionantha H. Wendl.) induced by colchicine. Current Science, 87(2), 138–140.

Sim E.G., Loh C.S., Goh C.J. (2007) High frequency early in vitro flowering of Dendrobium Madame Thong-In (Orchidaceae). Plant Cell Replication. 26: 383-393.

Stace C.A. (ed.) (1975) Hybridization and the Flora of the British Isles. Academic Press, London, UK

Stace C. (2010) New Flora of the British Isles, 3rd edn. Cambridge UniversityPress, Cambridge, UK.

Stevanović, V. (1999). Crvena Knjiga Flore Srbije 1. Išcezli i Krajnje Ugroženi Taksoni, Graficki centar Etiketa, Beograd.

Stephens, L. C., Ascher, P. D., Widmer, R. E. (1984). Interaction among sporophytic S loci in self-incompatible garden chrysanthemums. Euphytica, 33

Stimart, D., Boyle, T. (2006). Zinnia. Flower breeding and genetics, 337-357.

Stine, M., Sears, B. B., Keathley, D. E. (1989). Inheritance of plastids in interspecific hybrids of blue spruce and white spruce. Theoretical and Applied Genetics, 78(6), 768–774. https://doi.org/10.1007/BF00266656

Suyama, T., Tanigawa, T., Yamada, A., Matsuno, T., Kunitake, T., Saeki, K., et al. (2015). Inheritance of the double-flowered trait in decorative hydrangea flowers. The Horticulture Journal, 84(3), 253–260.

Szafer, W. (Ed.). (1959). Szata roślinna Polski [The vegetation of Poland] (Vols. 1–2). Państwowe Wydawnictwo Naukowe.

Talluri, R. S. (2009). Advances in interspecific hybridization in Fuchsia. International Journal of Agriculture and Crop Sciences, 1(1), 14–20.

Tang C.Y., Chen W.H. (2007). Breeding and development of new varieties in Phalaenopsis. In: Chen W.H, Chen H.H. (Eds.) Orchid Biotechnology. Word scientific. Hong Kong. pp 1-22

Takhtajan A (1986). Floristic regions of the world. Berkeley: University of California Press.

Tatić, B., Blečić, V. (1988). Sistematika i filogenija viših biljaka (2. izd.). Beograd: Zavod za udžbenike i nastavna sredstva.

Texas A&M University Rose Breeding and Genetics Program. Rapid Phenotyping. Available online: https://roses.tamu.edu/research/rapid-phenotyping/ (accessed on 26 April 2025).

Tošić, M. (2006). Novi dekorativni kultivar belog bora (Pinus silvestris L. "Variegata"). Zbornik apstrakata trećeg simpozijuma Sekcije za oplemenjivanje organizama Društva genetičara Srbije i četvrtog naučno-stručnog simpozijuma iz selekcije i semenarstva Društva selekcionara i semenara Srbije (Apstrakt I-Pos-76). Hotel Palisad, Zlatibor, 16–20. maj 2006.

Tucović, A. R. (1979). Genetika sa oplemenjivanjem biljaka (2. izmenjeno i dopunjeno izd.). Beograd: Građevinska knjiga.

Tucović, A., Isajev, V., Šijačić-Nikolić, M. (2002). Spontane i indukovane mutacije u dendroflori Srbije i njihova upotrebna vrednost. Glasnik Šumarskog fakulteta, (86), 31-48.

UN Comtrade. (2019). Available at: https://comtrade.un.org/pb/downloads/2019/VolI2019.pdf Accessed 7 March 2021

Uchneat, M. (2006). Impatiens. In: N. O. Anderson (Ed.), Flower breeding and genetics (pp. 277–299). Dordrecht: Springer.

Van Der Plank, J. E. (1969). Pathogenic races, host resistance, and an analysis of pathogenicity. Netherlands Journal of Plant Pathology, 75(1), 45-52.

Van Laere, K., Hokanson, S. C., Contreras, R., Van Huylenbroeck, J. (2018). Woody ornamentals of the temperate zone. In: J. Van Huylenbroeck (Ed.), Ornamental crops (Handbook of Plant Breeding, Vol. 11). Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90698-0_29

Van Tuyl, J. M. (2012). Ornamental plant breeding activities worldwide. Acta Horticulturae, 953, 13–17. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.953.1

Vavilov, N. I. (1922). The law of homologous series in variation. Journal of Genetics, 12(1), 47–89. https://doi.org/10.1007/BF02983073

Vukićević, E. (1996). Dekorativna dendrologija. Naučna Knjiga, Beograd.

