

Aleksandar Tucović

UDK: 582.475.4(497)

² Milan Mataruga

Originalni naučni rad

¹ Mirjana Šijačić-Nikolić

ANALIZA DOMESTIFIKACIONOG SINDROMA CRNOG BORA NA PODRUČJU SCG I BIH

Izvod.:

Razmatra se genetička priroda tzv. domestifikacionog sindroma crnog bora na osnovama osobina prirodnih i gajenih sastojina na području SCG i BiH i rezultata masovne selekcije i laboratorijskih i eksperimentalnih analiza linija polusrodnika. Pojava domestifikacionog sindroma posledica je ekstremno balansne strukture sastojina na području areala crnog bora.

Ključne reči: domestifikacioni sindrom, crni bor, diverzitet, bonitet vegetacija

ANALYSIS OF DOMESTICATION SYNDROME OF AUSTRIAN PINE IN THE AREA OF SERBIA AND MONTENEGRO AND BOSNIA AND HERZEGOVINA

Abstract:

Genetic nature of so-called domestication syndrome of black pine is examined, on the basis of characteristics of natural and cultivated stands in SCG and BiH, and results of mass selection, and laboratory and experimental analyses of sibling lines. Appearance of domestication syndrome is the consequence of extremely balanced stand structure in the area of black pine.

Key words: domestication syndrome, black pine, diversity, vegetation site class

¹ Šumarski fakultet, Beograd

² Šumarski fakultet, Banja Luka

Prethodno saopšten

Uvod

Populaciona struktura gajenog drveća u mnogome je specifična. Ona zavisi od uzrasta, broja stabala, gustine sastojine, prirasta, zdravstvenog stanja i dr. Slobodna (fenotipska) promenljivost gajenih vrsta osetno je umanjena u korist ekonomski značajnih svojstava. Činjenica je da se od cca 550 spontanih (autohtonih) i gajenih (domaćih i alohtonih) vrsta u namenskim kulturama široko gaji veoma mali broj vrsta drveća, svega oko 20. Ove vrste koje se široko gaje, poseduju tzv. domestifikacioni sindrom (Tucović, A. i Isajev, V., 1997, 2003). Vrste sa domestifikacionim sindromom istovremeno poseduju najmanje tri svojstva: (1) svojstvo značajno za gajenje, (2) svojstvo koje poseduje visok stepen genetičke kontrole i (3) svojstvo stabilno, produktivno i ekonomično u namenskim kulturama (Zhuchenko, 1988). Korisna su i neophodna dalja ispitivanja genetičke prirode domestifikacionog sindroma naročito kod šumskog drveća, koje poseduje izvorni specijski diverzitet.

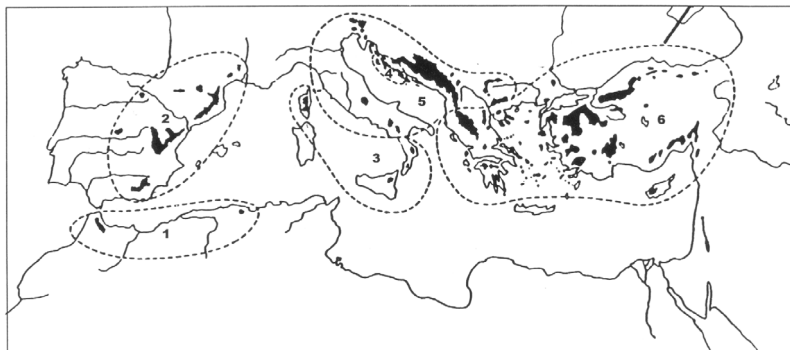
Objekat i metod istraživanja

Za objekat istraživanja odabran je crni bor (*Pinus nigra Arn.*), jedna od najčešće gajenih vrsta drveća na području SCG i BiH u namenskim šumskim kulturama. U svom širokom, veoma disjunktном arealu u južnoj Evropi, slika 1, crni bor obuhvata veći broj geografskih i stanišnih podvrsta, veći broj varijeteta i ekotipova (Vidaković, M. 1982). Ekološka adaptivnost vrste utvrđivana je na osnovu već poznatih diferencijalnih osobina prirodnih i gajenih sastojina (Tomić, Z. 1992; Nikolić, Đ. 1982; Vlainić, A. 1993; Rakonjac, Lj. et al. 2003; Mataruga, M. 1997, 2003. i dr.). Metodom masovne selekcije izdvojeno je pet provenijencija i 40 test stabala. U svakoj provenijenciji izdvojeno je po 8 test stabala sa po dva ekstremna staništa. Pored analiza polaznih sastojina, uporedna morfo-fiziološka analiza obuhvata tri nivoa: nivo semena, nivo jednogodišnjih i nivo dvogodišnjih sadnica 40 linija polusrodnika. Ukupno je analizirano 158 morfo-metrijskih osobina. Izmereni kvantitativni parametri biometrijski su višestruko obrađeni (Mataruga, M. 2003).



Slika 1. Stablo crnog bora odraslo na steni u kanjonu Drine

Picture 1. Black pine tree grown on the rock in river Drina canyon

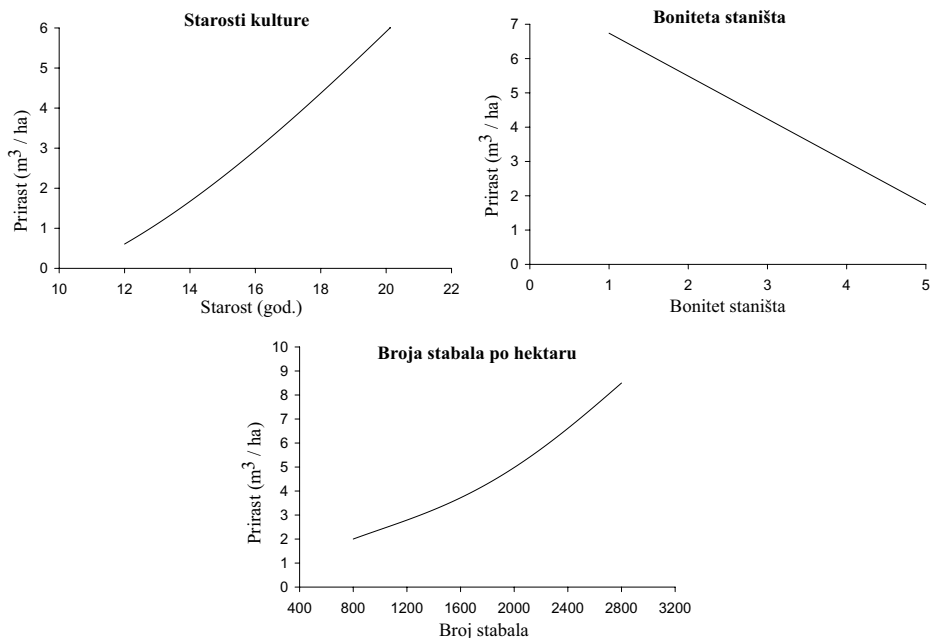


Karta 1. Različite geografske forme kolektivne vrste *Pinus nigra* Arn. (Quezel, 1980. prema Bojović, S. 1997)

