



УНИВЕРЗИТЕТ У БАЊОЈ ЛУЦИ
UNIVERSITY OF BANJA LUKA
ПОЉОПРИВРЕДНИ ФАКУЛТЕТ
FACULTY OF AGRICULTURE



MASTER RAD

HISTOCITOLOŠKA ANALIZA GRAĐE GENERATIVNIH
PUPOLJAKA VOĆAKA

Mentor:

Prof. dr Gordana Đurić

Student:

Anastasija Đurić, dipl. inž.

Banjaluka, 2025. godine



УНИВЕРЗИТЕТ У БАЊОЈ ЛУЦИ
UNIVERSITY OF BANJA LUKA
ПОЉОПРИВРЕДНИ ФАКУЛТЕТ
FACULTY OF AGRICULTURE



MASTER RAD

HISTOCITOLOŠKA ANALIZA GRAĐE GENERATIVNIH
PUPOLJAKA VOĆAKA

Mentor:

Prof. dr Gordana Đurić

Student:

Anastasija Đurić, dipl. inž.

Banjaluka, 2025. godine

Komisija za pregled, ocjenu i odbranu završnog - master rada

1. Dr Boris Pašalić, redovni profesor, Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Banjoj Luci, uža naučna oblast Hortikultura, predsjednik Komisije

2. Dr Gordana Đurić, redovni profesor, Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Banjoj Luci, uže naučne oblasti Hortikultura i Očuvanje genetičkih resursa, mentor – član

3. Dr Borut Bosančić, vanredni profesor, Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Banjoj Luci, uža naučna oblast Biometrika, član

ZAHVALNICA

Veliku zahvalnost želim da iskažem svim mojim profesorima, koji su me na putu obrazovanja, ali i odrastanja usmjeravali na pravi put.

Posebno želim da se zahvalim profesorici Gordani Đurić, mom dugogodišnjem mentoru, na nesebičnom davanju savjeta, prenošenju znanja i iskustva, davanju podrške i ohrabrenja. Hvala profesorici što je u meni prepoznala potencijal i što mi je bila motivacija i kad ja sama posustanem.

Veliku zahvalnost dugujem i profesoru Nikoli Mićiću, jer da nije bilo njega, nikad se ne bi ni rodila ljubav prema histologiji, zahvaljujući njemu i radu u Laboratoriji za histologiju i citogenetiku kao i profesorici uspješno sam savladala ovu metodu, na osnovu koje je i nastao master rad.

Zahvalnost dugujem i Neveni Savanović - Neni, laborantici, na izuzetno stručnom i pedantnom radu, na svim savjetima i sugestijama, kako o laboratorijskim tehnikama, tako i o životu, ali i o cvijeću.

Zahvalnost za pomoć pri dobijanju rezultata za master rad dugujem i kolegi, Srđanu Lakiću, dipl. inž.

Zahvalnost dugujem i svim mojim kolegama i prijateljima na ogromnom razumijevanju, a naročito mojoj kumi Danijeli, hvala ti što si mi snaga.

Zahvalnost dugujem i mojoj teta Neni Rodić, koja me je još od osnovne škole podučavala glumi, a koja me u stvari uvijek učila životu.

Ipak najveću zahvalnost dugujem mojoj porodici, a posebno mojoj majci, ona me je naučila da čitam i sve što sam ja danas, to je zahvaljujući njoj. Mama hvala ti što si uvijek moj vjetar u leđa, što nijednog trenutka nisi izgubila vjeru u mene i što si me cijeli život od svega pokušavala zaštititi i sačuvati. Nadam se da ću ti se nekad uspjeti odužiti.

Zahvalnost dugujem i mom bratu Arsenu, za neograničeno strpljenje i tolerantnost, ali i svemirsku ljubav. Ovaj master rad posvećujem njima.

Tata, moja zvijezdo vodiljo, znam da si ponosan i znam da nas ti i baka uvijek čuvate, sve bi bilo mnogo lakše da ste ovdje...

Najvažnija stvar koju sam naučila kroz školovanje, ali i život je da vjerujem procesu, da se do cilja stiže polako, malim, ali hrabrim koracima.

Sažetak:

Predmet ovog rada obuhvata histocitološku analizu građe generativnih pupoljaka kod šest vrsta voćaka: maline, kupine, ribizle, borovnice, lijeske i smokve.

Cilj istraživanja bio je da se pomoću trajnih parafinskih presjeka, odnosno upotrebom standardizovane parafinske metode i svjetlosne mikroskopije, utvrdi stepen diferencijacije i morfološke specifičnosti pupoljaka u fazi zimskog i ekološkog mirovanja. Utvrđeno je da su pupoljci kod različitih vrsta voćaka histološki i morfološki različiti, što direktno utiče na njihov reproduktivni potencijal. Rezultati podrazumijevaju prisustvo ili odsustvo vegetacionih kupa, razvoj floralnog meristema, i specifične organizacije cvasti.

Kod maline i kupine zabilježena je serijalna organizacija mješovitih pupoljaka bez vegetacionih kupa, dok borovnica ima čisto cvjetne pupoljke sa visokim stepenom diferencijacije.

Pupoljci ribizle, smokve i lijeske pokazuju složenu građu mješovitih pupoljaka sa jasno diferenciranim primordijama listova, cvasti i cvjetova u različitim fazama razvoja. Dodatno je ispitana i dugoročna stabilnost parafinskih blokova starih 25 godina, koji su se pokazali pogodnim za kvalitetne histološke analize, što podrazumijeva dugoročnu upotrebljivost.

Dobijeni rezultati imaju značajnu primjenu u procjeni rodnog potencijala, izboru sorti i planiranju agrotehničkih mjera u voćarskoj proizvodnji.

Ključne riječi:

generativni pupoljci, histocitologija, voćke, mješoviti pupoljci, parafinska tehnika, zimsko mirovanje, reproduktivni potencijal.

Naučna oblast master rada prema CERIF šifarniku:

Hortikultura, voćarstvo

581.5. Histologija biljaka. Biljno tkivo.

Abstract

This study focuses on the histocytological analysis of the structure of generative buds in six fruit species: raspberry, blackberry, currant, blueberry, hazelnut, and fig.

The aim of the research was to determine the degree of tissue differentiation and morphological specificity of buds during winter and ecological dormancy using permanent paraffin sections, i.e., through the application of a standardized paraffin embedding method and light microscopy.

The results showed that the buds of different fruit species vary histologically and morphologically, which directly affects their reproductive potential.

The findings include the presence or absence of vegetative cones, the development of floral meristems, and specific organization of inflorescences.

In raspberry and blackberry, a serial arrangement of mixed buds without vegetative cones was observed, while blueberry exhibits purely floral buds with a high level of differentiation.

The buds of currant, fig, and hazelnut display complex structures of mixed buds with clearly differentiated primordia of leaves, inflorescences, and flowers at various developmental stages.

Additionally, the long-term stability of 25-year-old paraffin blocks was tested, confirming their suitability for high-quality histological analysis and long-term usability.

The results have practical applications in assessing fruit-bearing potential, selecting cultivars, and planning agrotechnical measures in fruit production.

Keywords:

generative buds, histocytology, fruit species, mixed buds, paraffin technique, winter dormancy, reproductive potential.

Scientific field of the master's thesis according to the CERIF classification:

Horticulture, Pomology

581.5. Plant Histology. Plant Tissue

Sadržaj:

1. UVOD.....	1
2. CILJ RADA.....	2
3. PREGLED LITERATURE.....	3
3.1. Morfologija voćaka.....	3
3.2. Tačke rasta na nadzemnom sistemu voćaka.....	3
3.3. Klimatske promjene i voćarstvo.....	7
3.4. Godišnji ciklus voćaka.....	8
3.5. Organogeneza voćaka.....	10
4. MATERIJAL I METODE RADA.....	12
5. REZULTATI ISTRAŽIVANJA I DISKUSIJA.....	15
5.1. Histološke analize zimskih pupoljaka maline (<i>Rubus idaeus</i> L.).....	15
5.2. Histološke analize zimskih pupoljaka kupine (<i>Rubus fruticosus</i> L.).....	19
5.3. Histološke analize zimskih pupoljaka crne ribizle (<i>Ribes nigrum</i> L.).....	24
5.4. Histološke analize zimskih pupoljaka sjeverne – američke borovnice (<i>Vaccinium corymbosum</i> L.).....	26
5.5. Histološke analize zimskih pupoljaka gajene lijeske (<i>Corylus avellana</i> L.).....	27
5.6. Histološke analize zimskih pupoljaka smokve (<i>Ficus carica</i> var. <i>Sativa</i> L.).....	29
6. ZAKLJUČCI.....	32
7. SPISAK LITERATURE.....	35

1. UVOD

Generativni pupoljci predstavljaju osnovne reproduktivne strukture viših biljaka i od presudnog su značaja za njihov životni ciklus, kao i za poljoprivrednu praksu. Razumijevanje histocitološke građe ovih pupoljaka od velikog je značaja, za potrebe kontrole plodonošenja, kao i u selekciji i kontroli kvaliteta sadnog materijala.

