

SUSTAVI RAZMNOŽAVANJA BILJAKAI. KOLAK ¹⁾ Z. ŠATOVIĆ ²⁾Pregledni znanstveni rad
Prilmljeno: 16.07.1993.**SAŽETAK**

Dobro poznavanje sustava razmnožavanja biljne vrste jedna je od temeljnih pretpostavki za izradu i provedbu efikasnog programa oplemenjivanja i sjemenarstva. Dan je prikaz morfologije generativnih biljnih organa kao i tijek oplodnje. Opisani su različiti sustavi razmnožavanja i mehanizmi koji pri tome sudjeluju.

REPRODUCTION SYSTEMS IN PLANTS

I. KOLAK, Z. ŠATOVIĆ

Scientific review
Received: 16.07.1993.**SUMMARY**

Good knowledge of the reproduction systems of a plant species is one of the essential conditions for planning and carrying out of an effective breeding programme and seed production. The paper reviews the morphology of reproductive plant organs and seed production. The paper reviews the morphology of reproductive plant organs and the fertilization process. Different reproduction systems are described as well as the mechanisms involved.

UVOD

Razmnožavanje (reprodukcija) jedini je način postojanog održavanja jedinke i vrste u vremenskom slijedu. Razmnožavanje višestaničnih biljaka može biti spolno (seksualno) ili nesporno (aseksualno). Nesporno razmnožavanje, čestog kod viših biljaka, nema kod životinja. Kod nespornog razmnožavanja ne dolazi do izmjenjivanja sporofitnog (2n) i gametofitnog (n) stadija već se vrsta održava slijedom sporofitnih generacija.

Spolno razmnožavanje je prevladavajući način razmnožavanja viših biljaka pri čemu glavnu ulogu imaju reproduktivne stanice ili gamete čiji se proces razvoja naziva gametogeneza. Spajanjem muške i ženske gamete razvija se zametak (embryo).

Kod nespornog razmnožavanja slijedeća se generacija razvija iz posebnih biljnih dijelova (list, rizom, lukovica, gomolj) iz jedne ili više stanica.

Za normalno spolno razmnožavanje moraju postojati muški i ženski dijelovi

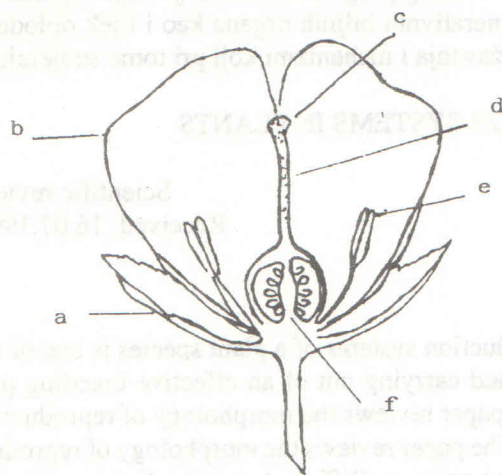
¹⁾ RH 41 000 Zagreb Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, doc. dr.

²⁾ RH 41000 Zagreb Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, dipl. ing.

cvijeta koji se mogu nalaziti na istom cvijetu, istoj biljci ili pak na odvojenim individuima.

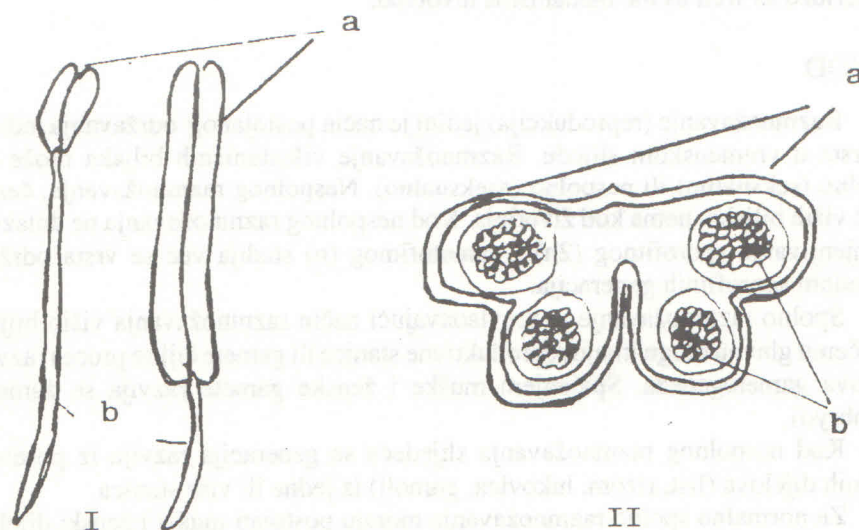
DIJELOVI CVIJETA

Cvijet je složeni dio biljke koji sadrži reproduktivne organe. Postoje četiri osnovna dijela cvijeta (sl. 1-4): lapovi (sepalum), latice (petalum), prašnici (stamen) i tučak (pistillum).



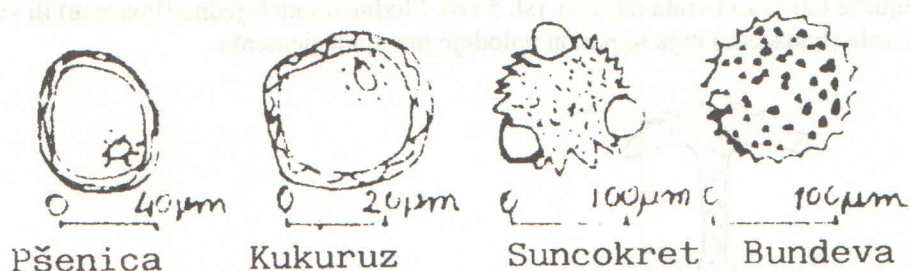
Sl. 1. Shema prereza cvijeta jednostavnije građe:

a) list čaške (lan), b) latica vjenčića, c) njuška tučka (stigma), d) vrat tučka (stilus), e) antera prašnika, f) plodnica (ovarij) sa sjemenim zamecima (ovulama)

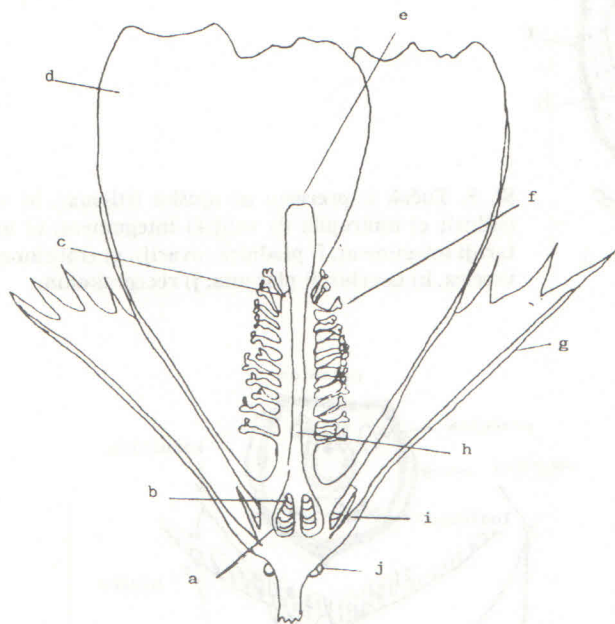


Sl 2. I Prašnik (stamen); a) prašnica (entera) b) držak (filament)

II Shema poprečnog presjeka prašnice: a) poluprašnice (poluantere), b) mikrosporangije s mikrosporama (lokule, polenovnice)



Sl. 3 Oblik i veličina polenova zrnca različitih biljnih vrsta



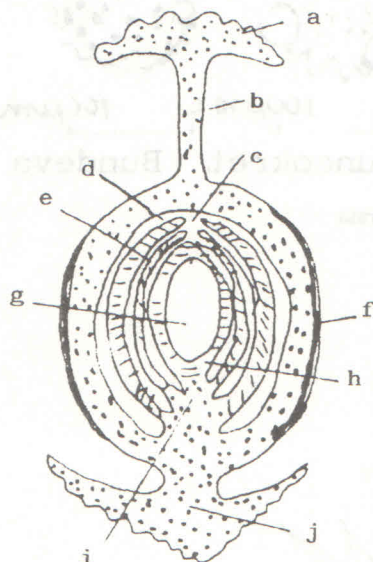
Sl. 4. Prerez cvijeta složene građe a) plodnica, b) oplođena ovula, c) prašnički stubić, d) latice e) njuška tučka, f) prašnik, g) brakteola, h) vrat tučka, i) floralni nektarij uz čašku, i) ekstrafloralni nektarij

Tipične latice relativno su velike i obojene, dok su lapovi obično mali i neugledni. Latice i lapovi nemaju izravne važnosti za razmnožavanje, za razliku od prašnika i tučka. Njihov izgled i građa uvelike ovisi da li se radi o samooplodnoj ili stranooplodnoj vrsti kao i o načinu stranooplodnje (kukci, vjetar itd.).

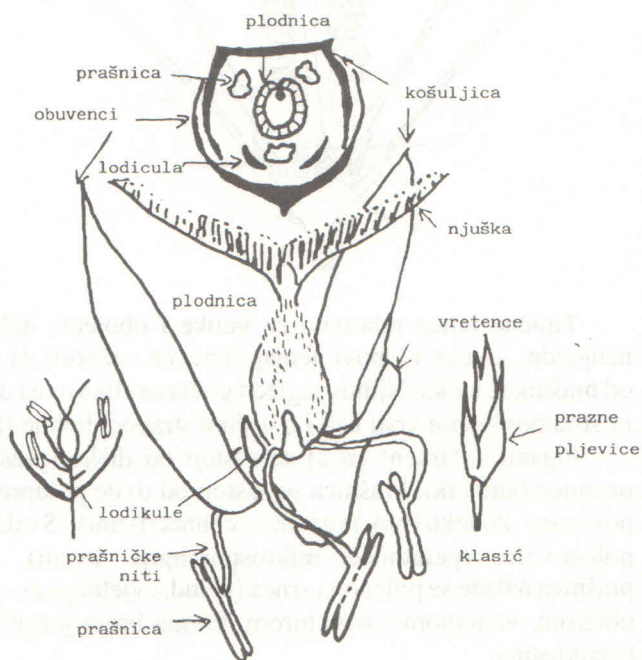
Prašnik (stamen) (sl.2) se sastoji od drške (prašnička nit - filamentum) i prašnice (anthera). Prašnica se sastoji od dvije poluprašnice (poluantera) koje su povezane konektivom (veznik - connectivum). Svaka poluprašnica ima dvije polenovnice (peludnice, mikrosporangije, loculi). U polenovnicama zrelih prašnica nalaze se polenova zrnca (pelud, cvjetni prah - pollen) (sl. 3) koja variraju oblikom, veličinom i strukturom. Prema broju jezgri mogu biti binukleatna ili trinukleatna.