- | | |
|----------------------------|---------------------------|
| 1. <i>spp. mauritanica</i> | 4. <i>spp. dalmatica</i> |
| 2. <i>spp. salzmanii</i> | 5. <i>spp. nigra</i> |
| 3. <i>spp. laricio</i> | 6. <i>spp. pallasiana</i> |

Rezultati analiza prirodnih, gajenih i oglednih uzoraka

Rezultati obavljenih analiza prikazani su u tabelama od 1 do 5 i na grafikonima od 1 do 3. Crni bor gradi, u slobodnoj prirodi, dva vegetacijska tipa: A. Bazofilne borove-crnjišine šume na dolomitima i serpentinitima i B. termofilne šume crnog bora na krečnjaku. Sveukupno gradi devet prirodnih šumskih zajednica, u kojima dostiže visinu od 20 do 35 metara i više, tabela 1. Najveća visina stabala od 51,1 m sa drvnom masom od 1450 m³/ha evidentirana je u kanjonu Tare na mestu zvanom Crne Pode. Inače, apsolutni rekorder po ostvarenoj visini bilo je stablo smrče koje je oboreno 1938. godine kod Han Pjeska i bilo je visoko 64 metra. Crnoborove šume sreću se od donjih do srednjih regiona, na visinama od 150 do 1540 m n.v., pretežno na krečnjaku, dolomitu i fiolitima, mestimično u velikim sastojinama (Jovanović, B. 2000). Crni bor dolazi među najskromnije vrste u pogledu staništa, kako za vlažnost tako i za dubinu zemljišta. Izdržava na vrelom i suvom krečnjaku, sa veoma malo vlage u zemljištu. Pretežno se sreće na južnim ekspozicijama, izbegavajući hladovite doline i uvale. Preko opalih četina popravlja zemljište, te njegova staništa mogu biti vremenom zauzeta od više zahtevnih vrsta.



Grafikon 1. Zavisnost zapremina (po ha) kultura crnog bora od starosti, boniteta vegetacija i broja stabala, pri istim ostalim faktorima (Rakonjac, Lj. et al., 2003)

Chart 1. Dependence of volumes (per ha) of black pine raising on the age, vegetation site class and number of trees, within same other factors (Rakonjac, Lj. et al., 2003)

Crni bor je rasprostranjen i kao gajena vrsta u pojasu hrastova, a njime su izvršena pošumljavanja prostranih terena širom SCG i BiH, tabela 2. Danas predstavlja jednu od najviše korišćenih četinarskih vrsta za veštačka pošumljavanja i podizanje manje više namenskih kultura na više od 46 tipova obešumljenih šumskih zajednica SCG i BiH, tabela 2. Veličina i broj stabala u brojnim kulturama veoma varira, od veoma malih sastojina od desetak stabala do prostranih kultura sa velikim brojem stabala. Brojnost stabala i veličina sastojina utiču na njihovu biološku reprodukciju, koja od dominirajuće stranooplodnje prelazi, u malim sastojinama, na razmnožavanje u srodstvu s obzirom da sadnice često potiču od jednog ili više srodnih stabala.

Na grafikonu 1, prikazana je zavisnost zapremine kultura crnog bora (po ha) na staništima Pešterske visoravni, od starosti, boniteta, vegetacija i broja stabala, pri ostalim jednakim uslovima (Rakonjac, Lj. et al., 2003). Uočava se porast zapremine sa starošću kultura, sa bonitetom staništa i brojem stabala po hektaru. Područje Pešterske visoravni se odlikuje specifičnom hladnom lokalnom klimom planinske visije i ima karakter depresije, što sa ostalim faktorima ima značajn uticaj na razvoj, proizvodnost i

Tabela 1. Pregled šumskih zajednica crnog bora (*Pinus nigra* Arn.) u SCG i BiH, prema Tomić, Z. 1992.

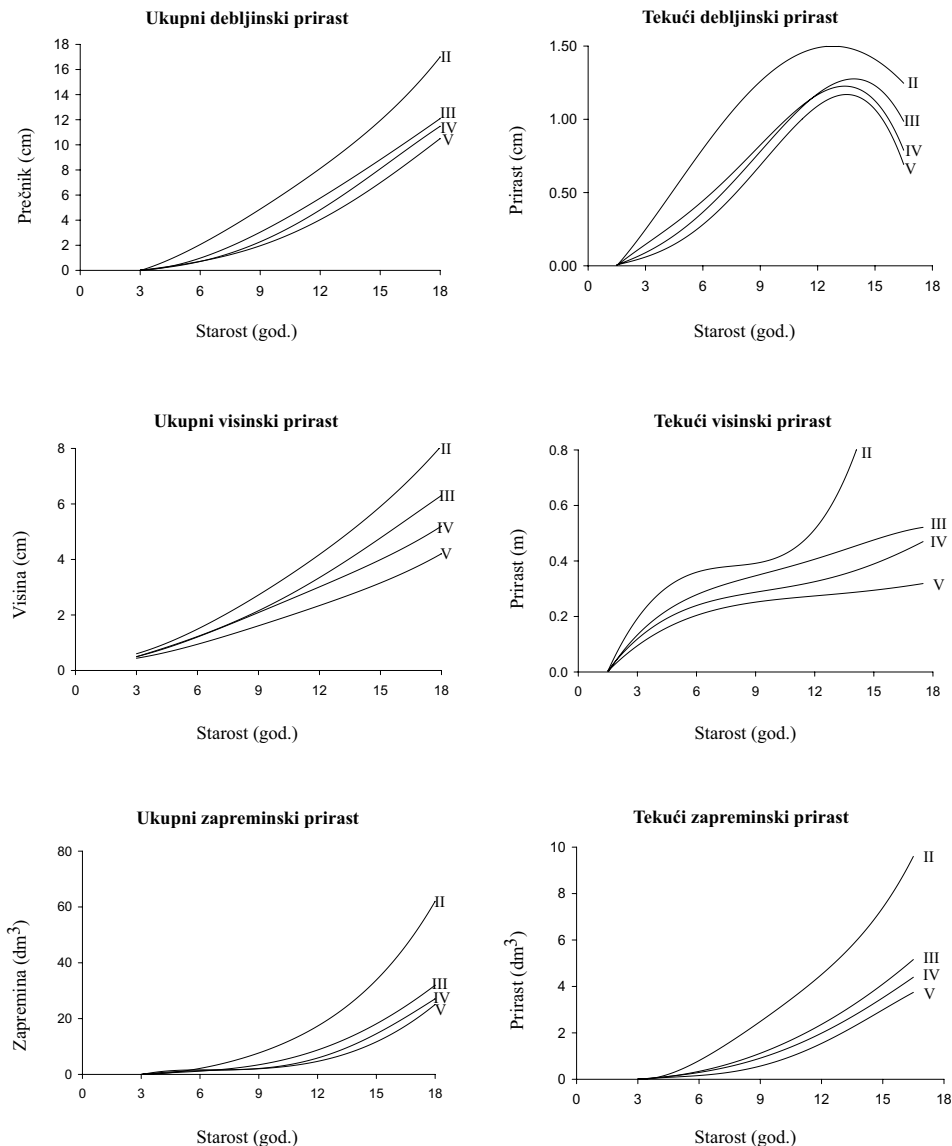
Table 1. Review of black pine forest communities (*Pinus nigra* Arn.) in SCG and BiH, according to Tomić, Z. 1992