Poznavanje unutrašnje strukture generativnih pupoljaka omogućava preciznu procjenu njihovog stepena diferencijacije, što je ključno za predviđanje njihove sposobnosti da formiraju cvjetove, odnosno plodove. Step en diferencijacije varira u zavisnosti od vrste, starosti pupoljka i faze razvoja u kojoj se on nalazi. Rano prepoznavanje ovih faza ima direktnu primjenu u vrijeme rezidbe, kalemljenja i drugih agrotehničkih mjera.

Važno je razlikovati vršne i bočne pupoljke. Vršni pupoljci u zavisnosti od voćne vrste su vegetativni ili generativni. Generativni pupoljci mogu biti čisto cvijetni i mješoviti. Mješoviti pupoljci imaju vegetativne i generativne elemente. Ova razlika nije samo morfološka, već i histocitološka, jer različiti tipovi tkiva i stepen njihove organizacije ukazuju na razvojni potencijal i fiziološku ulogu pupoljka. U voćarstvu, razlikovanje ovih pupoljaka je ključno za tačno određivanje rodnog potencijala biljke.

Istraživanja histocitološke građe generativnih pupoljaka pružaju uvid u dinamiku ćelijske diferencijacije, procese formiranja meristemskih zona i specifične karakteristike reproduktivnih tkiva. Ova saznanja su važna i u kontekstu klimatskih promjena, jer određeni ekološki faktori mogu uticati na razvoj ili oštećenje pupoljaka, što ima direktne posljedice po prinos i kvalitet plodova. Histocitološko proučavanje generativnih pupoljaka omogućava dublje razumijevanje biljne reprodukcije i bolje planiranje agrotehničkih mjera, kao i unapređenje proizvodnje u različitim sektorima biljne proizvodnje.

2. CILJ RADA

Osnovni cilj ovog master rada je detaljna histocitološka analiza generativnih pupoljaka kod šest vrsta voćaka (ribizla, kupina, malina, lijeska, smokva, borovnica) u zimskom i ekološkom mirovanju analizom trajnih parafinskih presjeka. Cilj rada je i savladavanje laboratorijske tehnike trajnih histoloških preparata za svjetlosnu mikroskopiju - parafinska tehnika, od strane studenta.

Značaj poznavanja metoda histocitološke analize građe pupoljaka važan je zbog ocjene rodnog potencijala voćaka. Razumijevanje strukture i razvoja pupoljaka na ćelijskom i tkivnom nivou (histocitološki metodi) je važno za: ranu procjenu rodosti voćaka, odnosno sposobnost pupoljaka da se kasnije razvijaju u plodove; za identifikaciju tipova pupoljaka da li su vegetativni ili generativni; za praćenje stadijuma razvoja pupoljaka u različitim vremenskim periodima, što pomaže u određivanju kada je rodni potencijal najviši.

Histocitološke analize (mikroskopski pregled tkiva i ćelija pupoljaka) omogućavaju precizno predviđanje budućeg roda. To je važno za naučnike, proizvođače i stručnjake u oblasti voćarstva kako bi optimizovali prinos i izabrali najperspektivnije sorte i uslove gajenja. Ove metode su veoma korisne za analizu, jer se koriste trajni preparati, koji se mogu čuvati dugi niz godina, na osnovu kojih se mogu formirati i biblioteke histocitoloških preparata. Dalja istraživanja mogu podrazumijevati i poređenje između preparata različitih starosti, poređenje da li to utiče na sam kvalitet uzoraka ali i potencijalnu analizu promjena izazvanih promjenom vanjskih uslova, kao što su klimatske promjene.

3. PREGLED LITERATURE

3.1. Morfologija voćaka

Morfologija voćaka se posmatra kao jezik kojim voćke govore o sebi, o uslovima života kao i o primjenjenim agro i pomotehničkim mjerama u sistemima gajenja. Bez odgovarajućeg poznavanja morfologije nije moguće baviti se ni biološkim ni fiziološkim istraživanjima u voćarstvu. Morfologija voćaka se u širem smislu definiše kao unutrašnja građa, razvojni procesi i spoljašnji oblik na svim nivoima organizacije - od ćelijskog i histološkog, do nivoa cjelovitog organizma, odnosno habitusa (Mičić i sar., 2024).

Opšteprihvaćena definicija voćaka je da su voćke višegodišnje biljke, čiji se plodovi konzumiraju u svježem stanju. Na sve vrste voćaka odnosi se tvrdnja da su višegodišnje i polikarpne, odnosno da plodonose više puta tokom životnog ciklusa, iz vegetacije u vegetaciju. Važno je imati znanje o histocitološkoj i anatomskoj strukturi svih organa, jer se na ovaj način mogu sagledati i genotipske specifičnosti, kao i odgovori voćaka na uslove staništa i primjenjenu agro i pomotehniku.

3.2. Tačke rasta na nadzemnom sistemu voćaka

Kod voćaka, kao višegodišnjih biljaka, prema trajnosti razlikuju se trajni i privremeni organi. Privremeni organi obuhvataju organe ishrane (list i usisavajuće korijenje) kao i reproduktivne organe (cvijet, plod i sjeme). Trajnim organima smatraju se stablo i provodni dio korijena.

Pojam pupoljak, prema botaničkoj literaturi, smatra se tačkom rasta (Tatić i Petković, 1998, cit. Lučić i sar., 1996). Ukoliko tačke rasta vode porijeklo iz vegetacionih kupa tada se nazivaju normalne tačke rasta, a ako se formiraju dediferencijacijom parenhimskih ćelija u meristematske, tada se radi o prigodnim ili adventivnim tačkama rasta (Mičić i sar., 2022). Normalne tačke rasta nastaju diferencijacijom vegetacionih kupa i tada se formiraju: zimski pupoljci, ljetni pupoljci i rezervne tačke rasta (Lučić i sar., 1996).

Zimski pupoljci Predstavljaju normalne tačke rasta i nalaze se u periodu mirovanja na novoformiranim prirastima stabla. U jednom vegetacionom periodu se formiraju, a najčešće se razvijaju u sljedećem vegetacionom periodu, nakon završetka ekološkog mirovanja. Na osnovu toga koji organi se mogu razviti iz ovih pupoljaka dijele se na vegetativne, koji daju nove vegetativne priraste, i generativne pupoljke, odnosno rodne pupoljke koji mogu biti cvijetni i

mješoviti. Cvijetni pupoljci daju samo cvijet ili cvast, a mješoviti daju cvijet ili cvast i vegetativne priraste. Zimski pupoljci voćaka daju nove priraste stabla koji služe kao produžeci rasta, što je jedna od morfo - fizioloških odrednica ove grupe biljaka.

Ljetni pupoljci Predstavljaju normalne tačke rasta, formiraju se i razvijaju u istoj vegetaciji, na ovogodišnjim prirastima, te se nazivaju i prijevremenim prirastima ili ljetnim mladicama. Uglavnom su vegetativni.

Rezervne tačke rasta Predstavljaju nediferencirane vegetacione kupe, u njih spadaju spavajući pupoljci, stipularni pupoljci (suočice) i sferoblasti. **Spavajući pupoljci** nastaju tako što se na voćki ne razviju svi zimski pupoljci, odnosno oni ostaju uspavani. Nalaze se uglavnom u bazi ljetorasta (Mičić i sar., 2012). Vegetaciona kupa ovih pupoljaka se adaptivno pomjera prema periferiji u skladu sa sekundarnim porastom grane, održavajući svoj položaj u aktivnoj zoni tkiva. Zadržavaju svoju vitalnost 10 - 15 godina, duža je kod jabučastih nego kod koštičavih voćaka. Aktiviraju se samo u posebnim uslovima, ukoliko biljka doživi jak stres, a to se može postići jakim rezidbom, narušavanjem korelacije između nadzemnog i podzemnog sistema voćke, pomotehničkim zahvatima. Ukoliko dođe do oštećenja normalnog zimskog pupoljka, zbog posljedice mehaničke povrede ili izmrzavanja, aktiviraju se **stipularni pupoljci (suočice)**, koji se formiraju na nodusima u pazusima listova. Oni u odnosu na normalne zimske pupoljke imaju bočne položaje. **Sferoblasti** se nalaze u bazi ljetorasta i mogu da se aktiviraju kod nekih voćnih vrsta, najčešće jabučastih voćaka u određenim uslovima, ukoliko dođe do oštećenja ostalih tačaka rasta (Lučić i sar., 1996).