Vukosavljev, M. (2014). Towards Marker Assisted Breeding in Garden Roses: From Marker Development to QTL Detection. Ph.D. Thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands

Watanabe, H., Ando, T., Iida, S., Suzuki, A., Buto, K., Tsukamoto, T., Hashimoto, G., Marchesi, E. (1996). Cross compatibility of Petunia cultivars and P. axillaris with native taxa of Petunia in relation to their chromosome number. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 65.

West, T. P. (2018). Woody plant evaluation, selection and breeding in a changing climate. Acta Horticulturae, 1191, 27–30

Winkler, H. (1907). Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 25(10), 568–576.

Williamson, M., Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. Ecology, 77(6), 1661–1666.

Willyard, C. (2017). A new twist on epigenetics. Nature, 542(7642), 406–408.

Winkelmann, T., Hartwig, N., Sparke, J. (2015). Interspecific hybridisation in the genus Helleborus. Acta Horticulturae, 1087, 301–308.

Wolfe, M. S. (1985). The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. Annual Review of Phytopathology 23, 251-273.

Wong, K. H., Shaw, P. C. (2025). Taxonomy, Conservation and Molecular Breeding of Hyacinth (*Hyacinthus orientalis* L.). In Breeding of Ornamental Crops: Bulbous Flowers (pp. 471-526). Cham: Springer Nature Switzerland.

Wu, X., Hong, G., Yin, J., Hu, X., Yang, D., Zhao, H. (2013). Intergeneric hybridization between Ajania pacifica and some species of Chrysanthemum. Acta Horticulturae, 977, 225–233. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.977.26

Zagorski, J. S., Ascher, P. D., Widmer, R. E. (1983). Multigenic self-incompatibility in hexaploid *Chrysanthemum*. Euphytica, 32(1), 1–7.

Zhang, M., Pan, H. (2025). Forsythia Breeding: Germplasm, Genetics, and Improvements. In: Breeding of Ornamental Crops: Potted Plants and Shrubs (pp. 435-459). Cham: Springer Nature Switzerland.

Zlesak, D., Anderson, N. O. (2010). Inheritance of non-obligate vernalization requirement for flowering in Lilium formosanum Wallace. Israel Journal of Plant Sciences, 57

Zobel, R. W., Wright, M. J., Gauch, H. G., Jr. (1988). Statistical analysis of a yield trial. Agronomy Journal, 80(3), 388–393.

Zufall, R. A., Rausher, M. D. (2003). The genetic basis of a flower color polymorphism in the common morning glory (*Ipomoea purpurea*). Journal of Heredity, 94(6), 442–448.

Yagi, M., Tanikawa, N., Shibata, M., Onozaki, T. (2012). Breeding of carnations (Dianthus caryophyllus L.) for resistance to bacterial wilt (Burkholderia caryophylli). Acta Horticulturae, 937, 427–431.

Ye, Y. M., Tong, J., Shi, X. P., Yuan, W., Li, G. R. (2010). Morphological and cytological studies of diploid and colchicine-induced tetraploid lines of crape myrtle (*Lagerstroemia indica* L.). Scientia Horticulturae, 124(1), 95-101.

Интернет извори слика:

[1] Слика 5: https://www.bolha.com/jugoslavija-filatelija/jugoslavija-roze-serija-cista-pgroselj-oglas-10614348 (приступљено 20.4.2020).
[2] Слика 37: https://www.wnsstamps.post/en/stamps/LK041.12 (приступљено 1.5.2020).
[3] Слика 57: https://www.treehugger.com/natural-sciences/mysterious-ghost-redwoods-may-survive-help-nearby-trees.html (приступљено 14.4.2020.)
[4] Слика 78: https://www.florigene.com/mooncarnations (приступљено 24.4.2020.)



Др Мирјана Љубојевић рођ. Икрашев, доктор биотехничких наука, редовни је професор за ужу научну област Хортикултура и пејзажна архитектура на Пољопривредном факултету, Универзитета у Новом Саду. Рођена је 22. 8. 1984. године у Србобрану. Основну школу „Вук Караџић“, као и Гимназију „Светозар Милетић“, завршила је такође у родном Србобрану, оба пута као носилац Вукове дипломе. Пољопривредни факултет у Новом Саду, смер Хортикултура, уписала је школске 2003/04. године, а дипломирала четири године касније са оценом 10 и просеком основних студија 9,73. Мастер студије на смеру Генетика, оплемењивање биљака и семенарство, завршила је школске 2007/08 са просеком 10,00, након чега уписује докторске студије на смеру Агрономија, које је завршила 19.10.2012. Пост-докторску специјализацију завршила је на Мичигенском државном универзитету у трајању од пет месеци, а неколико краћих специјализација имала је у Аустрији, Мађарској, Италији, Македонији, Хрватској, Румунији и Холандији.