A. Bazifilne borovo-crnjušine šume na dolomitima i serpentinitima	
1.	<i>Erico-Pinetum nigrae</i> Pavlović, Jovanović, 1979.
2.	<i>Seslerio-Pinetum nigrae</i> Gajić, 1954.
3.	<i>Euphorbio glabriformae-Pinetum nigrae</i> , Jovanović, 1972.
4.	<i>Potentillo-Pinetum nigrae</i> Gočensis, Jovanović, 1959.
5.	<i>Omorikae-Piceto Abieto-Fageto-Pinetum</i> , Šilić.
B. Termofilne šume crnog bora na krečnjaku	
1.	<i>Pinetum illyricum calcicolum</i> Stefanović, 1960. sin. <i>Ostryo-Ornetum Pinetosum nigricans</i> Fuk.et Stef., 1958.
2.	<i>Humileto-Pinetum nigrae</i> , Jovanović, 1951.
3.	<i>Colurno-Pinetum nigrae</i> , Jovanović, 1951
4.	<i>Taxo-Pinetum nigrae</i> , Mišić, 1981.

Tabela 2. Kultigeni (sekundarni) areal crnog bora koji obuhvata nekadašnja vegetacija šumskih zajednica na području SCG i BiH; Klasifikacija prema Z. Tomić, 1992.

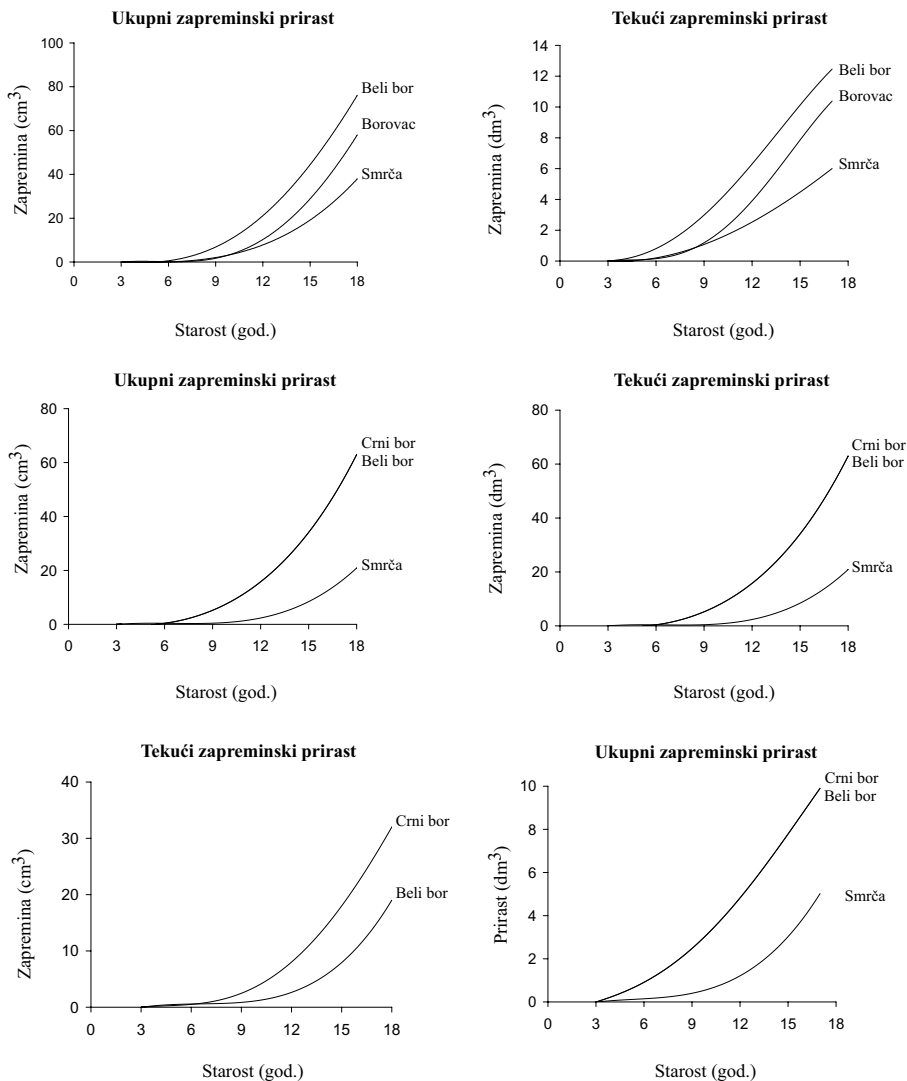
Table 2. Cultigenic (secondary) area of black pine which includes former vegetation of forest communities in SCG and BiH; Classification according to Z. Tomić, 1992