Adventivne (prigodne) tačke rasta Nastaju dediferencijacijom ćelija trajnog tkiva parenhima, najčešće felogena. Najčešće se javljaju na mjestima oštećenja nadzemnog sistema i korijena, ili zbog nekih poremećenih funkcija. Mogu se javiti nakon jake rezidbe, u cilju podmlađivanja stabla. Mogu se pojaviti i na najstarijim dijelovima stabla. Ako se pojave na stablu, prirasti nastali iz njih nazivaju se izbojci, a ako se pojave na korijenu, prirasti iz njih se nazivaju korijenovi izdanci. Vrlo su bujni, sa krupnim listovima. Isključivo su vegetativnog karaktera (Mičić i sar., 2022).

Vegetativni pupoljci Građeni su od vegetacione kupe pri čijoj osnovi se nalazi veći broj lisnih primordija, zaštićenih ljuspastim listićima. Od više faktora, od kojih važnu ulogu igra i njihov položaj na ljetorastu, zavisi da li će se iz njih razviti mladar ili lisna rozeta, odnosno duži ili kraći prirast.

Generativni pupoljci Mogu se podijeliti na dvije osnovne kategorije, i to na cvijetne i mješovite pupoljke (Tarasov, 1985, cit. Mičić, 1992). Značajno se razlikuju kod voćnih vrsta prema građi, odnosno zastupljenosti primordija generativnih i vegetativnih organa, kao i njihovom stepenu diferenciranosti i rasporedu na konusu porasta (Prica, 1962; Kuperman, 1986; Jackson and Sweet, 1972; Glimeroth, 1983, cit. Mičić i sar., 1987) Svi generativni pupoljci, odnosno kasnije sve rodne grančice, nemaju isti rodni potencijal i nemaju isti značaj za kontrolu plodonošenja. Generativni pupoljci određuju način plodonošenja, ali i genotipski uslovljene pomotehnike kojom se uspostavlja odnos između rasta i rodnosti.

Cvijetni pupoljci Podrazumijevaju generativne pupoljke kod kojih su diferencirane primordije cvjetova, bez začetaka listova i vegetacionih kupa (Mičić, 1992). Zastupljeni su kod svih vrsta voćaka iz roda *Prunus* (koštičavih), nalaze se bočno na rodnoj grančici, ili u kolateralnom rasporedu, a vršni pupoljak na rodnim grančicama je vegetativni (Mičić, 1992). Ukoliko se pri vrhu prirasta nalaze kolateralni pupoljci, središnji je uvijek vegetativni. Rast rodnih grančica se nastavlja vršnim pupoljkom. Kako se iz cvijetnih pupoljaka razvijaju samo cvjetovi odnosno po oplodnji plodovi, na njihovom mjestu ostaju samo ožiljci od otpalih plodova ili neoplođenih cvjetova te usljed toga dolazi do ogolijevanja rodnog drveta, koje plodonošenjem daje rodni čvor kao kategoriju starog rodnog drveta.

Mješoviti pupoljci Predstavljaju generativne pupoljke na kojima se nalaze začeci generativnih i vegetativnih organa (Mičić, 1989). Kod različitih voćnih vrsta stepen diferencijacije je veoma različit u periodu mirovanja. Potpuno diferencirani začeci cvjetova i vegetativnih organa mogu da bude kod jabuke, kruške, ribizle, djelimično diferencirani mogu da bude kod lijeske, ili samo kao inicijalna tkiva za diferencijaciju generativnih i vegetativnih organa, kao kod smokve (Mičić, 1992). Osim toga, razlikuju se i prema položaju generativnih elemenata na konusu porasta, pa se na tom osnovu mogu podijeliti u dvije grupe: mješoviti pupoljci sa začecima cvjetova diferenciranim na vrhu konusa porasta i mješoviti pupoljci sa začecima cvjetova diferenciranim bočno na konusu porasta.

Mješoviti pupoljci sa začecima cvjetova diferenciranim na vrhu konusa porasta Kod ovih pupoljaka začeci listova i vegetacione kupe nalaze se bočno u bazi konusa porasta pupoljka, a začeci cvjetova ili cvasti diferenciraju se na vrhu konusa porasta, u pazuhu brakteja ili u pazuhu pravih listova. Iz ovih pupoljaka razvijaju se fruktifikacioni (plodonosni) prirasti. Zbog položaja generativnih elemenata na vrhu konusa porasta, dolazi do prekida rasta fruktifikacionih prirasta vrhom, i oni nastavljaju da rastu grananjem iz vegetacionih tačaka koje se takođe diferenciraju u

ovim mješovitim pupoljcima. Na ovaj način se stvaraju pršljenaste rodne grančice, koje predstavljaju kategoriju starog rodnog drveta. Ovakvi pupoljci se sreću kod jabuke, dunje, mušmule, oskoruše, nara, oraha i kod citrusa (Vujanić-Varga i Grbić, 1976; Isaeva, 1977; cit. Mičić i sar., 1987; Mičić, 1991; Mičić i Kurtović, 1987; Mičić i sar., 1990). Plodonosni prirasti koji se razvijaju iz ovih mješovitih pupoljaka razlikuju se prema dužini internodija i mogu se podijeliti na plodonosne lisne rozete i plodonosne mladare. **Plodonosne lisne rozete** imaju iste karakteristike kao i obične lisne rozete, ali na svom vrhu nose cvasti. Fruktifikacioni prirasti u vidu plodonosne lisne rozete razvijaju se iz mješovitih pupoljaka kod ribizle, kruške i jabuke (Mičić i sar., 1987; Đurić i Mičić, 1988; Mičić i sar., 1990;). Ove voćne vrste cvjetaju ranije od svih drugih voćnih vrsta koje imaju mješovite generativne pupoljke. Po opadanju listova, na vrhu se nalazi ožiljak od plodova ili cvasti koji se naziva rodni kolač (Mičić, 1992). **Plodonosni mladari**, imaju iste karakteristike kao i obični vegetativni prirasti, ali na svom vrhu nose cvjetove ili cvasti, a po oplodnji plodove. Razvijaju se kod dunje, mušmule, oskoruše, nara, citrusa i iz ženskih cvjetova lijeske i oraha. Ove pupoljke imaju one voćne vrste koje prvo listaju, a zatim cvjetaju, osim lijeske koja ispoljava određene razlike u prvim fazama razvoja, ali se u daljem toku rasta i razvoja ponaša identično (Šćepoček et al., 1969, cit. Mičić i Kurtović, 1987). Ovdje spadaju i svi zimski pupoljci nadzemnih prirasta (pseudo-stabla) maline i kupine, ali i mješoviti pupoljci bokornica jagode (Kolesnikov, 1968, cit. Đurić i sar., 1987; Mičić i sar., 1988; Malcolm, 1980, cit. Mičić i Đurić, 1989). Ovi prirasti krajem vegetacionog perioda odumiru i suše se.

Mješoviti pupoljci sa začecima cvjetova diferenciranim bočno na konusu porasta Začeci cvjetova ili cvasti diferencirani su bočno na konusu porasta u pazusima primordija normalnih listova. Pupiljci se nalaze na vršnom dijelu prirasta i mogu biti vegetativni ili mješoviti. Na prirastima gdje su diferencirani cvjetovi ili cvasti, po plodonošenju i opadanju dolazi do njihovog ogolijevanja. Posljedica ovoga je nakon višegodišnjeg rasta, formiranje rodni čvorova, koji predstavljaju kategoriju starog rodnog drveta (Mičić, 1992). Ovakve pupoljke imaju: kesten, kaki, smokva, aktinidija, a u ovu kategoriju mogu se svrstati i okca vinove loze (Mičić i sar., 1989; Mičić, 1991).

Pseudomješoviti pupoljci U njima su diferencirane primordije cvjetova i cvasti na osovini fruktifikacionog prirasta, sa primordijima listova, ali bez vegetacione kupe. Organi razvijeni iz ovih pupoljaka nakon plodonošenja suše se i odbacuju sa habitusa (Mičić i sar., 2024).