Tučak (pistillum) je ženski dio cvijeta a sastoji se iz plodnice (ovarium),

njuške (stigma) i vrata (stylus), (sl. 5 i 6). Plodnica sadži jednu (Poaceae) ili više ovula (Fabaceae) koje se nakon oplodnje razvijaju u sjemenke.



Sl. 5. Tučak u prerezu: a) njuška (stigma), b) vrat (stylus); c) mikropila d) vanjski integument, e) unutarnji integument, f) plodnica (ovarij), g) embrionalna vrećica, h) nucelus, i) placenta, j) receptakulum



Sl. 6. Shema građe cvijeta Poaceae

Razvoj polena

Tijekom spolnog načina razmnožavanja u procesu tvorbe sjemena muški i ženski spolni dijelovi biljke imaju podjednaku ulogu. Razvoj je potrebno pratiti u muškom i ženskom dijelu biljke.

U maloj anteri, u svakoj od buduće četiri lokule, stvara se posebno sporogeno tkivo ili arheosporij koje sadrži velik broj stanica. Te stanice rastući nagomilavaju veću količinu protoplazme, a posve razvijene veće su od stanica okolnog tkiva. Ove se stanice nazivaju majčinskim stanicama polena, a imaju $2n$ kromosoma i ulaze u redukcijsku ili mejotsku diobu. Mejotska dioba rezultira s dvije stanice diade koje imaju n kromosoma, a ove se dalje mitozom dijele u četiri tetrade, odnosno tetraspore. Polenovo zrnce može nastati postmejotskom diobom iz svake od ovih tetrada. Stvaranje polenovih zrnaca karakterizira debljanjem stijenki tih stanica i njihova dioba. Rezultat su polenova zrnca s dvije stijenke (intina i eksina) i s dvije jezgre (nucleus) : generativna i vegetativna. Kako se ove tvorevine razvijaju, tako polenova zrnca dobivaju sve finiju strukturu a dispergirana su u lokulama.

Polenovo zrnce se formira u polenovoj vrećici a stvaranje polenovih zrnaca započinje znatno prije otvaranja cvijeta. Količina polenovih zrnaca koji se formiraju ovisi od vrste, kultivara, čimbenika okoline, ishrane i sl. Npr. jedna biljka kukuruza tijekom cvatnje formira 0.2 - 0.5 g polena. Oblik polenovih zrnaca je različit ovisno od toga radi li se o autogamnim ili alogamnim vrstama i na koji način se prenosi na njušku: vjetrom, insektima, pticama, slobodnim padom i sl.

Membranu (opnu) polenovog zrnca čine pektini, celuloza i sporopolenin a u polenovom zrcu ima različitih vrsta šećera. Šećeri predstavljaju važan izvor energije tijekom klijanja polena. od bjelančevina poznato je 20 slobodnih aminokiselina koje se nalaze u polenovom zrcu, a najzastupljeniji je prolin čiji sadržaj često nadmašuje sadržaj preostalih 19 aminokiselina. Nerijetko sadržaj prolina iznosi 1,65% suhe tvari a važna uloga prolina je u prometu tvari što se objašnjava fizičko-kemijskim svojstvima ove aminokiseline. Prolin se dobro rastvara u vodi i jedina je aminokiselina koja se pri niskom sadržaju vode (10-30%) u živom polenovom zrcu nalazi u još rastvorljivom, tj. fiziološki aktivnom obliku. K tome, prolin je najstabilnija aminokiselina i sudjeluje u stvaranju osmotskog pritiska pri klijanju polena.

Polenova zrnca sadrže lipide, nukleinske kiseline, enzime, fiziološki aktivne i obojene tvari. Od enzima najvažniji su: katalaza, peroksidaze, amilaze, saharaze, invertaze, celulaze, pektinaze, kinaze, fosfataze, fosforilaze, nukleaze, lipaze, esteraze i sl. Polenova zrnca sadrže i fiziološki aktivne tvari. Od vitamina utvrđena je nazočnost tiamina, riboflavina, biotina, nikotinske kiseline, askorbinske i pantotenske kiseline te vitamina A, D i E. Polenovo zrnce sadrži i tvari rasta, indolacetne kiseline, indolacetonitril i sl., a pored stimulatora rasta polen sadrži i inhibitore rasta.

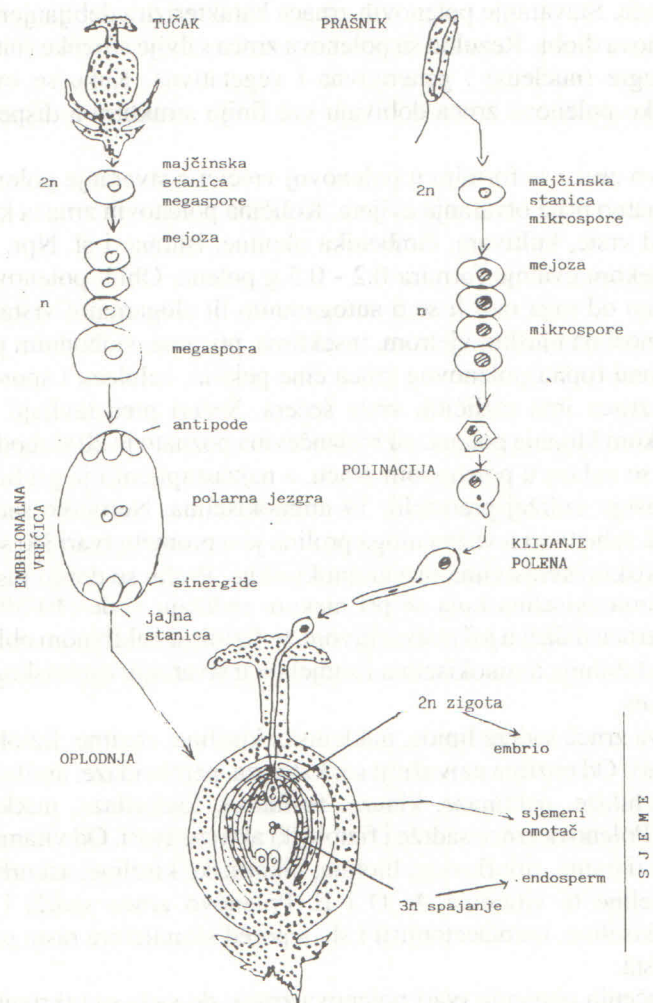
Od proučenih obojenih tvari polenova zrnca, do sada su otkriveni antocijan, antoksantin i karotenoid. Ove tvari štite polenovo zrnce od većih doza ul-

traljubičastog zračenja.

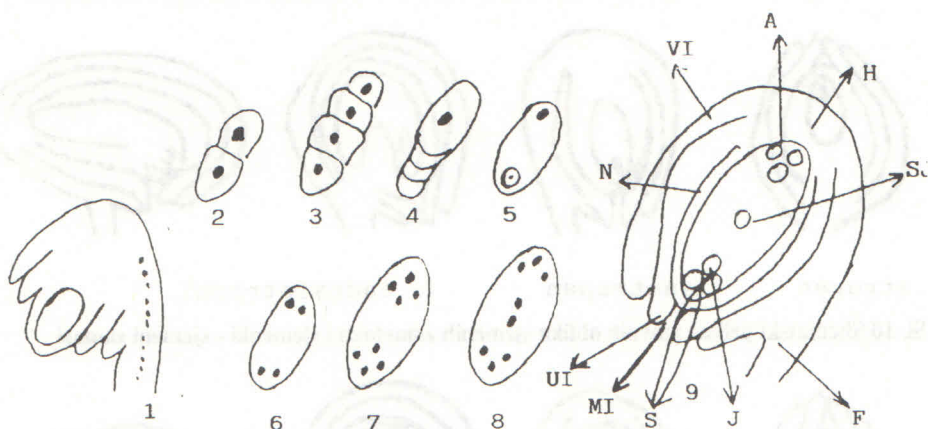
Sadržaj pepela u polenovom zrcu kreće se 2 - 11 % a sudjelovanje pojedinih elemenata u pepelu je različito. Npr. u pepelu polena kukuruza nalazi se 35,6% kalija, dok su drugi elementi znatno manje zastupljeni.

Razvoj jajne stanice

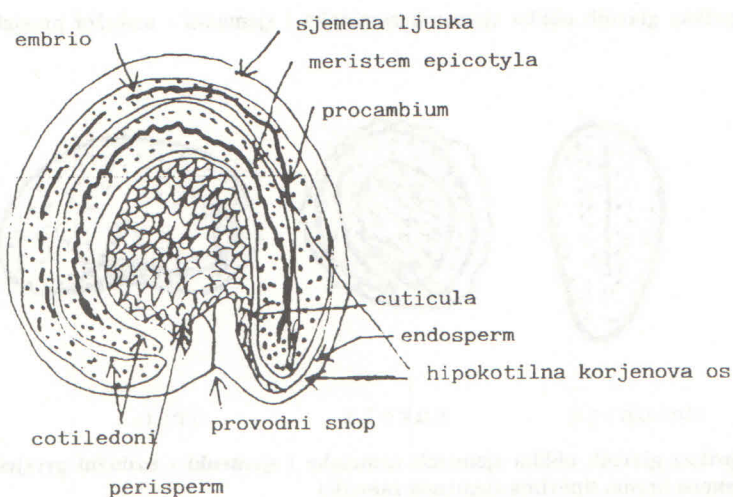
Jajna stanica se razvija u plodnici unutar sjemenog zametka (ovulum) (sl.7-12). Sjemeni zametak je tvorevina jajolikog oblika a nastaje na vrhu kratkog drška (funiculus) pričvršćenog na placenti, tj. debljem sloju tkiva na unutarnjoj stijenci plodnice (ovarium). Ovula ima dva omotača, unutarnji i vanjski integumenat a unutar njih tkivo nucleusa.