Tip šumske vegetacije	Broj šumskih staništa
A. Vegetacija kserotermne šume grabića i jorgovana	1
B. Vegetacija termofilne šume medunca i kitnjaka	4
C. Vegetacija termofilne šume kontinentalnog mezijskog područja	cca 7
D. Vegetacija kseromezofilne šume kitnjaka i cera	cca 5
E. Vegetacija žbunaste zajednice submediteranskog područja	cca 2
F. Vegetacija žbunaste zajednice evropske regije	5
G. Vegetacija acidofilne šume lužnjaka i kitnjaka	1
H. Vegetacija mezofilne šume običnog graba	7
I. Vegetacija brdske bukove šume	3
J. Vegetacija planinske bukove šume	cca 2
K. Vegetacija bukve i jele	2
L. Vegetacija šume bukve i crnog graba	2
M. Vegetacija bukve i mečije leske	2
N. Vegetacija acidofilne šume bukve	cca 3



Grafikon 2. Debljinski, visinski i zapreminski prirast dominantnih stabala crnog bora u zavisnosti od starosti i boniteta vegetacija (Rakonjac, Lj. et al., 2003)

Chart 2. Diameter, height and volume increment of predominant black pine trees depending on the age and vegetation site class (Rakonjac, Lj. et al., 2003)



Grafikon 3. Zapreminski prirast dominantnih stabala na staništu I, II i III boniteta u zavisnosti od starosti i vrste drveća (Rakonjac, Lj. et al., 2003)

Chart 3. Volume increment of predominant trees on the I, II and III site class, depending on the age and tree types (Rakonjac, Lj. et al., 2003)

zdravstveno stanje analiziranih kultura. Na grafikonu 2, prikazan je debljinski, visinski i zapreminski prirast stabala crnog bora u zavisnosti od starosti i boniteta staništa, a na grafikonu 3, zapreminski i tekući zapreminski prirast dominantnih stabala na staništu prvog, drugog i trećeg boniteta u zavisnosti od starosti i vrste drveća. Evidentno je da je ukupni zapreminski prirast i tekući prirast crnog bora, najviše izražen na staništima drugog i trećeg boniteta, na kojima ostvaruje veći prirast od belog bora i smrče. Sa pogoršanjem boniteta staništa crni bor dobija prednost u odnosu na beli bor i smrču (Rakonjac, Lj. et al., 2003). Na drugom bonitetu vegetacija crni bor ima, u celom periodu istraživanja, nešto veći debljinski prirast od belog bora i smrče. Na lošijim bonitetima staništa, trećem, četvrtom i petom, odnosi se menjaju u korist crnog bora. Naravno, zapreminski rast analiziranih vrsta drveća još nije kulminirao. Osnovnu ulogu u unutarsastojinskoj diferencijaciji u gajenim sastojinama imaju fiziološka svojstva, npr. inicijalni osmotski potencijal nadzemnog dela biljaka (Vlajnić, A. 1993). Rani testovi polusrodnika crnog bora, u uzrastu jedno i dvogodišnjih biljaka, otkrivaju ne samo raznovrsniju slobodnu promenljivost inicijalnog osmotskog pritiska, već i njeno diferenciranje na genetičku i modifikacionu promenljivost, tabela 3. Otpornost ka suši i drugim stresovima, jedna je od najvažnijih karakteristika za ocenu ekološke adaptivnosti gajenih stabala crnog bora.

Međuprovenijenična i unutarprovenijenična promenljivost uzoraka semena, jednogodišnjih i dvogodišnjih sadnica, odgajenih na različitim supstratima u BiH, pokazuje da je unutarprovenijenična varijabilnost veća od međuprovenijenične varijabilnosti (Mataruga, M. 2003). Potvrdu za ovaj zaključak nalazimo u statističkim pokazateljima analize varijanse za neka od analiziranih svojstava, tabela 4, i Dankanovom testu za više morfoloških svojstava, tabela 5. Napori da se izoluju i analiziraju pojedini geni radi proučavanja alelnog variranja prirodnih populacija crnog bora realizovani su sa ograničenim uspehom. Genetička različitost gena i diferencijacija gena među populacijama, unutar podvrsta crnog bora, analizirana je razdvajanjem inter i intrapopulacionih komponenti genetičkih različitosti, kada je ona definisana kao heterozigotnost u skladu sa Hardy-Weinberg-ovim pretpostavkama (Nikolić, Đ. 1982). Rezultati ovih analiza dati su u tabelama 6 i 7. Genetičke razlike unutar provenijencija (N_s) su relativno visoke za sve analizirane podvrste crnog bora, tabela 6, čak i ako se uzme vrsta kao celina u odnosu na ukupnu genetičku različitost (D_{st}). Očigledno, heterozigotnost unutar populacija crnog bora znatno je veća od heterozigotnosti među populacijama, čak i ako su sve populacije crnog bora tretirane zajedno. Procene H_t , H_s , D_{st} i G_{st} za svaki od četiri ispitivana lokusa i sve analizirane populacije crnog bora zajedno, prikazane su u tabeli 7. Heterogenost između lokusa verovatno predstavlja, prema Nikolić, Đ. 1982, posledicu njihove bliske «vezanosti» za ispitivane regije hromozoma ili delovanja prirodne selekcije. Iz toga proizilazi, da se ni jedno svojstvo ne može smatrati sposobnim da egzistira samo za sebe i samo po sebi (Tucović, A., Vlajnić, A. 1992). Jedna od

važnih karakteristika genoma, koji utiče na gensku ekspresiju je i sukcesivna distribucija lokusa duž hromozoma i odnosa lokacija heterohromatina i euhromatina, evidentirano je kao efekat položaja, kako na molekularnom tako i na nivou organizma. Tako geni imaju komparativno konkretnu realnost, odnosno onu koja se može identifikovati, ali se oni moraju posmatrati kao deo celine odnosno, genoma. Drugim rečima, izoaleli ne postoje sami po sebi nego, nastaju u međuzavisnosti sa drugim svojstvima i pojavama. Koncept izoalela možemo razumeti samo u kontekstu veoma kompleksne serije uzroka i uslova. Zbog toga je moguće očekivati, da hromozomska prestrajavanja ispoljavaju značajan efekat na formiranje egzofenotipa tokom ontogeneze stabala (Tucović, A., Isajev, V. i Mataruga, M. 2002). Usled toga, ekonomski značajna svojstva, npr. otpornost na sušu crnog bora su kompleksnog karaktera i zavise od velikog broja drugih osobina (Mataruga, M. 2003), slika 1. Krupan doprinos ovom shvatanju je i razrada postupka za izradu modela dvogodišnjih sadnica uz postupni izbor značajnih parametara stanja vodnog režima za željeni visinski i debljinski porast sadnica (Vlainić, A. 1993).