Podjela pupoljaka prema položaju na ljetorastu

Prema položaju, pupoljci mogu biti **vršni (terminalni)** i **bočni (lateralni)**. Vršni pupoljak je uvijek više razvijen od bočnih. Prema rasporedu, pupoljci mogu biti pojedinačni ili grupni, pri čemu se na jednom nodusu mogu nalaziti dva ili tri pupoljka.

Grupni pupoljci mogu biti kolateralni (jedan pored drugog kod koštičavih voćaka) ili serijalni (jedan ispod drugog kod oraha i maline) (Lučić i sar., 1996).

3.3. Klimatske promjene i voćarstvo

Za proizvodnju voćarskih kultura velike prepreke predstavljaju klimatske promjene koje se sve češće dešavaju i utiču na skraćen period niskih temperatura potreban za fiziološko mirovanje, smanjenu dostupnost oprašivača i povećan broj štetočina, posebno u uslovima monokultura. Sve sorte u okviru vrste razvijaju veći broj cvjetova, nego što će biti zametnuto i u najboljim uslovima gajenja. Ovo treba imati u vidu, kada dođe do oštećenja od niskih temperatura, u periodu cvjetanja (Đurić i sar., 1995). Klimatske promjene i poljoprivreda su međusobno povezani na više načina, jer su klimatske promjene glavni uzrok abiotičkih i biotičkih stresova koji štetno utiču na poljoprivredu (Chawla R. et al., 2021). Većina usjeva je osjetljiva na visoke temperature, sušu, poplave i izmrzavanje tokom kritičnih razvojnih faza. Ostali uticaji na usjeve su indirektni, preko uticaja na procese u zemljištu, dinamiku hranljivih materija i štetočine (Motha, Raymond P., 2011). U pupoljcima se tokom perioda mirovanja dešavaju brojne fiziološke promjene, do cvjetanja u proljeće. Nepovoljni uslovi (npr. jaka hladnoća, suša i dr.) mogu izazvati produženo mirovanje, odnosno eko-dormantnost (Salama, A.-M. et al., 2021). Kako navode (Lučić i sar., 1996) najosjetljiviji na klimatske uslove su tek oplođeni cvjetovi, a od dijelova cvijeta na mraz je najosjetljivija jajna ćelija. Ukoliko dođe do poremećaja u diferencijaciji generativnih pupoljaka, to može da ima za posljedicu abortirane i atrofirane plodove, koji prerano otpadaju. Kod pupoljaka kod kojih je narušen stepen diferencijacije, odnosno kod kojih dolazi do prekida diferencijacije u određenim etapama organogeneze, pred mirovanje, dolazi do abortiranja. Ovakvi pupoljci lagano zaostaju u porastu, to je jedina vizuelna razlika, a u narednoj vegetaciji dolazi do njihovog otpadanja. Zbog ovoga se često stiče pogrešna slika da je više pupoljaka stradalo od niskih temperatura, prilikom zimskog mirovanja. Primjenom agrotehnike na adekvatan način može da se smanji broj abortiranih pupoljaka (Mičić i Čmelik, 1988). Da bi voćarska proizvodnja bila uspješna u određenim ekološkim uslovima, može se ostvariti na osnovu poznavanja bioloških karakteristika rasta i razvoja, kao i ekoloških faktora (Prica, 1981, cit. Mičić i Kurtović, 1987).

3.4. Godišnji ciklus voćaka

Mali životni ciklus

Kada je u pitanju filogenetski razvoj, voćne vrste su prilagodile intenzitet životnih funkcija klimatskim uslovima i u svoju genetičku konstituciju ugradile prilagođenost sezonskim promjenama meteoroloških faktora u toku jedne godine. Kakvi god klimatski uslovi bili u pitanju, postoje periodi za aktivnu vegetaciju i periodi u kojima su manje povoljni uslovi. Ovi periodi su najbolje manifestovani kod listopadnih voćnih vrsta koje se nalaze u umjereno - kontinentalnim klimatskim uslovima. Kod njih se vidi jasan prelaz između perioda vegetacije i perioda mirovanja (Lučić i sar., 1996).

Godišnji ciklus voćaka je podijeljen u četiri perioda (etape) i to: vegetaciju, prelazak iz vegetacije u mirovanje - kaljenje; mirovanje i prelazak iz mirovanja u vegetaciju - raskaljivanje (Lučić i sar., 1996).

U periodu **vegetacije** voćka izgrađuje privremene i trajne organe što se ogleda skrivenim i vidnim promjenama na voćki. Ovi periodi predstavljaju kontinuitet fizioloških procesa i usko su povezani. Vidne promjene na nadzemnom sistemu ispoljavaju se razvojem pupoljaka i stvaranjem privremenih i trajnih organa lista, cvijeta, ploda, mladara. Ove promjene se nazivaju **fenofazama**. Što se tiče vidnih promjena u podzemnom sistemu one se manifestuju u intenzitetu rasta aktivnog korijena. Kada je riječ o skrivenim promjenama one se dešavaju kroz promjene meristematskog tkiva u vegetacionim kupama pupoljaka koji se izgrađuju u pazusima listova mladara kroz procese sekundarnog debljanja krošnje i debla i kroz promet hranljivih materija što se isto dešava i u podzemnom sistemu. Veliki problemi mogu nastati ukoliko kao posljedica klimatskih uslova budu narušeni fiziološki procesi u jednom od perioda, što onda može dovesti do poremećaja u životu voćke. Ovi periodi različito traju kod voćnih vrsta i sorti, ali zavise dosta od ekoloških uslova kao i klimatskih područja.

Da bi vegetacija počela da se odvija potrebne su određene sume pozitivnih temperatura. Za neke voćne vrste početak vegetacije se dešava pri manjim sumama pozitivnih temperatura kao što su lijeska i badem, a neke zahtijevaju veću temperaturnu sumu. Obično početak vegetacije za većinu voćnih vrsta se dešava kada srednje dnevne temperature ne padaju ispod 5°C. U našim uslovima vegetacija traje 5-8 mjeseci (Lučić i sar., 1996).

Rast i razvoj generativnih organa

Vidne promjene u rastu i razvoju generativnih organa manifestuju se buđenjem pupoljaka. Buđenje je uslovljeno vrstom, sortom i podlogom, ostvaruje se pod uticajem procesa raskaljivanja, nakon završenog perioda mirovanja.

Trajanje ove fenofaze se odvija brže ili sporije, a to zavisi od temperaturnih uslova, odnosno pri višim temperaturama se odvija brže, što znači da može nekad da traje i jako kratko 24-48 sati. Ovaj proces nakon što počne, ne može se zaustaviti, može mu se samo mijenjati dinamika. Otvaranje generativnih pupoljaka počinje razmicanjem ljuspastih listića i ostvaruje se kroz određene fenofaze.

Važno je poznavati redosljed i trajanje fenofaza zbog vremena primjene agrotehničkih mjera kao što su đubrenje, navodnjavanje, momenat berbe, zaštita od bolesti i štetočina (Baggiolini, 1980; Fleckinger, 1980, cit. Lučić i sar., 1996). Redosljed fenofaza je specifičan za određenu vrstu. Sve fenofaze su vremenski ograničene, imaju početak, najjače ispoljavanje i završetak fenofaze.

Prelazak voćke iz vegetaciju u mirovanje naziva se **kaljenje** i predstavlja period kada se voćka priprema za period koji je nepovoljan za rast i razvoj. Kaljenje podrazumjeva biohemijske procese usmjerene u pravcu sinteze zaštitnih materija i povećanja otpornosti tkiva voćaka prema niskim temperaturama.

U kontinentalnim uslovima period **mirovanja** traje duže nego u toplijem klimatu. Javlja se kod listopadnih voćaka da bi se prevazišli nepovoljni uslovi životne sredine (npr. vremenski uslovi) tokom zime (Salama, A.-M. et al., 2021). U toku mirovanja voćaka neke funkcije imaju smanjen intenzitet kao što su disanje, transpiracija, sinteza organskih materija, a neke se potpuno obustavljaju kao što su rast i fotosinteza. Kod kontinentalnih voćaka za period mirovanja potrebne su određene sume niskih temperatura, odnosno dovoljan vremenski period izloženosti voćke niskim temperaturama. Kao fiziološka potreba kod različitih voćnih vrsta ovaj period traje od 15 do 60 dana. Kod nas u kontinentalnim uslovima tokom zime ovaj period uvijek traje duže, nego što su fiziološke potrebe, voćke su primorane da miruju i to se naziva prinudno mirovanje.