Sl. 7. Shema razvoja jajne stanice i polenovih zrnaca te oplodnje

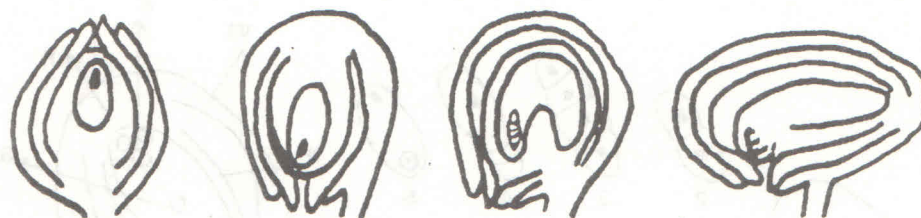


Sl. 8. Razvoj sjemenog zametka: 1) nerazvijeni sjemeni zametak s embrionalnom vrećicom, 2-8) dioba jezgre embrionalne vrećice, 9) sjemeni zametak sposoban za oplodnju
A) funiculus, VI) vanjski integumenti, SJ) sekundarna jezgra, UI) unutrašnji integumenti, M) micropyla, N) nucellus



Sl. 9. Shematski prikaz uzdužnog prereza sjemena šećerne repe

Omotači (ovoj sjemenog zametka - integumentum) nisu posve srasli pa na distalnom dijelu funikuluma tvore mali kanal - mikropilu (mikropyle) (sl. 5 i 14.). unutar ovule nalazi se po jedna majčinska stanica megaspora. Ova stanica slično mikrosporogenezi, ulazi u dvije sukcesivne diobe, mejozu i mitozu. Mejozom se reducira broj kromosoma na n , pa nastaju dvije stanice koje se još jednom mitotski dijele i nastaju četiri stanice megaspore (tetrade). Kod većine dikotiledona jedna od ove četiri stanice u svom razvoju jača i razvija se u embrionalnu većicu s osam jezgri a preostale tri se resorbiraju. Ova stanica (megaspora) nalazi se obično najdalje od mikropile.

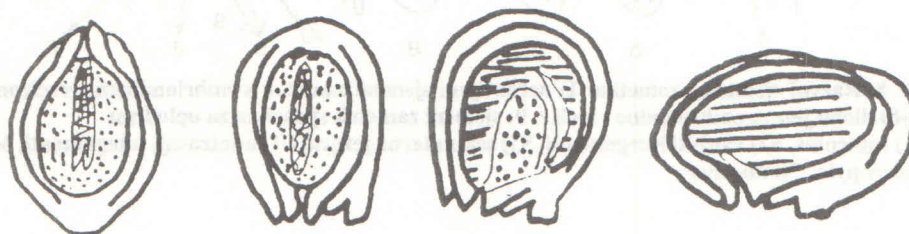


anatropan

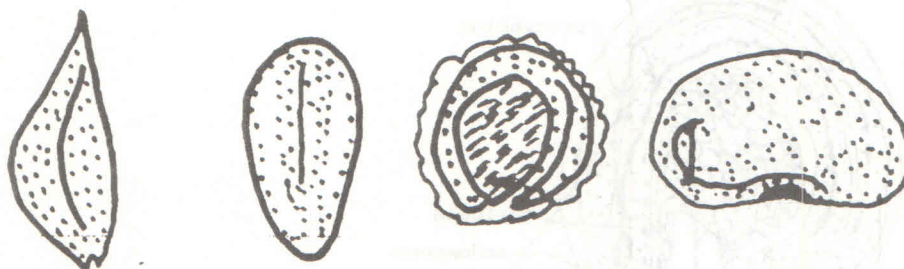
anatropan

campylotropni

Sl. 10. Shematski prikaz glavnih oblika sjemenih zametaka i sjemenki - sjemeni zameci



Sl. 11. Shematski prikaz glavnih oblika sjemenih zametaka i sjemenki - uzdužni presjek sjemenki



Dvornik

Maćuhica

Kukolj

Grah

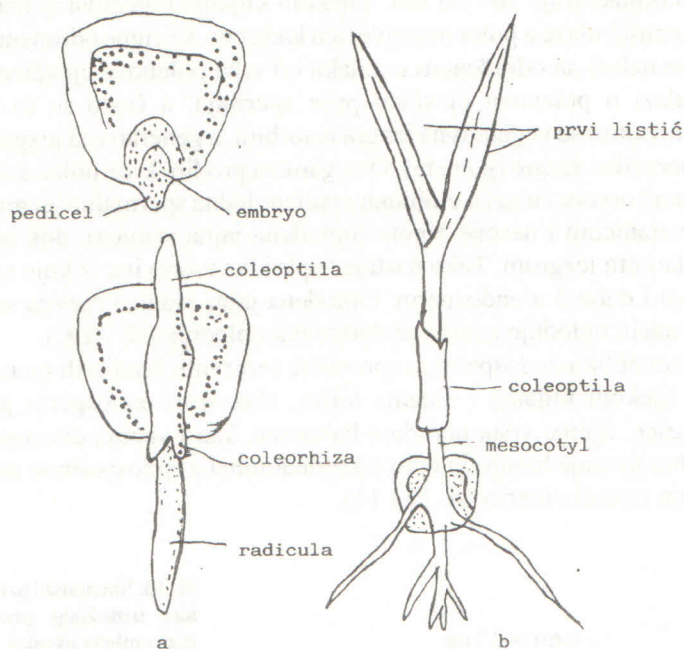
Sl. 12. Shematski prikaz glavnih oblika sjemenih zametaka i sjemenki - uzdužni presjek pojedinih tipova sjemena prema tipovima sjemenog zametka

Kod monokotiledona proces je nešto drukčiji, jer nakon formiranja tetrada ne dolazi do uginuća niti jedne megaspore, već sve četiri jednokratnom mitotskom diobom tvore embrionalnu vrećicu sa osam haploidnih jezgri. Embrionalna vrećica u pravilu ima osam jezgri (nucellus): jajnu stanicu (ovum), dvije sinergide, tri antipode te dvije polarne stanice koje formiraju sekundarnu jezgru.

Klijanje polena

Polenovo zrnce klija tako što unutarnja ovojnica polenova zrnca, intina, izraste kroz pore vanjske ovojnice, egzine, formirajući polenovu cijevčicu. Ova se

izdužuje i spuštajući se kroz vrat (stylus), mikropilu, vanjski i unutarnji integument, dolazi do sjemenog zametka i embrionalne vrećice. Kad je egzina deblja i naborana, broj pora kreće se 30-40 a kad je glatka onda je broj pora manji i kreće se 1-3.



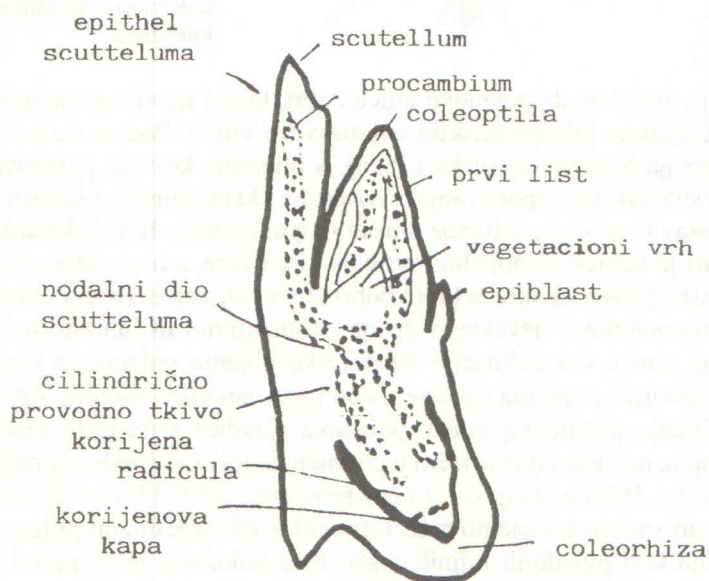
Sl. 12a Shematski prikaz a) klijanja sjemena kukuruza i b) klijanca kukuruza

Za oplodnju je potrebno da polenovo zrnce bubri, klija i razvija se na tučku (in vivo) ili u specijalnim laboratorijskim uvjetima (in vitro). Padom na tučak, polenovo zrnce usvaja hranjiva sa tučka i bubri, a bubrenje koloida polenovog zrnca omogućava svladavanje otpora vanjske ovojnice. Od posebne je važnosti za klijanje polena sastav tvari kojeg izlučuje njuška (stigma) tučka. Kemijski sastav ovih hranjivih tvari je različit za pojedine vrste pa i kultivare, a ima važnu ulogu u regulaciji osmotskog tlaka okoline u kojoj bubri polenovo zrnce. Hranjive tvari služe za formiranje polenove cjevčice, a djeluje stimulatивно ili inhibitorno na klijanje polenovog zrnca. Od polinacije do početka klijanja polenovog zrnca, ovisno o vrsti, kultivaru i uvjetima okoline može proći nekoliko minuta, sati ili dana. Tijekom klijanja polenovog zrnca, polenova cjevčica koja raste vrhom prodire između papila na njušci tučka, ulazi u područje vrata i mikropile te prodire do sjemenog zametka. Polenova cjevčica raste prosječno 1,5 0 3,0 mm na sat, a kod nekih vrsta i kultivara raste i znatno brže. U trenutku oplodnje dužina polenove cjevčice je različita kod pojedinih biljnih vrsta. Kod kukuruza je potrebno da polenova cjevčica naraste 20- 40 cm da bi došlo do oplodnje.

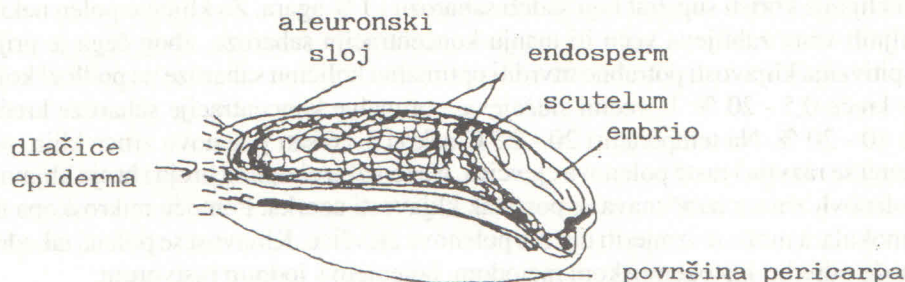
Na njušku tučka nakon oprašivanja obično dospije veći broj polenovih zrnaca koja se međusobno stimuliraju u klijanju, ali najčešće proklije samo manji broj

polenovih zrnaca, dok ostala ne klijaju ili eventualno proklijaju stvarajući kratke cjevčice, pa abortiraju. Polen mora biti vitalan i mora pripadati istoj biljnoj vrsti da bi mogao obaviti oplodnju. Vrijeme od oprašivanja do oplodnje varira i ovisi o nizu čimbenika, a kreće se od 20 - 30 minuta do nekoliko dana ili mjeseci, ali za najveći broj kulturnih biljaka traje 10 - 50 sati. Tijekom klijanja polenova zrnca, vegetativna jezgra i spermiji ulaze u polenovu cjevčicu kada ona dostigne određenu dužinu, a u principu se nalazi na određenom razmaku od vrha polenove cjevčice. Vegetativna jezgra ulazi u polenovu cjevčicu prije spermija, a često se to i istovremeno događa. u suštini se vegetativna jezgra resorbira, a generativna jezgra se podijeli na dvije spermalne jezgre (gamete). Ova gameta prodire kroz polenovu cijev prema mikropilnom otvoru i ulazi u embionu vrećicu. Jedna spermalna jezgra se fuzionira s jajnom stanicom i nastaje zigota (oplođena jajna stanica), dok se druga spaja sa sekundarnom jezgrom. Tako nastaje triploidna tvorevina iz koje se razvije triploidno tkivo i dalje 3 n endosperm. Oplođena jajna stanica razvija se dalje u embrio a ovaj način oplodnje naziva se dvostruka oplodnja (sl. 7 i 8).