Na osnovama obavljenih istraživanja prirodnih i gajenih sastojina i oglednih populacija, može se zaključiti da je crni bor, posebno u našim uslovima, vrsta čiji genetički potencijal nije dovoljno upoznat, a sa tim ni dovoljno iskorišćen. Izražen morfometrijski i fiziološki varijabilitet crnog bora, uslovljen je visokim stepenom heterozigotnosti tj. specifičnom genetičkom strukturom lokalnih sastojina i pripada ekstremnom balansnom tipu genetičke strukture njegovih populacija. Prema iznetoj hipotezi lokusi u hromozomima nisu zastupljeni dominantno-recesivnim alelima, već brojnim serijama multipnih alela (Tucović, A. 1979), što je jedna od osnova za brži i uspešniji rad na daljem oplemenjivanju vrste u funkciji proizvodnje kvalitetnog sadnog materijala i namenskih kultura vrste.

Crni bor obezbeđuje značajne izvore velikog broja korisnih informacija koje se odnose na prirodne i gajene sastojine, a i onih koje se tiču funkcionisanja genetskog mehanizma, pa ulazi u red pogodnih vrsta za izučavanje tzv. domestifikacionog sindroma. Crni bor ima sledeće prednosti: (1) brojne i raznovrsne prirodne sastojine tj. izvorni genofond; (2) brojne i raznovrsne gajene sastojine u okviru tzv. kultigenog areala tj. izmenjen sekundarni genofond; (3) poseduje geografske i ekološke podvrste, brojne varijetete i ekotipove; (4) poseduje srodne vrste za komparativna ukrštanja, (5) broj hromozoma u genomu je mali i stabilan, (6) za vrstu postoje podaci enciklopedijskog obima od kojih istraživač može da se otisne u još neistražene oblasti populacione i evolucione genetike, (7) postoje kolekcije hereditarnih varijacija, brojnih mutanata i slično, (8) postoji generativna semenska plantaža na Jelovoj gori u Srbiji (Tucović, A. Isajev, V. 1991, Mataruga, M. 1997) i semenska plantaža kod Banja Luke u BIH (Mataruga, M. 2003, Mataruga et al., 2003).

Tabela 3. Višestruki test ranga LSD za inicijalni osmotski potencijal nadzemnog dela sadnica crnog bora po familijama polusrodnika (Vlainić, A. 1993)

Metod: 95 procentni LSD		
Nivo	Srednja vrednost (bara)	Homogene grupe
B9	-12,94	a
A9	-13,64	ab
B8	-13,72	ab
A2	-14,80	abc
B3	-14,82	abcd
A6	-14,82	abcd
B7	-15,54	bcde
B4	-15,94	cdef
A7	-16,32	def
B5	-16,58	defg
B10	-17,50	efgh
A3	-17,68	fgh
A8	-18,48	ghij
B6	-18,48	ghij
A4	-18,68	hijk
B1	-19,16	hijk
C10	-19,84	ijkl
C8	-20,22	ijkl
C5	-20,42	jklm
C4	-20,58	klmn
C1	-21,24	lmno
C7	-21,54	lmno
C6	-22,18	mno
C2	-22,46	no
C3	-22,88	o

Tabela 4. Analiza varijanse za više morfofizioloških svojstava dvogodišnjih sadnica crnog bora odgajanih u terenskom ogledu (Mataruga, M. 2003)

Table 4. Variants analysis for more morpho-physiological characteristics of two-year old seedlings of black pine, cultivated within the field test (Mataruga, M. 2003)

Faktor	Faktora	visina	prečnik	dubina	odnos v/p	odnos v/d	odnos d/p
leja 1							
populacija (1)	10	9,133***	5,697***	1,379 ns	5,974***	,945 ns	2,471**
linija (2)	5-3	6,778***	4,816**	1,343 ns	1,546 ns	,300 ns	2,253 ns
ponavljanje (3)	3	,133 ns	6,585**	1,651 ns	3,519*	,338 ns	,513 ns
provenijencija(1)	5	14,846***	7,998***	,897 ns	7,081***	1,293 ns	3,653**
stanište (2)	2	,035 ns	2,483 ns	,543 ns	1,587 ns	,083 ns	2,037 ns
linija(3)	5-3	6,983***	4,868**	1,311 ns	1,506 ns	,336 ns	2,270 ns
ponavljanje (4)	3	,084 ns	6,888**	1,351 ns	4,234*	,378 ns	,803 ns
interakcija 1 x 2		7,779***	4,734**	2,192 ns	3,492**	,249 ns	2,080 ns
interakcija 1 x 3		3,783***	3,470***	2,353**	2,490**	,924 ns	2,939***
interakcija 2 x 3		13,031***	3,461*	2,553 ns	2,832 ns	,348 ns	1,039 ns
interakcija 1 x 4		3,812***	5,517***	1,222 ns	2,965**	,232 ns	3,245**
interakcija 2 x 4		4,603*	,409 ns	,116 ns	1,822 ns	,340 ns	,076 ns
interakcija 3 x 4		,439 ns	,361 ns	,511 ns	1,196 ns	,401 ns	,404 ns

Nastavak tabele 4

leja 2							
Faktor	Faktora	visina	prečnik	dubina	odnos v/p	odnos v/d	odnos d/p
populacija (1)	10	4,110***	8,226***	3,962***	5,323***	,689 ns	3,132**
linija (2)	5-3	5,225***	1,008 ns	,845 ns	3,983**	1,030 ns	2,030 ns
ponavljanje (3)	3	19,172***	,434 ns	1,640 ns	17,713***	4,213*	1,744 ns
provenijencija(1)	5	4,980**	10,230***	4,452**	5,587***	1,073 ns	3,705**
stanište (2)	2	3,450 ns	1,429 ns	5,284*	,015 ns	,013 ns	,434 ns
linija(3)	5-3	5,173***	1,042 ns	,763 ns	3,989**	,939 ns	1,898 ns
ponavljanje (4)	3	19,151***	,638 ns	1,958 ns	19,124***	4,379*	2,438 ns
interakcija 1 x 2		4,180**	7,785***	1,771 ns	5,857***	,562 ns	4,146**
interakcija 1 x 3		2,601**	2,403**	1,360 ns	1,784*	,747 ns	2,384**
interakcija 2 x 3		8,849***	1,306 ns	,619 ns	13,603***	6,382**	,289 ns
interakcija 1 x 4		1,644 ns	,286 ns	,497 ns	1,047 ns	1,153 ns	,604 ns
interakcija 2 x 4		,322 ns	,184 ns	1,752 ns	1,150 ns	2,987 ns	1,289 ns
interakcija 3 x 4		1,077 ns	1,188 ns	,717 ns	,803 ns	,678 ns	,996 ns