Generativni pupoljci kontinentalnih voćaka su dominantno zimski pupoljci koji prolaze kroz period fiziološkog mirovanja ili dormantnosti. Trajanje perioda dormantnosti uslovljeno je genotipskim specifičnostima vrste, a ponekad postoje i razlike između sorti. Period dormantnosti je ključan za normalan razvoj cvjetova i cvjetanja, od formiranja muškog i ženskog gametofita, do zametanja i razvoja plodova.

Poslije perioda mirovanja voćka prelazi u vegetaciju i ovaj period naziva se **raskaljivanje**, odnosno dešavaju se fiziološki procesi koji voćku pripremaju za nove vegetativne aktivnosti.

3.5. Organogeneza voćaka

Ciklus organogeneze definiše se kao morfološko oblikovanje procesa rasta i razvoja na nivou tkiva, organa i habitusa (Mičić i Đurić, 1990). Svi privremeni i trajni organi voćke se izgrađuju dijeljenjem ćelija meristematskog tkiva vegetacione kupe (povećanjem njihovog broja kao vidom rasta) i njihovim rastom i diferencijacijom. Rastenje podrazumijeva ireverzibilno povećanje veličine ili sadržaja, a diferencijacija kvalitativnu promjenu oblika, odnosno funkcije. Redosljed u formiranju i razvoju organa naziva se ciklus organogeneze. Tok organogeneze generativnih pupoljaka različitih vrsta i sorti voćaka odvija se istim redosljedom. Step en diferencijacije na cvjetnim pupoljcima je različit i uslovljen velikim brojem različitih faktora, teško ih je pojedinačno posmatrati, jer djeluju kao kompleks (Štampar, 1966; Prica, 1981, cit. Lučić i sar., 1996). Ovo predstavlja osnovu za definisanje postupaka i procedura u biološkoj kontroli rasta i razvoja, kao i osnovu za definisanje i razumijevanje određenih tretmana u cilju mogućeg uticaja na tok ovih procesa.

Ciklus organogeneze viših biljaka podijeljen je na 12 etapa sa određenim brojem podetapa a podjela ovog ciklusa na 12 etapa sa podetapama je specifična za različite voćne vrste (Mičić, 1993, 1994).

Prve dvije etape podrazumijevaju razvoj vegetativnih organa, dok preostalih deset podrazumijevaju razvoj generativnih organa (Mičić i Đurić, 1995). U nastavku je dat pregled faza organogeneze (Mičić, 1995):

I etapa - formiranje novih nediferenciranih vegetacionih kupa stabla i sjemena;

II etapa - formiranje, diferencijacija, rast i razvoj vegetacionih organa stabla;

III etapa - promjena karaktera meristema, prelazak iz vegetativne u generativnu fazu diferencijacije, početak diferencijacije generativnih pupoljaka, karakterišu je dvije podetape:

a) faza promjene karaktera meristema od vegetativne u generativnu fazu diferencijacije, proces prelaska vegetacione kupe u meristematski vrh generativnog pupoljka

b) faza početka morfoloških promjena na meristematskom vrhu generativnog pupoljka

IV etapa - diferencijacija osovina cvjetova - cvasti;

V etapa - diferencijacija začetaka osovina cvijeta, ova etapa se odvija kroz sljedeće podetape:

- ✓ diferencijacija tkiva cvjetne lože,
- ✓ formiranje primodija čašičnih listića,
- ✓ formiranje primodija kruničnih listića,
- ✓ formiranje primodija antera,
- ✓ formiranje primodija karpela,
- ✓ rast i razvoj formiranih primodija cvijeta do postizanja odgovarajućeg stepena diferenciranosti neophodnog za normalan prolazak perioda mirovanja.

Ova etapa je posebno važna, jer većina kontinentalnih voćaka u njoj prolazi kroz period mirovanja.

VI etapa - diferencijacija tkiva antere, muškog arhesporijalnog tkiva i proces mikrosporogeneze;

VII etapa - diferencijacija sjemenih zametaka, ženskog arhesporijalnog tkiva i proces makrosporogeneze;

VIII etapa - makrogametogeneza i citološko konstituisanje jajnog aparata sposobnog za oplodnju;

IX etapa - cvjetanje i oplodnja;

X etapa - zigot i rana embriogeneza;

XI etapa - embriogeneza (formiranje sjemena);

XII etapa - formiranje fiziološki zrelog ploda i njegovo dozrijevanje.

Sve etape se odvijaju u toku jedne vegetacije, ali jedan završen ciklus od 12 etapa se odvija u 2-3 vegetacije, u zavisnosti od voćne vrste.

Godišnji ciklus organogeneze, odnosno jedan potpuno završen ciklus od 12 etapa može se podijeliti na 4 dijela (Mičić, 1993) i to:

1. formiranje novih vegetativnih pupoljaka stabla,
2. rast i razvoj vegetativnih pupoljaka - formiranje novih prirasta stabla
3. diferencijacija generativnih pupoljaka
4. rast i razvoj generativnih pupoljaka - plodonošenje.

U određenim vegetacijama imamo različit odnos između vegetativnih i generativnih organa, a kod generativnih, različit broj onih koji su cvjetali i onih koji su rodili, odnosno donijeli plodove.

4. MATERIJAL I METODE RADA

Sam rad u laboratoriji podrazumijevao je savladavanje izrade trajnih histoloških preparata, kao i provjeru da li parafinski blokovi poslije 25 godina čuvanja na sobnoj temperaturi u laboratoriji mogu da daju histološke presjeke tkiva bez strukturalnih promjena i degradacije.

Za histocitološku analizu generativnih pupoljaka voćaka koristili su se parafinski blokovi preuzeti iz arhive parafinskih blokova Laboratorije za histologiju i citogenetiku Instituta za hortikulturu Poljoprivrednog fakulteta Univerziteta u Banjoj Luci. Parafinski blokovi su prethodno pripremljeni fiksacijom po Novašinu (fiksativ za embrionalna tkiva: 1 % CrO + formalin + glacijalna sirćetna kiselina), a inkluzija u parafin (+55°C) izvršena kroz dehidraciju do apsolutnog alkohola i potom preko ksilola do parafinskih blokova (koraci u proceduri 1-26, prema Mičić, 1998):

1. priprema uzorka
2. obrada uzoraka za fiksaciju (položaj tkiva u parafinskom bloku)
3. fiksacija
4. ispiranje u tekućoj vodi
5. ispiranje u destilovanoj vodi
6. dehidracija u 10% etanolu
7. dehidracija u 20% etanolu
8. dehidracija u 40% etanolu
9. dehidracija u 50% etanolu
10. dehidracija u 60% etanolu
11. dehidracija u 70% etanolu
12. dehidracija u 80% etanolu
13. dehidracija u 90% etanolu
14. dehidracija u 96% etanolu
15. uvođenje u apsolutni etanol (I)
16. uvođenje u apsolutni etanol (II)
17. uvođenje u rastvor etanol : ksilol 3:1
18. uvođenje u rastvor etanol : ksilol 1:1
19. uvođenje u rastvor etanol : ksilol 1:3
20. uvođenje u ksilol I

21. uvođenje u ksilol II
 22. uvođenje u rastvor ksilol + parafin
 23. uvođenje u parafin I
 24. uvođenje u parafin II / 72 časa
 25. izlijevanje parafinskih blokova i hlađenje u ledu
 26. sječenje parafinskih blokova na kocke.
- Ovako pripremljeni parafinski blokovi su u laboratoriji Poljoprivrednog fakulteta obrađeni prošli kroz naredne korake izrade trajnih histoloških preparata:
27. lijepljenje parafinskih blokova na nosače
 28. hlađenje parafinskih kockica na nosačima
 29. sječenje na mikrotomu na presjeke debljine 10 -12 μm
 30. nanošenje i lijepljenje parafinskih presjeka Majerovim ljepkom na predmetna stakla
 31. sušenje presjeka u termostatu (37°C) 7 dana
 32. deparafinizacija u ksilolu I
 33. deparafinizacija u ksilolu II
 34. uvođenje u rastvor etanol : ksilol 1:3
 35. uvođenje u rastvor etanol : ksilol 1:1
 36. uvođenje u rastvor etanol : ksilol 3:1
 37. uvođenje u apsolutni etanol
 38. hidratacija u 96% etanolu
 39. hidratacija u 90% etanolu
 40. hidratacija u 80% etanolu
 41. hidratacija u 70% etanolu
 42. uvođenje u rastvor po Kardaševiću...
 43. ispiranje u 70% etanolu
 44. hidratacija 60% etanolu
 45. hidratacija 50% etanolu
 46. uvođenje u zasićen rastvor pikrinske kiseline
 47. hidratacija u 30% etanolu
 48. ispiranje u tekućoj vodi
 49. ispiranje u destilovanoj vodi
 50. bojenje (prebojavanje hemaotoksilinom)

51. ispiranje u tekućoj vodi
52. ispiranje u destilovanoj vodi
53. dehidracija u 10% etanolu
54. dehidracija u 20% etanolu
55. dehidracija u 40% etanolu
56. dehidracija u 50% etanolu
57. dehidracija u 60% etanolu
58. dehidracija u rastvoru 70% etanol + HCl – diferencijacija boje
59. ispiranje u 70% etanolu I
60. ispiranje u 70% etanolu II
61. dehidracija u 80% etanolu
62. dehidracija u 90% etanolu
63. dehidracija u 96% etanolu
64. uvođenje u apsolutni etanol
65. uvođenje u rastvor etanol : ksilol 3:1
66. uvođenje u rastvor etanol : ksilol 1:1
67. uvođenje u rastvor etanol : ksilol 1:3
68. uvođenje u ksilol I
69. nanošenje kanada balzama na predmetna stakla
70. montiranje pokrovnih pločica
71. sušenje.