Радни однос на Пољопривредном факултету у Новом Саду засновала је у фебруару 2008. године као истраживач-приправник, на Департману за воћарство, виноградарство, хортикултуру и пејзажну архитектуру где и данас ради као професор. До сада је била ангажована на два технолошка пројекта Министарства просвете, науке и технолошког развоја Републике Србије, три пројекта Покрајинског секретеријата за спорт и омладину и високо образовање и научно истраживачку делатност, једне COST акције и једног Horizon2020 пројекта. У својству руководиоца била је задужена за реализацију четворогодишњег АПВ пројекта „Биохемијски усмерена селекција баштенских ружа у циљу повећања квалитета и тржишне компетитивности војвођанских произвођача“. Од тренутка запослења ангажована је на извођењу вежби, а касније и наставе на предметима свих нивоа студија: Воћарство и виноградарство (део воћарство), Оплемењивање воћака, Оплемењивање хортикултурног биља, Самоникле воћне врсте, Генетички ресурси и биодиверзитет, Воћне врсте у пејзажном пројектовању, Увод у пејзажно-архитектонско пројектовање и Биотехнологија у оплемењивању хортикултурног биља. Објавила је преко 200 научних радова на којима је први аутор или коаутор. Укупна компетентност износи преко 600, а цитираност преко 1000 (према бази Скопус). Ментор је 2 одбрањене и 4 текуће докторске дисертације. Добитник је престижних награда „За жене у науци“, „Покрени се за науку“ и „Др Зоран Ђинђић за младог научника и истраживача“, као и АПВ награде за цитираност у 2022 години. Од 2018. до 2024. године обављала је функцију управника Института за воћарство, виноградарство, хортикултуру и пејзажну архитектуру. Члан је Научног воћарског друштва Србије, Удружења Научница СРНА, као и Друштва генетичара Србије.

Удата је и мајка двоје деце.

Изводи из рецензије

„*Уџбеник "Оплемењивање хортикултурног биља" проф. др Мирјане Љубојевић представља капитално остварење домаће академске литературе у области хортикултурних наука. Студентима свих нивоа студија – основних, мастер и докторских – пружа обиље знања из генетике, ботанике, молекуларне биологије и савремених биотехнолошких метода, а истраживачима нуди солидан теоријски и методолошки оквир за научни рад. С поносом и задовољством препоручујем овај уџбеник за употребу у наставном процесу на факултетима пољопривредног и природно-математичког смера, као и свим заинтересованима за ову научну дисциплину.*“

проф.др Велимир Младенов

„*Текст је написан разумљиво, са систематичним објашњењима кључних тема и појмова, што омогућава студентима да савладају градиво из области Оплемењивања хортикултурних биљака. Поред научне заснованости, посебну вредност има његова педагошка компонента: јасна структура, систематичност и уравнотеженост између теоријских основа и практичних примера. Поглавља ове публикације садрже објашњења, дефиниције, слике, табеле и шеме уз адекватну методичност која подстиче логичко повезивање теорије и праксе. Визуелни материјал (слике, дијаграми, табеле) су функционално интегрисани у текст и доприносе лакшем разумевању градива. Публикација није усмерена само на пренос знања, већ и на стицање практичних вештина и развијање компетенција.*“

проф.др Вера Ракоњац

„*Рукопис на систематичан и прегледан начин обрађује проблематику оплемењивања хортикултурног биља, пружајући студентима релевантне теоријске основе и савремена сазнања из ове области. Садржај је јасно структурисан, усклађен са акредитованим наставним програмом и представља значајан допринос квалитету наставе. Поред тога што је првенствено намењен студентима студијског програма Воћарство, виноградарство и хортикултура, Пољопривредног факултета у Новом Саду, овај рукопис може послужити и као корисна литература студентима сродних факултета (нпр. Шумарски факултет и Природно-математички факултет) на основним, мастер и докторским академским студијама, чији наставни планови обухватају, између осталог и проблематику оплемењивања биљака. Захваљујући садржају и начину излагања, публикација може бити од значаја и широј стручној јавности, као користан извор знања и референтна литература.*“

др Срђан Стојнић