Nastavak tabele 4

Faktor	Faktora	visina	prečnik	dubina	odnos v/p	odnos v/d	odnos d/p
leja 3							
populacija (1)	10	9,928***	10,213***	4,440***	7,817***	1,126 ns	2,478**
linija (2)	5-3	2,451*	1,425 ns	1,938 ns	5,437***	,911 ns	1,090 ns
ponavljanje (3)	3	2,180 ns	8,924***	30,415***	16,662***	2,520 ns	5,107***
provenijencija(1)	5	15,778***	18,690***	8,664***	18,029***	,518 ns	2,370 ns
stanište (2)	2	1,466 ns	4,038*	1,824 ns	2,983 ns	,137 ns	3,477 ns
linija(3)	5-3	2,382 ns	1,133 ns	1,837 ns	5,367***	,910 ns	1,065 ns
ponavljanje (4)	3	2,268 ns	8,687***	28,897***	16,787***	2,449 ns	5,045***
interakcija 1 x 2		9,596***	2,303 ns	2,502*	2,757*	1,892 ns	3,141*
interakcija 1 x 3		4,895***	3,667***	2,366**	6,921***	1,843*	2,638***
interakcija 2 x 3		18,870***	1,373 ns	4,341*	10,766***	,435 ns	,224 ns
interakcija 1 x 4		2,120*	5,053***	3,002**	5,860***	1,003 ns	3,410**
interakcija 2 x 4		2,279 ns	2,547 ns	10,421***	3,157*	2,480 ns	2,381 ns
interakcija 3 x 4		1,530 ns	,985 ns	2,628**	2,477*	,335 ns	1,170 ns

Nastavak tabele 4

Faktor	Faktora	visina	prečnik	dubina	odnos v/p	odnos v/d	odnos d/p
sve leje							
leja (1)	3	13,795***	8,909***	221,889***	45,879***	56,073***	94,836***
populacija (2)	5	20,926***	17,474***	5,651***	8,185***	2,001*	5,702***
linija (3)	5-3	13,591***	3,732**	1,335 ns	6,273***	1,981 ns	1,833 ns
leja (1)	3	14,797***	9,742***	239,365***	49,756***	59,954***	101,371***
provenijencija (2)	5	30,747***	28,244***	8,447***	17,238***	2,265 ns	6,553***
stanište (3)	2	7,707**	10,604**	6,573*	,948 ns	,390 ns	3,544 ns
linija (4)	5-3	13,591***	3,732**	1,335 ns	6,273***	1,981 ns	1,833 ns
interakcija 1 x 2		,331 ns	4,041***	1,835 ns	4,786***	1,001 ns	3,073***
interakcija 1 x 3		,396 ns	,481 ns	,486 ns	1,898 ns	,016 ns	1,929 ns
interakcija 2 x 3		19,651***	7,253***	2,994*	4,230**	2,018 ns	8,347***
interakcija 1 x 4		,243 ns	1,281 ns	,713 ns	1,196 ns	,311 ns	1,586 ns
interakcija 2 x 4		9,132***	4,893***	1,923*	4,496***	2,061**	6,279***
interakcija 3 x 4		35,817***	1,270 ns	2,188 ns	21,826***	3,062*	,801 ns

Tabela 5. *Duncan test za više morfofizioloških osobina dvogodišnjih sadnica crnog bora odgajanih u terenskom ogledu (Mataruga, M. 2003)*

Table 5. *Duncan test for more morpho-physiological characteristics of two-year old seedlings of black pine, cultivated within the field test (Mataruga, M. 2003)*

visina		prečnik		dubina		odnos v/p		odnos v/d		odnos d/p	
leja 1-provenijencije											
dur	a	sut	a	dur	a	tar	a	tar	a	tar	a
sut	a	dur	a	viš	a	tes	b	sut	ab	tes	ab
tar	a	viš	b	sut	ab	dur	b	dur	ab	viš	ab
tes	b	tes	b	tes	ab	sut	bc	tes	ab	dur	b
viš	c	tar	c	tar	b	viš	c	viš	b	sut	c
leja 1-populacije											
sut-s	a	sut-s	a	dur-k	a	tar-k	a	tar-k	a	viš-k	a
dur-k	a	dur-k	ab	sut-s	ab	tar-s	ab	sut-s	a	tar-s	a
tar-k	a	dur-s	bc	tes-s	ab	tes-k	bc	tar-s	ab	tes-k	ab
dur-s	b	sut-k	bc	viš-s	ab	sut-s	c	dur-k	ab	tar-k	ab
tar-s	bc	viš-s	cd	dur-s	ab	dur-k	cd	tes-s	ab	tes-s	ab
tes-k	bc	tes-s	cd	viš-k	ab	dur-s	cde	dur-s	ab	viš-s	ab
sut-k	bc	viš-k	de	sut-k	b	tes-s	cde	tes-k	ab	dur-s	ab
tes-s	bc	tar-k	de	tar-k	b	viš-s	de	sut-k	ab	dur-k	ab
viš-s	c	tes-k	de	tes-k	b	viš-k	de	viš-k	ab	sut-k	b
viš-k	d	tar-s	e	tar-s	b	sut-k	e	viš-s	b	sut-s	c