Ukupno je bilo obrađeno 170 parafinskih blokova. Pregledom dobijenih histoloških preparata izvršila se fotodokumentacija histološke građe generativnih pupoljaka 6 voćnih vrsta, ribizla, malina, kupina, smokva i lijeska.

5. REZULTATI ISTRAŽIVANJA I DISKUSIJA

5.1. Histološke analize zimskih pupoljaka maline (*Rubus idaeus* L.)

U periodu fiziološkog i ekološkog mirovanja habitus maline predstavlja podzemno stablo rizom sa određenim brojem jednogodišnjih nadzemnih prirasta koji na sebi nose zimske pupoljke. Prema Đurić Gordani i sar. (1987), Mičić N. (1991) i Mičić N, i sar. (2015 i 2024) jednogodišnji nadzemni prirasti maline na sebi nose samo generativne pupoljke koji se kategoriju kao poseban tip mješovitog pupoljka. Mješoviti pupoljci maline formiraju se duž nadzemnih prirasta, kao serijalni pupoljci (Sl. 1). U normalnom rastu i razvoju gornji pupoljak daje plodonosni mladac, dok se donji pupoljak dominantno inhibira za daljnji rast, s tim da se cijeli nadzemni prirast, bez obzira na razvoj pojedinačnih pupoljaka na istom, suši do osnove poslije plodonošenja određenog broja mješovitih pupoljaka.

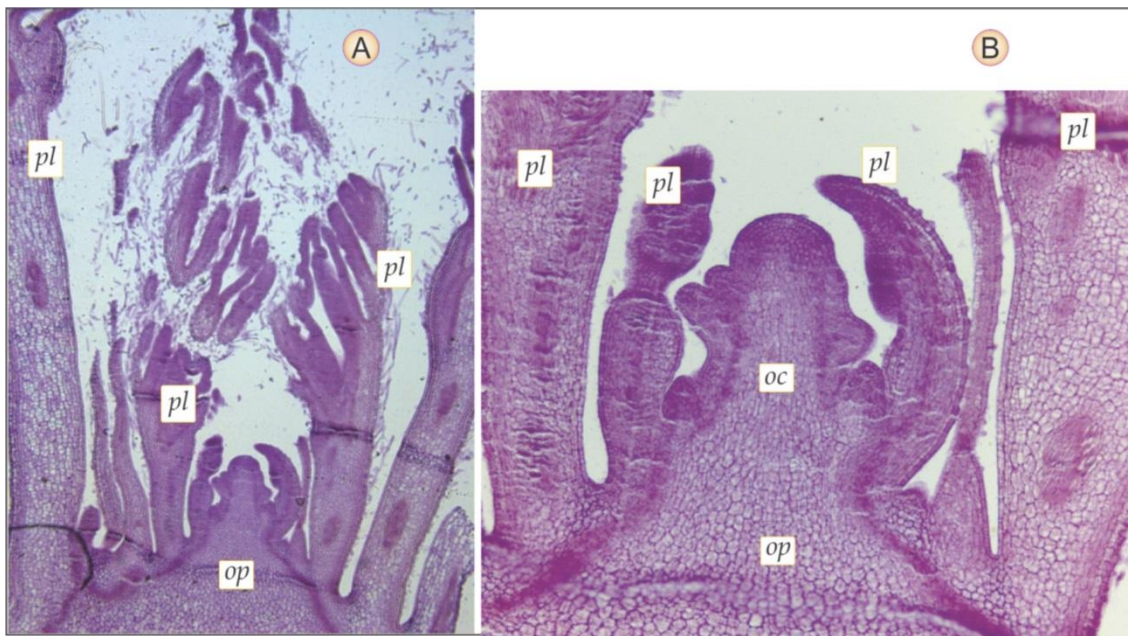


Sl. 1. Serijalni pupoljci maline (Preuzeto iz knjige – Mičić N. Đurić Gordana i Pašalić B. (2024): "VOČARSTVO – Morfologija organa rasta i plodonošenja. Partenon – Beograd)."

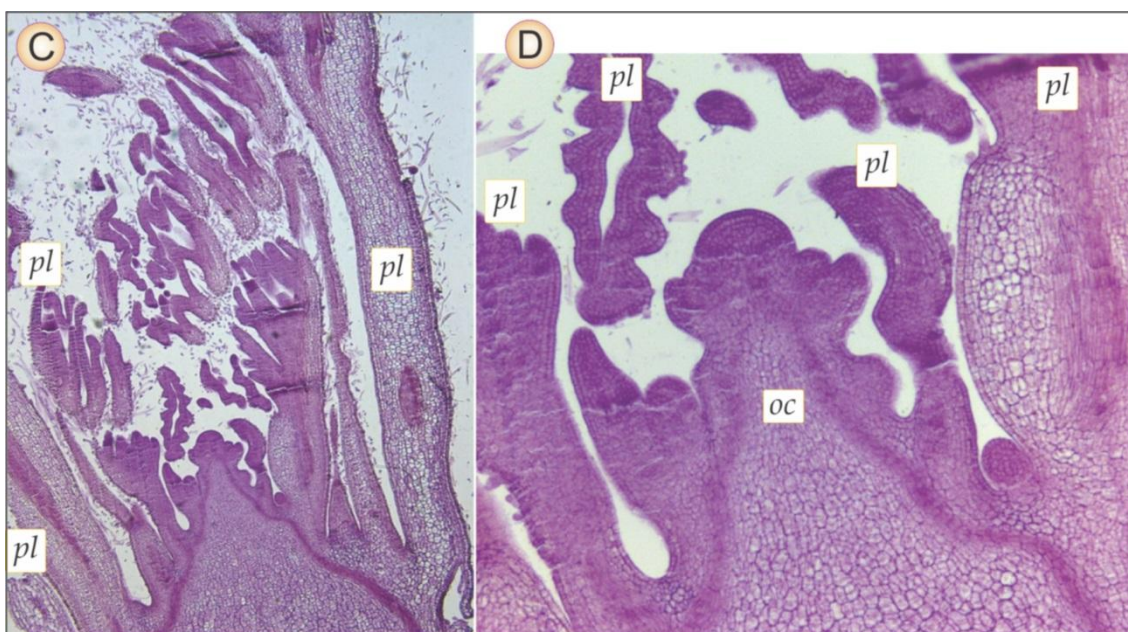
Osnovno svojstvo generativnih pupoljaka maline, kao specifične kategorije mješovitog pupoljka, ogleda se u tome je da u njima nema diferenciranih vegetacionih kupa, odnosno da se iz istih razvijaju plodonosni mladari koji na sebi nose cvjetove, a po oplodnji plodove, te da poslije plodonošenja kompletan nadzemni prirast, odnosno rodna grana maline gubi fiziološke funkcije i suši se do osnove – do površine tla.

Histološke analize zimskih – mješovitih pupoljaka maline, u ovom istraživanju izvršene su u tri termina u periodu fiziološkog i ekološkog mirovanja i početkom vegetacije, i prema ovoj dinamici su i prikazane:

- u prvoj seriji uzoraka od 11. februara u generativnim pupoljcima konstatovane su diferencirane primordije osovine pupoljka sa primordijama listova i primordijalnim tkivom cvasti na vrhu osovine pupoljka (Sl. 2).