U svom razvijenom obliku endosperm je spremište rezervnih hranjivih tvari. Ove tvari se koriste tijekom klijanja i nicanja biljke. Razvijeni endosperm je karakterističan za žitarice. Sjeme vrsta porodice Fabaceae, kao i većina dvosupnica, karakterizira pohranjivanje hranjivih tvari u kotiledonima a endosperm se ne razvija, jer ga apsorpira rastući embrio (sl. 12 i 14).



Sl. 13. Shematski prikaz uzdužnog preza embria pšenice Nux (konoplja) Caryopsis (pšenica) Achaenium (Bijela krizantema) Schizocarpium (mrkva) Lomenta (seradela) Fructus connati (klupko šećerne repe)



Sl. 14. Uzdužni prerez sjemena pšenice

Na klijanje polena utječe znatan broj biotičkih i abiotičkih čimbenika. Polen različitih biljnih vrsta zahtjeva različite uvjete klijanja. Visoke temperature i niska relativna vlaga zraka kao i niske temperature i visoka vlaga zraka u većini slučajeva ne pogoduju klijanju polenovog zrnca. Polenovo zrnce s tankom ovojnicom u uvjetima visoke temperature i niske relativne vlage zraka zbog sušenja brzo gubi klijavost (viabilite), dok se kod povećane relativne vlage zraka polenova zrnca sljepljuju i abortiraju.

Rast polenove cjevčice u tkivu njuške ovisi od oblika oplodnje, npr. da li je polinacija obavljena smjesom polena više genotipova, da li je obavljena samooplodnja, koja je količina polenovih zrnaca i sl. Kod alogamije i pri polinaciji s većom količinom polenovih zrnaca, klijavost polena i oplodnja su u većini slučajeva mnogo bolji nego kod autogamije ili kod manje količine polenovih zrnaca. Klijanje polenovih zrnaca *in vitro* ovisi od broja polenovih zrnaca po jedinici površine i volumenu hranjivog medija. Populacijski učinak je nazočan i u prirodnim uvjetima.

Bor pozitivno djeluje na formiranje i klijanje polenovih zrnaca te na rast i razvoj polenove cjevčice. Kako polenovo zrnce ne sadrži potrebnu količinu bora pa svoje potrebe ovim elementom zadovoljava iz njuške i vrata tučka. Kemijski preparati moraju više ili manje utjecati na klijavost polenovih zrnaca, posebno kad se želi izazvati muški sterilitet. Postoji više takvih preparata koji se međusobno razlikuju efikasnošću i selektivnošću.

Životna sposobnost i viabilitet polena od posebne su važnosti za sjemenarstvo u bilinogojstvu. Viabilitet polenovih zrnaca je različita kod različitih vrsta i kultura. Kod nekih vrsta polenova zrnca gube klijavost 30 minuta po oslobađanju prašnika (*Paspalum dilatatum*) dok kod većine biljnih vrsta u prirodnim uvjetima klijavost polenovih zrnaca se čuva 24 - 36 sati. Vrijeme života polenovih zrnaca ovisi o relativnoj vlazi zraka, temperaturi, koncentraciji kisika okoline u kojoj se drži polen. U hladnjaku se polen može čuvati i do 9 godina, a pomoću tekućih plinova i više desetaka godina. Npr. tekući dušik kod -196°C vrlo je podesan za čuvanje polenovih zrnaca na duži rok (Banke Biljnih Gena - BBG)

Kako ne postoji međunarodno priznata metoda za ispitivanje klijavosti polena *in vitro*, ipak se za većinu biljnih vrsta primjenjuje postupak u kome se kao podloga

za klijanje koristi supstrat koji sadrži saharozu i 1 % agara. Za klijanje polen nekih biljnih vrsta zahtijeva veću ili manju koncentraciju saharoze, zbog čega je prije ispitivanja klijavosti potrebno utvrditi optimalnu količinu saharoze na podlozi koja se kreće 0,5 - 20 %. U većini slučajeva, optimalne koncentracije saharoze kreću se 10 - 20 %. Na temperaturi 20 - 22°C nakon 5 - 6 sati polenovo zrnce klija, pri čemu se razvija i raste polenova cjevčica. Na temelju ukupnog broja i broja klijavih polenovh zrnaca izračunava se postotak klijavosti uzorka. Pomoću mikroskopa ili binokulara može se izmjeriti dužina polenove cjevčice. Klijavost se polena također može odrediti histokemijskom metodom, bojenjem s jodnim rastvorom.

Tijek oplodnje

Tijekom polinacije, polenova zrnca nošena vjetrom, kukcima i sl. padaju na njušku tučka koja je u pravilu obrasla dlačicama i prekrivena kutikulom. U pravilu je kutikula prekrivena tankim slojem bjelančevina (sluz). Na površini stigme nalazi se tekućina koja omogućava hidrataciju, bubrenje polenovog zrnca i enzimatski podstiče klijanje polenovih zrnaca. Nakon oplodnje biljka prestaje izlučivati navedenu tekućinu. U vratu tučka nalazi se stigmatoidno staničje koje luči sok i povezuje njušku tučka sa plodnicom. Kad je vrat tučka šupalj (npr. kod *Liliuma*) tada stigmatoidno staničje oblaže cjevčicu vrata. Kod kompaktnih stilusa polenova cjevčica raste kroz međustanične prostore a u dodiru je sa sekretorno aktivnim stigmatoidnim staničjem. Međustanični prostori mikropile izgrađeni su viskoznom tekućinom koja se sastoji od pektina, bjelančevina i šećera. Smjer rasta polenove cjevčice određuje stigmatoidno staničje a sastoji se od žljezdanih stanica kojima je svojstvena velika jezgra i gusta citoplazma. Ova, pak izlučuje tekućinu koja kemotropски upravlja rastom polenove cjevčice. Iako do sada nije precizno utvrđen kemijski sastav i priroda stigmatoidnog staničja, ipak ga se ne može smatrati običnim mehaničkim sustavom.

Kod svih Angiospermae i većine Gymnospermae polenova cjevčica služi za prolaz muške spolne stanice u embrionalnu vrećicu. Kada polenova cjevčica prodre do jajnog aparata, tada ovojnica na vrhu pukne a sadržaj polenove cjevčice se razlije i ne dospije odmah na jajnu stanicu već kraj nje i na jednu synergidu koja brzo abortira (ugiba). Osim što svojom aktivnošću synergide privlače vrh polenove cjevčice one izlučuju i enzime koji stimuliraju prskanje polenove cjevčice. Po izlivanju sadržaja polenove cjevčice, degenerira vegetativna jezgra, a jedan spermij ulazi u jajnu stanicu i spaja se s njenom jezgrom pa se formira zigota. Iz zigote se razvija klica s diploidnim brojem kromosoma (embrio). Druga spermalna stanica prodire znatno dublje, spaja se sa sekundarnom jezgrom embione vrećice iz čega se razvije triploidni endosperm. Prema tome, kod Angiospermae tijekom oplodnje nazočna je dvostruka oplodnja, tj. dolazi do oplodnje jajne i sekundarne stanice, dok Gymnospermae nemaju dvostruku oplodnju. Oplodnja spermalne sa jajnom stanicom obavlja se tako što se na površini jedra jajne stanice stvara izraslina (invaginacija) u koju ulazi jedro spermalne stanice. Kod toga dolazi do spajanja membrana i potpunog spajanja jezgre jajne stanice i spermalne stanice.

Tijekom oplodnje se u jajnoj stanici povećava aktivnosti Golgi-kompleksa, smanjuje se broj monozoma i povećava broj polizoma. Tijekom oplodnje veze između membrane, jezgre i endoplazmatične mreže kidaju se u potpunosti (sl. 7 i 8).

Aktivnost enzima amilaze, fosfataze, invertaze i sl. veća je u polenovom zrcnu nego u njušci tučka i vegetativnim dijelovima biljke. Isto tako je količina auksina, vitamina (E) i inhibitora znatno veća u polenovom zrcnu nego u njušci tučka. U principu jajna stanica ima krupnu jezgru i gustu citoplazmu sagrađenu od mitohondrija, ribozoma, leukoplasta, Golgikompleksa i sl. a bogata je RNA, bjelančevinama, lipidima i šećerima. Zbog visokog sadržaja RNA u jajnoj stanici se održavaju intenzivni metabolički procesi stimulirani svim navedenim spojevima.

Prepreke na njušci tučka: hidracija i klijanje polenovog zrnca

Struktura i funkcija njuške i vrata tučka

Kada polenovo zrnce dođe u dodir s receptivnom njuškom tučka, ono se mora zalijepiti i hidrirati da bi bilo sposobno za klijanje. Postoje 2 glavna tipa njuške tučka:

1) vlažna

Npr. Solanaceae, Rosaceae. Ovakvi tučkovi su pokriveni s tekućom sekrecijom koja sadrži bjelančevine, karbohidrate i lipide. Kompatibilna polenova zrnca mogu uzimati vodu iz tekućine dok inkompatibilna ne.

2) suha

Npr. Cruciferae, Gramineae. Nema tekućine na površini njuške, ali je vanjski pelicelni sloj zapravo osušena sekrecija. Kompatibilna polenova zrnca upijaju vodu iz njuške kroz pukotine u njuški.

Fabaceae. Kod Fabacea koje imaju tripping mehanizam, sekrecija se akumulira ispod nepropusne kutikule te izlazi kada je kutikula oštećena kao kada se njuška tučka tare (trlja) uz tijelo kukca. Kod samooplodnih Fabacea kutikula je tanja i puca sama od sebe.