Nastavak tabele 5

visina		prečnik		dubina		odnos v/p		odnos v/d		odnos d/p	
leja 2-provenijencije											
sut	a	dur	a	sut	a	sut	a	tar	a	viš	a
tar	a	tar	a	dur	ab	tar	a	tes	a	sut	ab
dur	ab	sut	a	tar	bc	tes	a	dur	a	tes	ab
tes	b	tes	b	tes	c	viš	a	viš	a	tar	bc
viš	c	viš	b	viš	c	dur	b	sut	a	dur	c
leja 2-populacije											
sut-s	a	dur-k	a	sut-s	a	tar-k	a	tar-k	a	tes-s	a
tar-k	ab	sut-s	ab	dur-k	ab	tes-s	ab	sut-s	a	sut-k	ab
dur-k	bc	tar-s	abc	sut-k	abc	sut-s	ab	tes-s	a	viš-s	abc
dur-s	bc	dur-s	abc	tar-s	abc	sut-k	bc	tes-k	a	viš-k	abc
tar-s	bc	tes-k	abcd	dur-s	abc	viš-s	bc	dur-s	a	sut-s	abcd
tes-k	c	tar-k	bcd	viš-s	bc	viš-k	bc	tar-s	a	tar-k	abcd
sut-k	c	sut-k	cde	tes-k	bc	tar-s	cd	viš-k	a	tar-s	abcd
tes-s	c	viš-s	def	tes-s	cd	dur-s	cd	dur-k	a	dur-s	bcd
viš-s	c	tes-s	ef	tar-k	cd	tes-k	cd	viš-s	ab	tes-k	cd
viš-k	d	viš-k	f	viš-k	d	dur-k	d	sut-k	b	dur-k	d

Nastavak tabele 5

visina		prečnik		dubina		odnos v/p		odnos v/d		odnos d/p	
Ieja 3-provenijencije											
dur	a	sut	a	sut	a	tes	a	dur	a	tes	a
tar	a	dur	a	dur	a	tar	a	tar	a	tar	b
sut	a	tar	b	tar	b	dur	b	viš	a	viš	b
tes	b	viš	c	tes	b	viš	b	sut	a	sut	b
viš	c	tes	c	viš	c	sut	c	tes	a	dur	b
Ieja 3-populacije											
tar-k	a	sut-s	a	sut-s	a	tar-k	a	tar-k	a	tes-s	a
sut-s	ab	dur-s	ab	sut-k	ab	tes-k	a	dur-s	a	viš-k	ab
dur-s	ab	dur-k	bc	tar-k	abc	tes-s	ab	viš-s	a	tes-k	abc
dur-k	abc	sut-k	bc	dur-s	abc	tar-s	bc	dur-k	a	tar-k	abcd
tar-s	bcd	tar-k	cd	dur-k	abc	dur-s	cd	sut-s	a	sut-k	abcde
sut-k	cde	tar-s	cd	tes-s	abc	viš-k	cd	tes-k	a	tar-s	bcde
tes-k	cde	viš-s	de	tar-s	bcd	dur-k	cd	tar-s	a	dur-k	bcde
tes-s	de	tes-s	e	tes-k	cd	viš-s	cd	tes-s	a	viš-s	cde
viš-s	e	viš-k	e	viš-k	cd	sut-k	de	sut-k	a	dur-s	de
viš-k	f	tes-k	e	viš-s	d	sut-s	e	viš-k	a	sut-s	e

Tabela 6. Parametri genetske raznolikosti kod podvrsta *Pinus nigra* (broj populacija u podvrstama dat je u zagradi), prema Nikolić, Đ., 1982.**Table 6.** Parameters of genetic difference between sub-species of *Pinus nigra* (number of populations in sub-species is in parantheses), according to Nikolić, Đ., 1982

Podvrsta	Ukupna genetička različitost (H_T)	Prosečna genetička različitost (H_S)	Totalna genetička različitost (D_{ST})	Koeficijent genetičke diferencijacije (G_{ST})
<i>Pinus nigra austriaca</i> (7)	.2433	.2174	.0259	.1064
<i>Pinus nigra dalmatica</i> (5)	.3225	.2951	.0296	.0910
<i>Pinus nigra pallasoana</i> (4)	.3085	.2877	.0208	.0673
<i>Pinus nigra gočensis</i> (4)	.2662	.2507	.0155	.0583
Srednja vrednost za svih 28 populacija ⁺	.3259	.2701	.0559	.1715

⁺Neponderisane srednje vrednosti za sve analizirane lokuse

Tabela 7. Parametri genetske različitosti između 28 populacija *Pinus nigra* Arn., prema Nikolić, Đ., 1982.**Table 7.** Parameters of genetic difference between 28 populations of *Pinus nigra* Arn., according to Nikolić, Đ., 1982

Gen-lokus	Ukupna genetička različitost (H_T)	Prosečna genetička različitost (H_S)	Totalna genetička različitost (D_{ST})	Koeficijent genetičke diferencijacije (G_{ST})
Est-B	.6094	.5354	.0740	.1213
Acph-A	.6312	.4869	.1443	.2287
Lap-A	.0259	.0214	.0045	.1716
Lap-B	.0374	.0367	.0007	.0188
Srednje vrednosti za sve lokuse	.3260	.2701	.0559	.1714

Zaključci

Na osnovu obavljenih istraživanja prirodnih i gajenih sastojina i oglednih populacija može se zaključiti da je crni bor, posebno u našim uslovima, vrsta čiji genetički potencijal nije dovoljno upoznat, a sa tim ni dovoljno iskorišćen. Utvrđen morfometrijski i fiziološki varijabilitet crnog bora, uslovljen je visokim stepenom heterozigotnosti tj. specifičnom genetičkom strukturom lokalnih sastojina i pripada ekstremnom balansnom tipu genetičke strukture njegovih populacija. Prema iznetoj hipotezi lokusi u hromozomima nisu zastupljeni dominantno-recesivnim alelima već brojnim serijama multipnih alela, što je jedna od osnova za brži i uspešniji rad na daljem oplemeljivanju vrste u funkciji proizvodnje kvalitetnog sadnog materijala i namenskih kultura vrste.

Crni bor obezbeđuje značajne izvore velikog broja korisnih informacija koje se odnose na prirodne i gajene sastojine a i onih koji se tiču funkcionisanja genetskog mehanizma, pa ulazi u red pogodnih vrsta za izučavanje tzv. domestikacionog sindroma. Crni bor ima sledeće prednosti u ovim naporima-izučavanjima: (1) brojne i raznovrsne prirodne sastojine tj. izvorni genofond; (2) brojne i raznovrsne gajene sastojine u okviru tzv. kultigenog areala tj. izmenjen sekundarni genofond; (3) poseduje geografske i ekološke podvrste, brojne varijetete i ekotipove; (4) poseduje srodne vrste za komparativna ukrštanja, (5) broj hromozoma u genomu je mali i stabilan, (6) za vrstu postoje podaci enciklopedijskog obima od kojih istraživač može da se otisne u još ne istražene oblasti populacione i evolucione genetike, (7) postoje kolekcije hereditarnih varijacija, brojnih mutanata i slično, (8) postoji generativna semenska plantaža na Jelovoj Gori u Srbiji (Tucović, A., Isajev, V. 1991, Mataruga, M., 1997) i semenska plantaža kod Banja Luke u BIH (Mataruga, M., 2003, Mataruga et al., 2003).