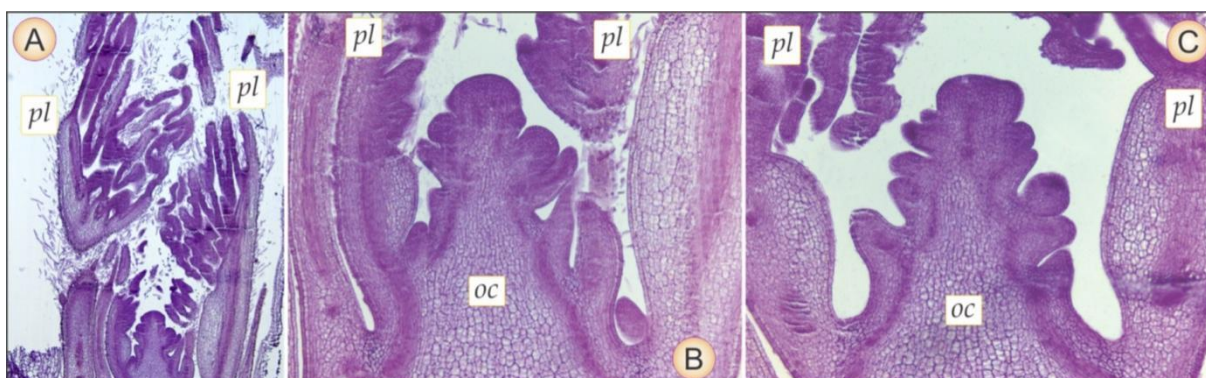
Sl. 2. Histološki presjek generativnog – mješovitog, pupoljka maline u prvoj polovini februara mjeseca: A – na osovini pupoljka (*op*) u baznom dijelu diferencirane su primordije listova (*pl*) u čijim pazusima se ne nalaze primordije vegetacionih kupa; B – Na osovini pupoljka (*op*) u gornjem dijelu diferencirana je osovina cvasti, odnosno floralni apeks iz koga se difrenciraju ogranci primordija cvasti sa pojedinačnim primordijama cvjetova.



Sl. 3. Histološki presjek generativnog – mješovitog pupoljka maline sa najvećim stepenom diferenciranosti jasno pokazuje da su u periodu fiziološkog mirovanja diferencirane sve primordije listova (razvijaju se na plodonosnim mladarima), kao i da osovina cvasti na sebi nosi samo floralni meristem u formi nediferenciranih kvržica iz kojih će se diferencirati ogranci cvasti (cvast maline je zatvorena metlica) sa različitim brojem začetaka cvjetova.

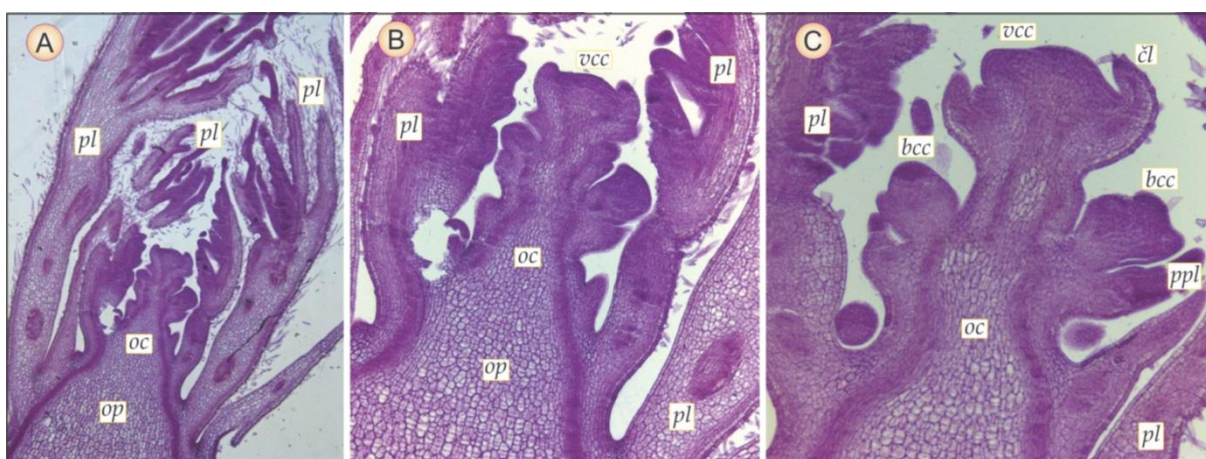
Histološke analize generativnih pupoljaka maline, analizirane u periodu fiziološkog mirovanja (prva polovina mjeseca februara) saglasno citiranim literaturnim izvorima, pokazuju da se na osovini pupoljka nalaze primordije listova bez vegetacionih kupa u pazusima, i primordija osovine cvasti sa floralnim meristemom.

- u drugoj seriji uzoraka od 14. marta u generativnim pupoljcima konstatuju se sljedeće promjene u odnosu na prvu seriju uzoraka (Sl. 4).



Sl. 4. Histološki presjeci generativnih – mješovitih pupoljaka maline po završetku ekološkog mirovanja, odnosno prvim sekvencama inicijalne diferencijacije ogranaka cvasti i primordija apikalnih cvjetova: A – intenzivna diferencijacija primordija liski u primordijama listova (pl – listovi maline su složeni neparno perasti); B i C – osovina cvasti (oc) relativno sporo diferencira primordiju vršnog cvijeta (zatvorena cvast) i bočno meristematske kvržice koje daju bočne ogranke cvasti.

▪ u trećoj seriji uzoraka od 6. aprila, odnosno početkom proljećnog razvoja (pupoljci uzorkovani za ove histološke analize bili su u mikrofenofazi prikazanoj na Sl. 1.) u generativnim – mješovitim pupoljcima maline konstatuju se značajne promjene u odnosu na drugu seriju histoloških uzoraka (Sl. 5).



Sl. 5. Histološki presjeci generativnih – mješovitih, pupoljka maline početkom proljećnog razvoja: A – osovina pupoljka je još uvijek skraćena i na sebi nosi sve primordije listova (osovina pupoljka se sa fenofazom listanja izdužuje i razvija se u plodonosni mladar); B – u pazusima primordija listova (pl) nema diferenciranih vegetacionih kupa (u čemu se i ogleda anatomsko – morfološka

specifičnost ovog tipa mješovitog generativnog pupoljka), a na osovini cvasti (*oc*) dominantno se diferencira vršni cvijet cvasti (*vcc* – zatvoren tip cvasti); C – u pupoljcima sa najvećim stepenom diferenciranosti primordija vršnog cvijeta (*vcc*) vide se primordije čašičnih listića (*čl*), a u pazusima primordije prostog lista (*ppl*) diferenciraju se bočni cvjetovi cvasti (*bcc*), odnosno vršni cvjetovi bočnih ogranaka cvasti.

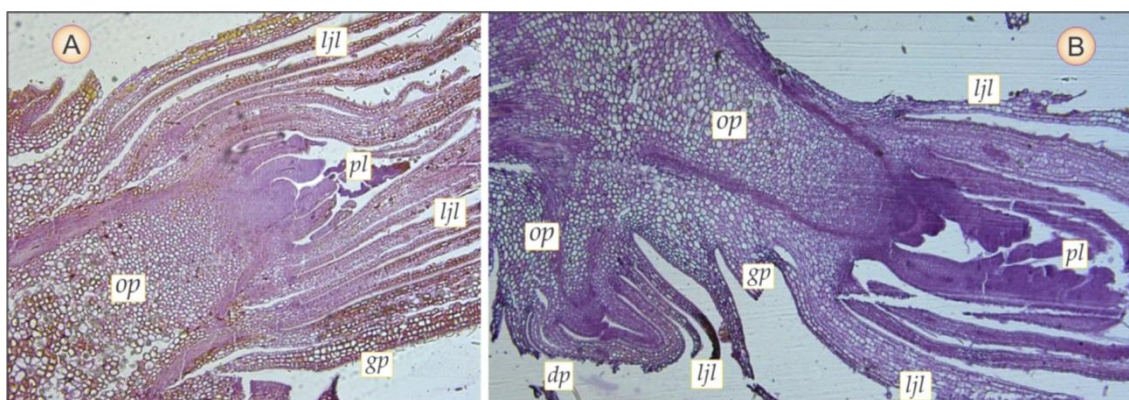
5.2. Histološke analize zimskih pupoljaka kupine (*Rubus fruticosus* L.)