Klijanje polena i penetracija polenove cjevčice

Kada je polenovo zrnce navlaženo, bjelančevine određene sporofitom koje se nalaze u egzini kao i bjelančevine određene gametofitom iz intine izlaze. Ovo obuhvaća bjelančevine prepoznavanja, enzime a također moguće je i enzime prekursora koji se kombiniraju s čimbenikom iz površine njuške da bi tvorili aktivan enzim. Polenove cjevčice penetriraju kutikulu njuške i rastu između stanica njuške prema vratu tučka.

Prolazak polenovih cjevčica kroz vrat tučka

i

Opskrba hranjivom tijekom rasta polenove cjevčice

Polenove cjevčice rastu u vratu prema ovariju i ulaze kroz mikropilu u ovulu. One moraju sintetizirati dovoljnu količinu materijala za stijenke da bi proizveli

kontinuiranu kaloznu cijev od njuške do ovule. Za ovo su obično potrebna hranjiva izvana, koje obično proizvodi vrat.

Tipovi vrata

1) Ispunjen

Npr. Solanaceae, Gramineae - postoji specijalizirani propusni trakt koji se sastoji od rahle nakupine sekretornih stanica. Polenove cjevčice rastu kroz intercelularne prostore ovog propusnog trakta, dobijajući hranjiva iz sekrecionog materijala koji se nalazi u intercelularnim prostorima.

2) Šupalj

Npr. Lillium, Rhododendron - ovdje nema kontinuiranog kanala omeđenog sekretornim stanicama od površine njuške do ovarija. Polenove cjevčice rastu preko površina sekretornih stanica, uzimajući hranjiva iz sekrecija.

Fabaceae - imaju ispunjenu njušku, ali obično postoji vratni kanal omeđen sekretornim stanicama. Polenove cjevčice rastu kroz taj kanal preko površina sekretornih stanica.

Oslobađanje hranjiva vrata

Sekrecija vrata može se proizvesti samo kao odgovor na polinaciju. Inkompatibilna polenova zrnca ne stimuliraju sekreciju koja je potrebna za njihov daljnji rast. Polenove cjevčice rastu do neke dubine, koristeći vlastite rezerve, ali rast se prekida na gornjem dijelu vrata u točki kada su im potrebne rezerve (npr. mnoge Solanaceae).

Kod nekih dalekih križanja, polenove cjevčice mogu dobiti hranjiva iz stranog vrata npr. polenove cjevčice sirka u svili kukuruza, dok druge ne npr. polenove cjevčice Pennisetuma iz svile kukuruza.

Oplodnja

Struktura zrele embrionalne vrećice

Većina kultura ima embrionalnu vrećicu Polygonum tipa koja sadrži 8 haploidnih jezgara u 7 stanica. One imaju različite funkcije.

10 Sinergide - 2 sinergide zajedno s jajnom stanicom čine jajni aparat.

Sinergide čini se imaju dvije funkcije

- prijenos stanica - ženska gameta; spaja se sa spermalom jezgrom tvoreći zigotu

3) Centralna stanica - najveća stanica embrionalne vreće; sadrži dvije polarne jezgre. U zreloj embrionalnoj vreći polarne jezgre se približavaju jajnom aparatu. One se spajaju s jednom spermalom stanicom tvoreći triploidnu jezgru ili primarnu jezgru endospema iz koje se razvija endosperm

4) Antipodalne stanice - u početku 3; često se pokazuju važnim u ranoj ishrani oplodene embrionalne vreće.

Oplodnja

Polenova cjevčica ulazi u embrio kroz jednu od sinergida i oslobađa svoj sadržaj. Stijenke sinergida i jajne stanice nisu čitave tako da spermalna stanica može doći u dodir s jajnom i polarnom jezgrom. Spermalna stanica i vegetativna jezgra tvore mušku jedinicu zametka. Iako je jezgra od 2 spermalne stanice genetski identična, može biti kvantitativnih i kvalitativnih razlika u organelama koje sadrže. Muške gamete tako daju različit doprinos embriju i endospermu.

Dokazi da je došlo do oplodnje

Slijedeće promjene mogu indicirati da je ovula bila oplodjena:

1) Povećanje ovarija i ovula poslije polinacije, često se koristi, ne uništava sjeme u razvoju, ali nije pouzdana metoda.

2) Nestanak škroba u centralnoj stanici - nije univerzalno primjenjivano metoda ne može se vidjeti bez uništavanja sjemena, ali se lako istražuje u fiksiranom i pročišćenom materijalu.

3) promjene u poziciji i/ili dijeljenju jezgara koje su uključene u dvostruku oplodnju - također traži uništavanje sjemena, ne može se vidjeti kada ima škroba, potrebno je iskustvo s materijalom koji se istražuje.

4) Razvoj kalozne stijenke oko zigote može indicirati početak spolne i nespolne embriogeneze, ali čini se da se ne događa kod svih vrsta, ne vidi se u živom materijalu.

Građa i funkcija stigme i vrata tučka

Kada polenovo zrnce dođe u dodir s receptivnom stigmom mora se prilijeptiti i hidratirati prije no što je sposobno za klijanje.

Postoje 2 glavna tipa stigme:

1. vlažna

Npr. Solanaceae, Rosacea. Ovaj tip stigme je prekriven tekućom sekrecijom koja sadrži bjelančevine, karbohidrate i lipide. Kompatibilna polenova zrnca spremno uzimaju vodu iz ove sekrecije dok inkompatibilna ne mogu.

2. suha

Npr. Cruciferae, Gramineae. Nema tekućine na površini stigme, ali vanjski sloj pelicele predstavlja osušenu sekreciju. Kompatibilna polenova zrnca uzimaju vodu iz stigme kroz pukotine u kutikuli stigme.

3. Leguminoze

Kod leguminoza koje imaju tripping mehanizam, sekrecija se akumulira ispod nepropusne kutikule i ispušta se kada je kutikula puknuta tj. kad stigmom okrzne tijelo kukca koji posjećuje cvijet. Kod samooplodnih leguminoza, kutikula je tanja i puca sama od sebe.

Klijanje polena i penetracija polenove cijevi

Kada se polenova zrnca navlaže sporofitske bjelančevine egzine i gametofit-

ske bjelančevine intine se aktiviraju. Polenove cijevi ulaze kroz kutikulu stigme i rastu između stanica stigme prema vratu tučka.

Barijere koje postavlja stigma

1) Polen mora biti prenešen na pravo mjesto. To nije problem u biljaka koje imaju velike stigme npr. Brassica, Lycopersicon. No, kod nekih vrsta receptivna varira od nekoliko sati (npr. mango) do skoro 10 dana npr. (vinova loza, trešnja).

Aktivnost esteraze često je indikator receptivnosti stigme.

3) Polen mora hidratirati kako treba.

4) Mora biti prenešena dovoljna količina polena. Kod nekih kultura na stigmatu mora pasti mnogo polenovih zrnaca da bi se osiguralo klijanje i brz rast polenovih cjevčica. kod jabuke, npr. potrebno 50 polenovih zrnaca po stigmi da bi došlo do normalnog zametanja ploda.

5) Polenova cjevčica i stigma moraju biti međusobno prilagođene npr. kod trava.

Nepodudarnosti kod oplodnje

Viabilitet polenovih zrnaca, klijanje, formiranje polenove cjevčice i oplodnja, uvjetovani su različitim vanjskim i unutarnjim čimbenicima. od unutarnjih čimbenika važno je postojanje kompatibilnosti između muškog i ženskog gametofita. Stvarni razlozi nepodudarnosti oplodnje još nisu istraženi iako postoji mnogo teorija i praktičnih istraživanja. Pretpostavlja se da je nepodudarnost u oplodnji posljedica razlike u svojstvima bjelančevina pa se zbog toga pojačavaju imunomehanizmi koji izazivaju nepodudarnost u oplodnji. Imunokemijska istraživanja ekstrakta polena i njihovo istraživanje upućuju na navedeni zaključak. Osim toga, podudarni polen pri prelasku s autotrofne na heterotrofnu ishranu može koristiti asimilate tučka, dok nepodudarni polen za to nije spreman.

Razlikujemo dva osnovna tipa nepodudarnosti pri oplodnji. Kod prvog tipa dolazi do inhibicije klijanja polenovih zrnaca i rasta polenove cjevčice na ili u stigmi tučka (red Asterales, familija Brassicaceae) i naziva se sporofitska nepodudarnost jer reakciju određuje genotip diploidnog sporofita. Djelovanje i mehanizam ovog tipa nepodudarnosti još nije objašnjen iako se pretpostavlja da pri nepodudarnosti dolazi do reakcija između polenovog zrnca i specifičnih tvari (glikobjelančevina) koje u obliku tankog sloja prekrivaju kutikulu stigme. Od međusobnog djelovanja polenovog zrnca i glikobjelančevina na površini njuške ovisi da li će polenovo zrnce usvajati vodu i da li će klijeti i razvijati se. Drugi tip samoinkompatibilnosti je mnogo više raširen i zove se gametofitska nepodudarnost jer ne ovisi samo od genotipa sporofita već od genotipa polenovog zrnca, tj. muškog gametofita. U ovakvom slučaju kljavost polena nije inhibirana. Kad polen klije, polenova cjevčica prodire kroz stigmatu tučka neometano, a kad dospije u prostor vrata tučka dolazi do nepodudarnosti oplodnje. Rast polenove cjevčice se smanjuje i nakon određenog vremena prestaje, a istovremeno dolazi do poremećaja u prometu hranjivih tvari polenove cjevčice. Kod nepodudarnosti oplodnje dolazi

do poremećaja u prometu šećera, povećava se aktivnost enzima i intenzitet disanja.

Samoinkompatibilnost ovisi o porijeklu polena (vlastitih polen biljke ili strani polen). Fiziološko-biokemijske promjene izazvane autogamijom u tučku, razlikuju se od onih koje se mogu utvrditi alogamijom, jer je rast i razvoj polenove cjevčice kod samooplodnje sporiji nego kod stranooplodnje. Pri oplodnji je uočeno da biljke posjeduju sposobnost odabira polena i to tako da uzimaju onaj polen koji je za njih najpovoljniji, biološki bliži ili srodniji.