Literatura

- Bojović, S. (1997): Crni bor i terpeni. Izdanje Zadužbine Andrejević, Beograd.
- Jovanović, B. (2000): *Pinus nigra Arn.* (*Pinus nigricans* Host.) – crni bor. Dendrologija. Univerzitetska štampa, Beograd, 121-126.
- Nikolić, Đ. (1982): Izoenzimski polimorfizam crnog bora (*Pinus nigra Arn.*) u Jugoslaviji i nekim drugim delovima njegove prirodne rasprostranjenosti. Doktorska disertacija. Zagreb.
- Mataruga, M. (1997): Međuzavisnost osobina i razvoj sadnica crnog bora (*Pinus nigra Arn.*) u semenskoj plantaži na Jelovoj Gori. Magistarski rad. Beograd.

- Mataruga, M. (2003): Genetičko-selektivne osnove unapređenja proizvodnje sadnica crnog bora (*Pinus nigra Arn.*) različitih provenijencija. Doktorska disertacija. Beograd.
- Mataruga, M., Isajev, V. i Tucović, A. (2000): Međulinijski varijabilitet fotosintetičkih pigmentanata crnog bora (*Pinus nigra Arn.*). Glasnik šumarskog fakulteta, Beograd, No 82, 107-117.
- Mataruga, M., Isajev, V. i Tucović, A. (2003): Prvi pilot objekat crnog bora (*Pinus nigra Arn.*) metapopulacione strukture u Republici Srpskoj. Zbornik radova: Perespektive razvoja šumarstva. Šumarski fakultet, Banja Luka, 183-192.
- Rakonjac, Lj., Koprivica, M., Tabaković-Tošić, M., Miletić, Z; Čokeša, V., Marković, M. (2003): Šumska vegetacija i kulture četinara na Peštarskoj visoravni. Izdanje Srbijašume i Institut za šumarstvo. Beograd, 1-163.
- Tomić, Z. (1992): Šumske fitocenoze Srbije. Univerzitetaska štampa, Beograd.
- Tucović, A. (1979): Genske mutacije ili transgenacije. Genetika sa oplemenjivanjem biljaka. Građevinska knjiga, Beograd, 148-150.
- Tucović, A. i Isajev, V. (1997): Stanje i perspektive izučavanja flore poljoprivrednih i šumskih vrsta biljaka. Zbornik radova sa V Simpozijuma o flori jugoistočne Srbije. Tehnološki fakultet, Leskovac, Niš, 262-277.
- Tucović, A. i Isajev, V. (1991): Metapopulaciona strategija osnivanja generativnih semenskih plantaža drveća. Zbornik radova: Prošlost, sadašnjost i budućnost srpskog šumarstva kao činioca razvoja Srbije. Beograd, 113-323.
- Tucović, A., Isajev, V. (2003): Dostignuća, domestifikacioni sindrom i perspektive izučavanja dendroflora Deliblatske peščare. Zbornik rezimea VII. Pančevo, 31-32.
- Tucović, A., Isajev, V. i Šijačić-Nikolić, M. (2003): Funkcionalna diploidizacija i prirodna i usmerena evolucija drveća. Glasnik Šumarskog fakulteta. Beograd, No 88, 157-170.
- Tucović, A. i Vlajnić, A. (1992): Genička struktura populacija i njene izmene pod dejstvom selekcije. Vegetacija NP Tara. Bajina Bašta, 29-36.
- Vidaković, M. (1982): Četinjače-morfologija i varijabilitet. Izdanje Liber i JAZU. Zagreb.

- Vlajnić, A. (1993): Utvrđivanje otpornosti sadnica crnog bora na vodni stres. Doktorska disertacija. Šumarski fakultet. Beograd.
- Zhuchenko, A. A. (1988): Adaptive potential of cultivated Plants. Genetic and Ecological bases. Publishes «Shitisa». Kichinev, 609-614.

Summary

The population structure of cultivated trees is specific from many aspects. It is a fact that of about 550 autochthonous species and species cultivated in specific purpose plantations, a very low number of widely cultivated species, only about 20, are characterised by the so-called domestication syndrome. The study of genetic nature of domestication syndrome is very useful and necessary, especially in forest trees, which has original species diversity.

The study species is Austrian pine, the most frequent cultivated tree species in specific purpose plantations. Its ecological adaptation was determined based on the already known differential properties of natural and cultivated stands. Five provenances and 40 test trees were selected by the method of mass selection. In each provenance, eight test trees were selected from each of the two extreme sites. The comparative morpho-physiological analysis of 158 properties was performed in 40 half-sib lines. The quantitative parameters were statistically multiply processed.

Based on the increment study of natural, cultivated and test trees, it can be concluded that Austrian pine, especially in our conditions, is the species whose genetic potential is not sufficiently elucidated, and also not sufficiently utilised. Inter- and intra-provenance variability of the characters of seed samples, one-year-old and two-year-old seedlings cultivated in different substrates in BiH, shows that intra-provenance variability is higher than inter-provenance variability. Economically significant properties, e.g. resistance to drought, are complex and depend on a great number of characters. A large contribution is the working out of the procedures for the development of the seedling model resistant to drought, with a gradual selection of the significant parameters of water regime conditions.

A high morpho-anatomical and physiological variability of Austrian pine is conditioned by a high degree of heterozygosity, i.e. specific genetic structure of the local populations, and it belongs to the so-called extreme balance type of its population genetic structure. According to the hypothesis, the loci in the chromosomes are not represented by dominant-recessive alleles, but by numerous series of multiple alleles, which is one of the bases for faster and more successful work on further improvement of species in the function of production of good quality planting material and specific purpose plantations. Austrian pine ensures significant sources of useful information referring to natural and cultivated stands and information on the function of genetic mechanisms, so it belongs to the species favourable for the study of the so-called domestication syndrome.

Key words: Austrian pine, domestication syndrome, variability