Fiziološko-biokemijska osnova odabira polenovih zrnaca pri oplodnji nije još utvrđena. Čini se da njuška i vrat tučka izlučuju supstancu koja utječe na energiju klijanja polenovog zrnca, na rast i razvoj polenove cjevčice, na kemotropske reakcije pri prolazu polenove cjevčice kroz vrat tučka i sl. kod ovih pojava, polen od drugog cvijeta ima prednost kod autosterilnih biljaka u obavljajući oplodnje, čime se osigurava alogamija. I pored postojanja uvjeta za autogamiju kod nekih vrsta se tijekom evolucije razvio mehanizam koji podstiče alogamiju. Samosterilitet rezultira iz specifične građe cvjetnih dijelova, tj. iz nesposobnosti seksualne reprodukcije.

Djelovanje vanjskih čimbenika na modifikaciju spola

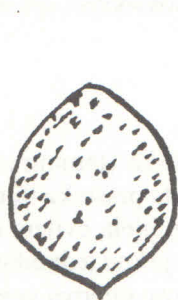
Modifikacija spola predstavlja promjenu muških u ženske (feminiranje) i ženskih u muške gamete (maskuliranje). Kod toga se iz gameta prašnika ili tučka razvija spol koji se na temelju morfološke građe određenog dijela cvijeta ne bi mogao očekivati. Primjenom odgovarajućih tretmana moguće je kod jednodomnih biljaka promijeniti odnos muških, ženskih i dvospolnih cvjetova, njihovu vremen-sku i prostornu raspodjelu a kod dvospolnih cvjetova ponekad se teži inhibiciji razvoja prašnika. Više ekoloških čimbenika djeluje na modifikaciju spola: vlaga zraka, svjetlo, temperatura, plodnost tla, ozljede, bolesti, ishrana, fiziološke aktivne tvari, ugljični monoksid, spolni hormoni i sl. Pri modifikaciji spola važnu ulogu imaju genetski čimbenici. Utvrđeno je da individue različitih kultivara ili linija jedne iste biljne vrste u istim agroekološkim uvjetima pokazuju različitu predispoziciju za modifikaciju spola. Rijedak sklop, plodno tlo, dosta vode i hrane potencira formiranje ženskog spola. utjecaj različitih mineralnih hranjiva na oblik spola je različit. Povećane doze dušika i nedostatak kalija te fosfora favorizira ženski spol, a veća primjena kalija potencira formiranje muškog spola.

Isto tako i temperatura utječe na modifikaciju spola i to tako da muški spol potencira veća, a ženski spol niža temperatura. Ova je pojava uočena kod: *Cucumis anguria*, *Cucumis sativus*, *Ambrosia trifida*, *Cucurbita pepo*, *Citrullus vulgaris*, *Canabis sativa* i sl. Tretiranje biljaka sa CO ili stimulatorima rasta (-indolactena kiselina, alfa-naftil octena kiselina, 2,4 - diklorfenoksi octena i sl.) potencira ženski spol kod hermafrodita i kod jednodomnih cvjetova i to kako kod jednodomnih, tako i kod dvodomnih biljaka. Giberelinska kiselina djeluje specifično pa kod hermafrodita potencira ženski spol, a kod jednomnih i dvodomnih biljaka izaziva maskuliranje. Spol cvjetova ovisi o nivou endogenog etilena u sokovima biljaka. Postoje kemijski preparati (npr. etafon, 2-kloretilfosforna kiselina) koji pospješuju

razinu endogenog etilena i podstiču pojavu ženskih cvjetova. Biljni hormoni, također, izazivaju funkcionalni sterilitet, npr. kod tretiranja biljaka, tučak izraste 1-2 mm iznad prašnika zbog čega je otežana autogamija.

Reguliranje razvoja plodova i sjemena

Već je davno primjećena uska veza između rasta i razvoja embrija, sjemena i ploda. u pravilu se plodnica ne razvija jače bez polinacije i oplodnje. Pomoću auksina i giberelina embrio stimulira razvoj sjemena i ploda. Svaka sjemenka određenog ploda osigurava se hormonima iz određenog dijela tog ploda. Kako se primjenom auksina i giberelina može izazvati partenokarpija, vjerojatno sjeme putem ovih hormona stimulira razvoj ploda. Isti hormoni stimuliraju razvoj sjemena i ploda, pa je riječ o hormonalnoj integraciji kod razvoja sjemena i plodova. (sl. 15 i 16).



Nux
(kónoplja)



Caryopsis
(pšenica)



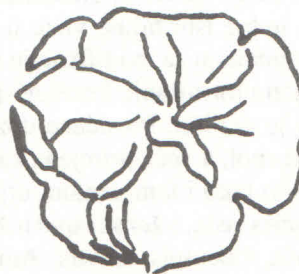
Achaenium
(Bijela krizantema)



Schizocarpium
(mrkva)

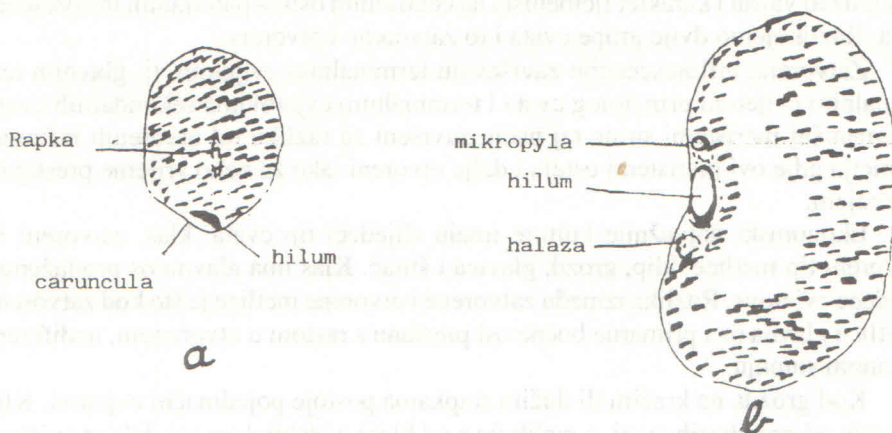


Loment
(seradela)



Fructus connati
(klupko šećerne repe)

Sl. 15. Shematski prikaz nekih plodova



Sl. 16. Shematski prikaz izgleda sjemena:
a) ricinusa i b) graha

Za formiranje (zametanje) ploda važan je auksin koji iz prašnika prelazi u plod po oplodnji, a za razvoj plodova važan je auksin koji se stvara u klicama sjemenog zametka. Tretiranjem cvjetova auksinom pospješuje se oplodnja i formiranje plodova. u kontroliranim (staklenici) ili djelomično kontroliranim uvjetima cvatnje (plastenici) kod formiranje plodova tretman auksinom je od izuzetne važnosti.

Određene biljne vrste i bez oplodnje formiraju plod. Ti plodovi ne sadrže sjeme pa se zovu partenokarpnim plodovima a pojava se zove partenokarpija. Ona je nazočna kod biljaka kod kojih se u plodu razvija veći broj sjemenskih zametaka (smokve, lubenice, rajčice, ananas i sl.). Auksini imaju važnu ulogu u zametanju i razvoju ovih plodova. Plodovi kultivara koji ne sadrže sjeme imaju veći sadržaj auksina od istih plodova u kojih se formira i razvija sjeme. Fiziologija partenokarpije do danas nije potpuno izučena jer ne postoje značajne razlike između normalnih i partenokarpnih plodova. Partenokarpija npr. primjenom sintetskih auksina moguće je potencirati partenokarpiju kod biljaka koje spontano naginu ovoj pojavi (Solanaceae, Cucurbitaceae, smokva, vinova loza i sl.). Partenokarpiju izaziva i giberelinska kiselina, pa se tretiranjem kastriranih cvjetova kruške otopinom giberelina razviju partenokarpni plodovi. Ovi kemijski preparati imaju i praktičnu primjenu jer tretiranjem cvjetova i plodova isti postaju ukusniji, veći i prirodnijeg oblika.

Cvat

Inflorescencija (cvat) je dio biljke koji na svojim ograncima nosi cvijet. Cvat (inflorescencija) predstavlja dva ili više združenih cvjetova. Cvat može imati različiti stupanj grananja pa razlikujemo jednostavne i sastavljene inflorescencije.

Zadružni ili kompleksni cvati, umjesto pojedinačnih cvjetova imaju razgranjene cvatiće ili parcijalne cvati koje nose određeni broj osi višeg reda s cvjetovima. Važan je karakter tjemeništa glavne osi jednostavnih cvati, dok je kod združenih

cvati uz to važan i karakter tjemeništa na centralnim osima parcijalnih inflorescencija. Razlikujemo dvije grupe cvata i to zatvorene i otvorene.

Zatvorene inflorescencije završavaju terminalnim cvijetom, tj. glavnim terminalnim cvijetom primarnog cvata i terminalnim cvjetovima sekundarnih cvati. Tjemenišni meristemi su na taj način završeni za razliku od otvorenih inflorescencija gdje ovi meristemi ostaju i dalje otvoreni iako za neko vrijeme prestaju s razvojem.

Ekonomski najvažnije kulture imaju slijedeći tip cvata: klas, zatvoreni ili otvoreni tip metlice, klip, grozd, glavica i štitac. Klas ima glavnu os produženu i sjedeće cvjetove. Razlika između zatvorene i otvorene metlice je što kod zatvorene metlice glavna os i primarne bočne osi prestanu s rastom u otvorenom, nediferenciranom stupnju.

Kod grozda na kraćim ili dužim stapkama postoje pojedinačni cvjetovi. Klip nastaje od grozdastih cvati, a razlikuje se od klasa zadebljalom osi dok su cvjetovi sjedeći.

Glavica ima pojedine osi resporedene na osi koja je proširena u cvjetište.

Štitac karakteriziraju duge cvjetne stapka pojedinačnih cvjetova koji izbijaju približno u istoj regiji, pa zbog toga cvat dobiva karakterističan izgled.

Tipovi spolnosti i način oplodnje

Kulturne biljke imaju muške i ženske dijelove cvijeta u istom cvijetu ili odjeljeno u različitim cvjetovima ili cvatovima. Razlikujemo alogamne (prirodno stranooplodne biljke) i autogamne (prirodno samooplodne biljke). Dakako da između alo- i autogamnih biljaka postoji niz prijelaza i kombinacija. Specifičan oblik oplodnje unutar iste biljke je gejbogamija, tj. oprašivanje susjednih cvjetova iste biljke. Morfološko fiziološka struktura cvjetova ima važan utjecaj na način oplodnje. Na temelju tih struktura navodimo osnovne tipove i oblike oplodnje te princip građe njihovih djetova, važan za sjemenarstvo.

Dva su osnovna tipa cvjetova i to: dvospolni cvjetovi (hermafroditni) imaju antere i tučak i istom cvijetu i jednospolni cvjetovi (uniseksualni) imaju razvijen ili samo muški ili samo ženski dio cvijeta. Dvospolni cvjetovi (biseksualni) dijele se na cvjetove gdje stigma i polen sazrijevaju istovremeno (homogamija), što pospješuje samooplodnju i cvjetove gdje stigma i polen ne sazrijevaju simultano (dihogamija). Homogamija uključuje dvije grupe biljaka i to: kleistogamija - grupa biljaka gdje se polinacija odvija u zatvorenom cvijetu i hazmogamija - grupa biljaka gdje se polinacija odvija u otvorenom cvijetu.

Hazmogamija se prema strukturi cvijeta dijeli na tri osnovna tipa: homostilija - tip biljaka gdje cvjetovi imaju tučak i prašnih jednakih dužina, heterostilija - tip biljaka s različitim dužinama drške prašnika i vrata tučka, te herkogamija - tip biljaka gdje postoji specifična pozicija tučka i prašnika koja onemogućava samooplodnju.

Cvjetovi gdje stigma i polen ne dozrijevaju istovremeno dijele se u dvije grupe: protandrija - grupa biljaka u kojoj prašnici u dvospolnom cvijetu sazrijevaju

prije nego tučak ili kad muški cvjetovi sazrijevaju prije ženskih i protoginija - grupa biljaka u kojoj tučak dvospolnih cvjetova sazrije prije prašnika ili ženski cvjetovi cvatu prije muških.

Jednospolni cvjetovi mogu biti na istoj ili različitim biljkama. Kad su ti cvjetovi na istoj biljci govorimo o monoeciji (jednodomnosti), dok pri postojanju odvojene muške i ženske biljke govorimo i lieciji (dvodomnosti). Primjer za jednodomnost je kukuruz, a za dvodomnost hmelj.

Spolnost biljke može se izraziti sa stanovišta individualnog cvijeta, individualne biljke ili grupe biljaka. Kod spolnosti individualnog cvijeta razlikujemo: hermafroditne cvjetove, muške (staminatne) ženske (pistilatne) cvjetove.

Glede spolnosti individualne biljke razlikujemo slijedeće biljke:

- hermafroditne, biljke koje imaju samo hermafroditne cvjetove,
- monoecijske, biljke koje imaju muške i ženske cvjetove,
- androecijske ili "muške" biljke, tj. biljke samo s muškim cvjetovima,
- ginoecijske ili "ženske" biljke, tj. biljke samo sa ženskim cvjetovima,
- trimonoecijske, biljke s muškim ženskim i hermafroditnim cvjetovima.

Seksualna ekspresija grupe biljaka uključuje i slijedeće tipove:

- hermafroditne biljke, biljke s hermafroditnim cvjetovima,
- monoecijske biljke,
- diecijske biljke, uključuju androecijske i ginoecijske biljke,
- androdiecijske biljke, uključuju hermafroditne i androecijske biljke,
- ginodiecijske biljke, uključuju hermafroditne i ginoecijske biljke.

Prema navedenim klasifikacijama vidljivo je da su se tijekom filogeneze stvorili različiti mehanizmi koji osiguravaju alogamiju. Alogamija se osigurava na slijedeći način: prostornim razdvajanjem seksualnih dijelova biljke, fiziološko-genetskim zaprekama ili razlikama u termalnoj (vremenskoj) aktivnosti seksualnih dijelova biljke.

Kod fiziološko-genetskih zapreka autogamija je onemogućena ili spriječena fiziološko-genetskom strukturom.

Vremensko razdvajanje se temelji na vremenskoj aktivnosti muških i ženskih dijelova cvijeta ili muških i ženskih cvjetova ako su ovi odijeljeni. Oplodnja se ovdje regulira nepodudaranjem cvatnje jednog i drugog spola.

Primjeri složenijih tipova spolnosti biljaka

Među kultiviranim biljkama spolna ekspresija može biti složenija od navedenih. Npr. kukuruz je apsolutno monoecijska biljka. Ipak, u svakom usjevu može se naći poneka metlica sa sjemenom (zrnima). Navodimo složenije tipove spolnosti nekih važnijih kulturnih vrsta.

Asparagus officinalis ($2n=20$)

Diecija karakterizira starije kultivare, Na muškim se biljkama javljaju hermafroditni cvjetovi. Noviji kultivari strukturirani su iz andromonoecijskih biljaka (genetski muških) koje se sve više koriste u širokoj proizvodnji.

Canabis sativa ($2n=20$)

Konoplja je općenito diecijska biljka, ali su oplemenjivanjem kreirani i drugi spolni tipovi. Za postizanje uniformnosti usjeva poželjni su monoecijski genotipovi, što je i ostvareno primjenom različitih metoda oplemenjivanja.

Carica papyra ($2n=18$)

Ovo je u pravilu diecijska biljka kod koje se javlja i hermafroditizam. U komparaciji s muškim, ženske biljke pokazuju veću stabilnost u spolu nakon selekcije kada rijetko formiraju muške cvjetove. Muške biljke jako reagiraju na vanjske uvjete i oplemenjivanje, te mogu producirati osim muških i dvospolne cvjetove.

Cucumis melo ($2n=24$)

Ovo su najčešće andromonecijske biljke, ali su poznati i genotipovi koje karakterizira i monoecija, hermafroditizam i ginomonoecija.

Cucumis sativus ($2n=14$)

Monoecija je najčešća kod ovih biljaka ali postoje i andromonoecijski varijeteti. Oplemenjivanjem su uzgojene ginoecijske i androecijske biljke, te biljke s hermafroditnim cvjetovima. Osim ginoecijskih, sve forme su izrazito podložne promjeni spola pod utjecajem čimbenika okoline.

Humulus lupulus ($2n=20$) i *Humulus japonicus* ($2n=16$ i 17)

Uglavnom je hmelj diecijska biljka ali su poznati i monoecijski spolni genotipovi. Muški spolni tipovi (androecija) jako su pod utjecajem okoline, pa često stvaraju biseksualne cvjetove. Važnije za proizvodnju su samo ženske biljke, dok muške biljke isključivo služe u procesu oplemenjivanja, tj. stvaranja novih genotipova.

Ricinus communis ($2n=20$)

U principu, ovu kulturu karakterizira monoecija. Cvatovi (grozdovi) su s muškim i ženskim cvjetovima, ali su poznati i genetski kontrolirani ženski tipovi ricinusa, te različiti odnosi muških i ženskih cvjetova na istoj biljci. Ovo ovisi o čimbenicima okoline i stupnju ontogeneze.

Spinacia oleracea ($2n=12$)

Uglavnom je diecijska biljka, ali su oplemenjivanjem stvoreni i monoecijski genotipovi.

Zea mays ($2n=20$)

Primarno je kukuruz monoecijska kultura s posve odijeljenim inflorescencijama. Ipak, često se javljaju dvospolni cvjetovi na muškoj inflorescenci stvarajući pri tome nakon oplodnje normalno sjeme. Na vrhu grane metlice može se formirati potpuna ženska inflorescencija (klip) i normalno se oploditi. Postoje i genotipovi kod kojih se u ženskoj inflorescenci (na klipu) pored tučka razvijaju se i prašnici (dvospolni cvjetovi) ili klip završava muškim cvatom u obliku repa. Ova se pojava često javlja kod intergenus hibrida.

Autogamija i alogamija

Autogamija je način oprašivanja i oplodnja unutar istog cvijeta, dok je alogamija način oprašivanja i oplodnje jednog cvijeta s polenom nekog drugog

cvijeta. Gejtonogamiju karakterizira pojava oprašivanja i oplodnje ženskog dijela cvijeta polenom nekog drugog cvijeta iste biljke.

U genetskom smislu gejtonogamija je ekvivalent autogamiji, pogotovo u sjemenarstvu. Ksenogamija je tipičan slučaj alogamije, a karakterizira je oprašivanje i oplodnja između biljaka. ovaj način stranooplodnje može biti u nekim specifičnim situacijama genetski ekvivalentan autogamiji. Ovo vrijedi za ksenogamnu populaciju gdje su biljke klonalno potomstvo iste biljke ili su sve biljke po genetskoj strukturi jednaki homozigoti, npr. samooplodne (inbred) linije kukuruza. Mali broj vrsta su isključivo samooplodne. Tako npr. autogamne vrste, ovisno o kultivaru i uvjetima oplodnje, mogu imati i do 50% alogamije (pamuk).

Autogamnim vrstama u sjemenarstvu smatraju se kulture u kojih postotak stranooplodnje tijekom normalnih uvjeta proizvodnje ne prelazi 5%. Različiti mehanizmi pospešuju autogamiju, a najizrazitija je klejstogamija gdje se cvjetovi uopće ne otvaraju (ječam). Oplodnja se izvrši prije otvaranja cvijeta, a cvjetovi se, ovisno o genotipu, uglavnom često otvaraju. Ovdje postoji klejstogamija i hazmogamija. Tipična populacija autogamne vrste sastavljena je od homozigotnih biljaka, tj. ovo je smjesa homozigotnih linija, a rekombinacija gena u ovakvim populacijama vrlo je smanjena.

Parcijalno samooplodne biljke

Obično se izvode iz stranooplodnih vrsta oslabljivanjem sustava genetske inkompatibilnosti, preklapanje reproduktivnih ciklusa (u slučaju protandrije i protoginije) itd. Ako u ovim slučajevima, k tome, dođe do promjene okoliša tako da se smanji nazočnost polenizatora (naročito kukaca) i selekcijom (prirodnom ili umjetnom) se favoriziraju slabiji aleli inkompatibilnosti.

Također se može naći porijeklo iz samooplodnih vrsta pojavom parcijalne ili kompletne muške sterilnosti, ili zbog okolišnih uvjeta koji favoriziraju vremensko razdvajanje muške i ženske fertiliteti: ako u ovom slučaju selekcija favorizira heterozigotnost dođe će do pomaka prema parcijalnoj stranooplodnji.

Fryxell, 1957, cit. po Biffenntt, 1987. navodi da su od 1500 vrsta:

- stranooplodne 62 %,
- samooplodne 17 %,
- apomiktične 9 %,
- stranooplodne i samooplodne 10 %,
- stranooplodne i apomiktične 2 %,
- samooplodne i apomiktične 0.3 %
- stranooplodne, samooplodne i apomiktične 0.1 %.

Parcijalna stranooplodnja je više stranje nego svojstvo: pamuk je samooplodan u Sredozemlju, kao i rajčica, no postaju stranooplodni (parcijalno) ako ga se odnese i sije u Peru. Sve ovisi o povijesti kultiviranja i okolišnim uvjetima.

Polenizatori koji uzrokuju parcijalnu stranooplodnju su prije svega kukci (polenizacija vjetrom je čvrsto vezana za potpuno stranooplodnju.) Prijenos jedne stranooplodne vrste u novu okolinu gdje nema adekvatnih kukaca provocira

selektivni pritisak koji favorizira slabije alele inkompatibilnosti. Tretiranje insekticidima u modernom poljodjelstvu ima sličan efekt.

Vrste koje su parcijalno stranooplodne u gotovo svim uvjetima: bob, uljana repica, lupina, paprika, eukaliptus itd.

Posjećivanje kukaca ne implicira stranooplodnju: oplodnja se može desiti prije što se otvori cvijet, vrsta može biti apomiktična itd. Učestalost kukaca ne implicira stranooplodnju: ako su cvjetovi u različitim fazama razvoja na istoj individui, veća posjećenost kukcima može značiti više geitonogamije (oplodnja između različitih cvjetova istog individua) povećavajući proporciju samooplodnje. Drugi je primjer: u vrsta s jakim sustavom inkompatibilnosti, proporcija stranih križanja bit će vrlo visoka (do 100 %) i u slučaju kada je posjećenost kukcima niska.

Sve ovo navodi da se treba dobro upoznati biologija cvijeta vrste koju proučavamo.

Sustavi reprodukcije kod stranooplodnih biljaka

Kod biljnih vrsta stranooplodnja je mnogo uobičajenija od samooplodnje.

Najvažnija razlika između samo- i stranooplodnih vrsta je utjecaj samooplodnje odnosno stranooplodnje na genetsku strukturu populacija. Heterozigotnost je najvažnije svojstvo stranooplodnih vrsta i namjerna samooplodnja skoro uvijek rezultira smanjenjem vigora i drugim štetnim posljedicama.

Metode za osiguravanje stranooplodnje

Najefikasniji način za osiguravanje stranooplodnje nađen je kod dioecijskih vrsta kod kojih su muški i ženski cvjetovi na različitim individuama. No, ako nije pojačani nekim drugim mehanizmima to ne sprečava oplodnju među srođnicima ili ostale oblike samooplodnje npr. asparagus, hmelj, špinat, konoplja.

Kod monoecijskih vrsta muški i ženski cvjetovi se nalaze na istoj biljci, ali su odvojeni jedan od drugog, što smanjuje ali ne i sprečava mogućnost samooplodnje npr. kukuruz, lubenica, krastavac, bundeva.

Vrste gdje cvjetovi imaju oba spola su hermafroditne u tim slučajevima stranooplodnja se postiže ili se pospješuje na jedan ili više od slijedećih načina:

1. Kod protandrije antere dozrijevaju i polen se oslobađa prije nego što je njuška receptivna (npr. mrkva, repe, malina).

Kod protoginije je njuška receptivna prije nego što je polen zreo (npr. avokado, orah).

2. Tripping mehanizma znači da je njuška zaštićena membranom i ne postaje receptivna dok kukac ne ošteti membranu (npr. lucerna).

3. Somatoplastična sterilnost znači da je embrio koji je rezultat samooplodnje niske viabilnosti. Tako su favorizirani heterozigoti (npr. lucerna).

4. Samoinkompatibilnost znači da je samooplodnja spriječena fiziološkim preprekama koje kontroliraju specijalni S-gen, koje se uspostavljaju kada polen i njuška imaju identične S-gene.

Postoje različiti sustavi:

- gametofitska ili sporofitska kontrola polena
- jedan ili više lokusa
- jedna ili više serija alela
- S-aleli koji pokazuju dominantnost, neovisno djelovanje ili kompeticiju.

Samoinkompatibilnost je najvažniji mehanizam za sprečavanje samooplodnje.

5. Heterostilija znači da su vratovi tučka i prašnici različiti u duljini kod cvjetova različitih biljaka. Pin cvjetovi imaju dugačke vratove i kratke prašnike. Thrum cvjetovi imaju kratke vratove i dugačke prašnike. npr. heljda, jaglac (Darwin je naveo 38 vrsta s heterostilijom).

6. Muška sterilnost, razlikujemo dva tipa

- nukleusna muška sterilnost
- citoplazmatska muška sterilnost.

7. Kombinirana akcija više od jednog sustava, Lucerna, uz tripping mehanizam ima i somatoplastični a također ima i sustav samoinkompatibilnosti.

Polinacija vjetrom ili kukcima

Kod stranooplodnih vrsta polen se prenosi vjetrom ili kukcima. Cvjetovi koji se oprašuju vjetrom su rijetko osobiti. Često im nedostaju latice, nemaju nektara i ne mirišu. S druge strane često imaju velike paperjaste njuške, koje pomažu prihvaćanje polena koji leti po zraku.

Važna pitanja u svezi sa sustavima reprodukcije u oplemenjivanju i sjemenarstvu

1. Samooplodnja - stranooplodnja

2. Ako je kultura stranooplodna kako je jaka inbreeding depresija kada je samooplodnja nastupila.

Inbreeding je vrlo važna metoda u selekciji i fiksiranju dobrih genotipova kod stranooplodnih vrsta. No, njezina upotreba u razvoju kultivara ovisi o stupnju inbreeding depresije i o lakoći s kojom heterozigotnost i vigor mogu biti povraćeni.

3. Koliko spontane samooplodnje ima kod stranooplodne vrste ili koliko stranooplodnje kod samooplodnjaka?

4. Metoda polinacije - kukci ili vjetar?

Ako je kukcima, koji kukci i da li oni katkad vrše i samooplodnju"

5. Da li postoji sustav inkompatibilnosti i ako da, da li je riječ o gametofitskom ili sporofitskom sustavu, da li je riječ o sustavu s jednim ili dva lokusa?

6. Kako daleko može polen biti prenešen vjetrom?

O ovome ovisi razdaljina koja je potrebna između sjemenskih parcela da bi se spriječila kontaminacija. Ovo također utječe na proizvodnju komercijalnog hibridnog sjemena.

Nespolno razmnažanje

Aseksualna reprodukcija viših biljaka vrši se pomoću prirodnih ili umjetno

formiranih dijelova biljaka koji imaju kapacitet i sposobnost regeneracije. Regeneracija se obavlja kontinuiranom sukcesivnom mitozom.

Dijelovi biljaka koji omogućuju razmnožavanje mogu biti vezani za cvjetnu regiju ili neku drugu necvjetnu regiju biljke.

Nespolno razmnažanje izvan cvjetne regije

Propagule navedene regije mogu biti korijen, stabljika, list i sl. Ovi dijelovi biljke moraju imati pupove ili stanice koje mogu reproducirati kompletne biljke. U prirodi ima mnoštvo dijelova biljaka koji omogućavaju vegetativno razmnažanje pojedinih vrsta, npr. lukovice (*Allium* i *Narcissus* vrsta), rizomi (*Iris* i *Phragmites*), gomolji (krumpira), te mesnati korijen slatkog krumpira i sl. Za vegetativnu reprodukciju u sjemenarstvu koriste se prirodne i umjetne propagule. Najvažniji umjetni oblik aseksualne propagacije su kultura tkiva, upotreba reznica, cijepanje, kalemljenje i sl.

Nespolno razmnažavanje vezano za cvjetnu regiju

Apomiksis je tipičan oblik ove aseksualne propagacije. Prema ovom obliku, biljke mogu zaobići normalnu seksualnu reprodukciju pomoću agamospermije (putem produkcije partenogenih sjemenki) ili viviparije (umjetno normalnih cvjetova ili kao dodatak cvjetovima postoje posebne propagule).

Apomiksis - Amfiksis je nespolna tvorba sjemena ili agamospermija - tvorba sjemena bez oplodnje. razlikujemo:

1. Aposporiju - embrionalna vrećica iz nucleusa ili integumenata
2. Diplosporija - embrionalna vrećica iz arhesporija
3. Adventivna embrionija - nema embrionalne vrećice već direktno embrio.

Prepoznavanje apomiksisa

- potomstvo nalik na majku
- svo ili većina potomstva uniformno
- nema inbreeding depresije
- ograničena varijabilnost u F2
- polinacija nema efekta
- visoka fertilnost neparnih ploida
- veliki postotak twin seedlingsa (dvije biljke iz jednog sjemena)
- aneuploidija

Apospermija može rezultirati diploidnom partenogenezom koja se dijeli na: aposporiju (formiranje embrionalne vrećice iz stanica nucleusa ili integumenata), diplosporiju (gdje taj razvoj ima izvor u argeosporim stanicama) adventivnu embrioniju (gdje taj razvoj ide direktno iz stanica sporofita).

Apospermija uljučuje i haploidnu partenogenezu koja se dijeli na ginogenezu (razvoj haploidnog embrija iz jajne stanice) i androgenezu (razvoj haploidnog embrija iz mikrospora), što se češće događa kod species i genus hibridizacije.

Osim agamospermije, važnu ulogu ima viviparija. Specijalno stvorene propagule imaju sposobnost da reproduciraju diploidan sporofit majčinske biljke.

Viviparija je karakteristična za mnoge kultivirane vrste kao što su Agave, Allium, Poa spp. i sl.

LITERATURA

1. Biffen, R. H. 1987. The hybridization of barley. *J. Agr. Sci.* 11:183
2. Bombin, L.M. 1980. Seed legislation. Legislative Study No. 18 FAO, Rome
3. Boonman, J. G. 1971. General introduction and analysis of problems
4. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences*, 19:23-26
5. Copeland, L.O. 1976. Principles of Seed science and Tehnology, Burgess, Minneapolis
6. Crane, Eva and Walker Penelopa 1984. Pollination Directory for World Crops.
7. International Bee Research Association, London
8. Feistritzer, W.P. (ed.) 1975. Cereal Seed Technology FAO, Rome
9. Feistritzer, W. P. (ed.) 1978. Improved Seed Technology FAO, Rome
10. Feistritzer, W.P. (ed.) 1982. Technical Guidelines for Maize Seed Technology, FAO, Rome
11. George, R.A.T. 1985. Vegetable Seed Production, Longman, london
12. Jones, D.G. and Davies, D.R. (eds.) 1988. Temperate legumes: Physiology, Genetics and Nodulation. Pitmann Books Ltd. London
13. Kelly, A.F. and Boyd, M.M. 1966. The stability of cultivars of grasses environments. proceedings of the International Grassland Congress, Helsinki, Finland.