U periodu fiziološkog i ekološkog mirovanja habitus kupine predstavlja podzemno stablo rizom sa određenim brojem jednogodišnjih nadzemnih prirasta koji na sebi nose zimske pupoljke. Prema Mičić N. (1991) i Mičić N. i Mičić G. (2017) jednogodišnji nadzemni prirasti kupine na sebi nose samo generativne pupoljke koji se kategorišu kao poseban tip mješovitog pupoljka. Mješoviti pupoljci kupine formiraju se duž nadzemnih prirasta, kao serijalni pupoljci. U normalnom rastu i razvoju gornji pupoljak daje plodonosni mladar, dok donji pupoljak na nodusu u osnovi predstavlja rezervnu tačku rasta jer je dominantno inhibirani za daljni rast i razvoj, a suši se zajedno sa nadzemnim prirastom poslije plodonošenja.

Međutim iako je botanička kategorizacija habitusa kupine u potpunosti analogna sa malinom, u pomotehničkom tretmanu nadzemnih prirasta kupine ispoljavaju se značajne razlike, odnosno rezidbom se može u značajnoj mjeri uticati na rast i razvoj pupoljaka na nadzemnom prirastima kupine, u toku samog formiranja ovih prirasta, kao i kroz intenzitet zimske rezidbe.

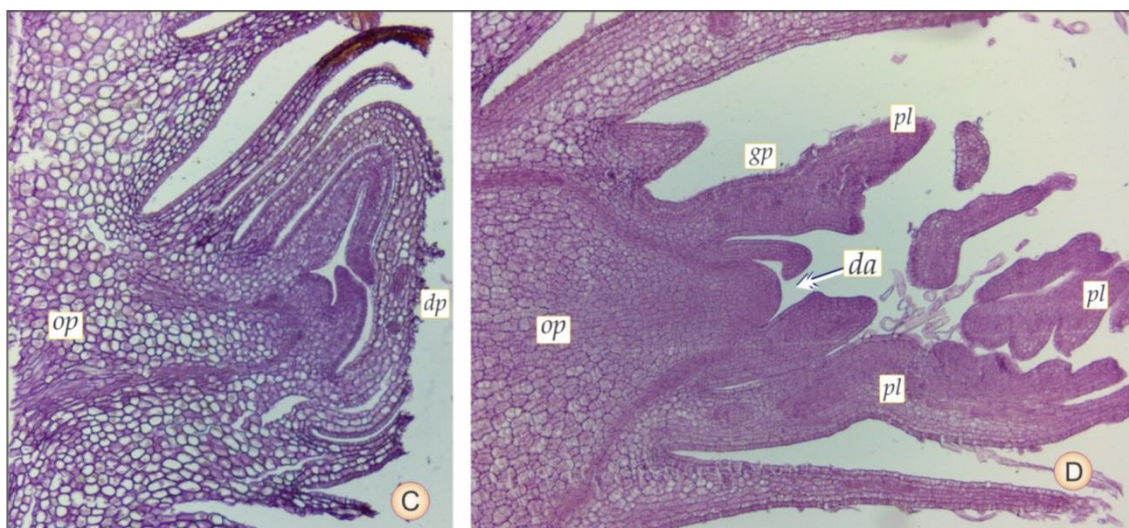
Imajući u vidu da su istraživanja na pupoljcima kupine veoma malo prisutna u dostupnoj voćarskoj literaturi, izvršene su histološke analize ovih pupoljaka u dva termina u toku fiziološkog i ekološkog mirovanja (25. januar i 11. februar) i na samom početku proljećnog razvoja, odnosno u prvoj dekadi aprila mjeseca.

▪ u prvoj i drugoj seriji uzoraka, od 25. januara i 11. februara, utvrđen je gotovo identični stepen diferenciranosti zimskih pupoljaka u serijalnom rasporedu (Sl. 6 i 7).



Sl. 6. Histološki presjeci zimskih pupoljka kupine na nodusima nadzemnih prirasta kupine, u periodu fiziološkog mirovanja: A – na osovini gornjeg pupoljka (op) iz serijalnog rasporeda (gp) formirani su ljustasti i zaštitni listići (ljl), a na samom vrhu nalazi se meristematski apeks sa

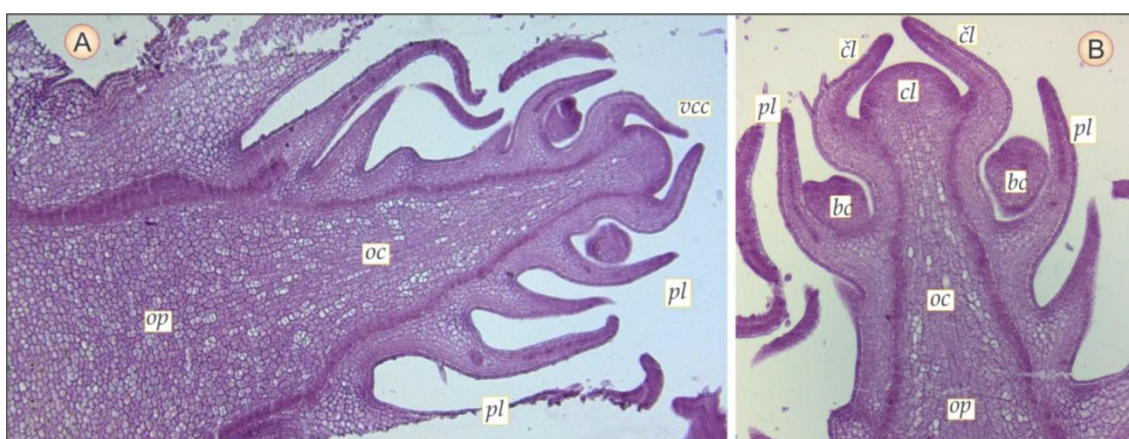
nekoliko lisnih primordija (pl); B – histološki presjek oba zimski pupoljka u serijalnom rasporedu (gp – gornji pupoljak, dp – donji pupoljak) pokazuje razliku samo u kvantitativnom stepenu diferenciranosti [veličina osovine pupoljka (op), broj ljustastih listića (ljl) i primordije listova (pl)] dok je u oba pupoljka na vrhu konusa prisutan samo meristematski apeks (vidi Sl. 7).



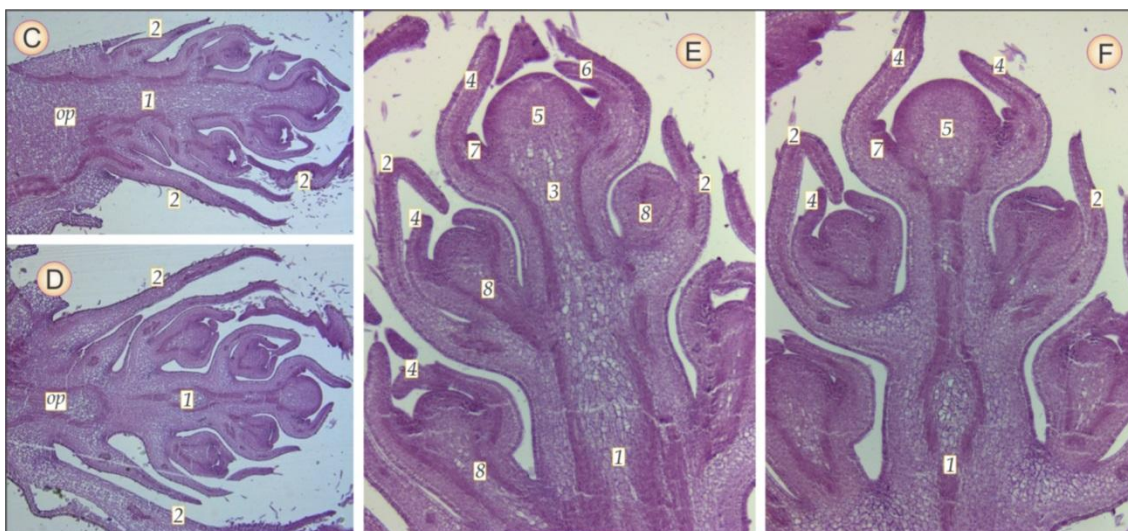
Sl. 7. Histološki presjek apeksa donjeg (C) i gornjeg (D) pupoljka u serijalnom rasporedu na nodusu kupine, pokazuje izraženu razliku u razvijenosti samog apeksa [da – determinisan apeks (budući da poslije perioda fiziološkog i ekološkog mirovanja ovaj apeks može samo da se razvije u plodonosni mladar i donese plodove, ili da atrofira, odnosno budući da ovi pupoljci u normalnom

rastu i razvoju nikada ne mogu da povrate vegetativnu aktivnost, isti se imenuju kao determinisani – genetički usmjereni u ireverzibilni proces diferencijacije).

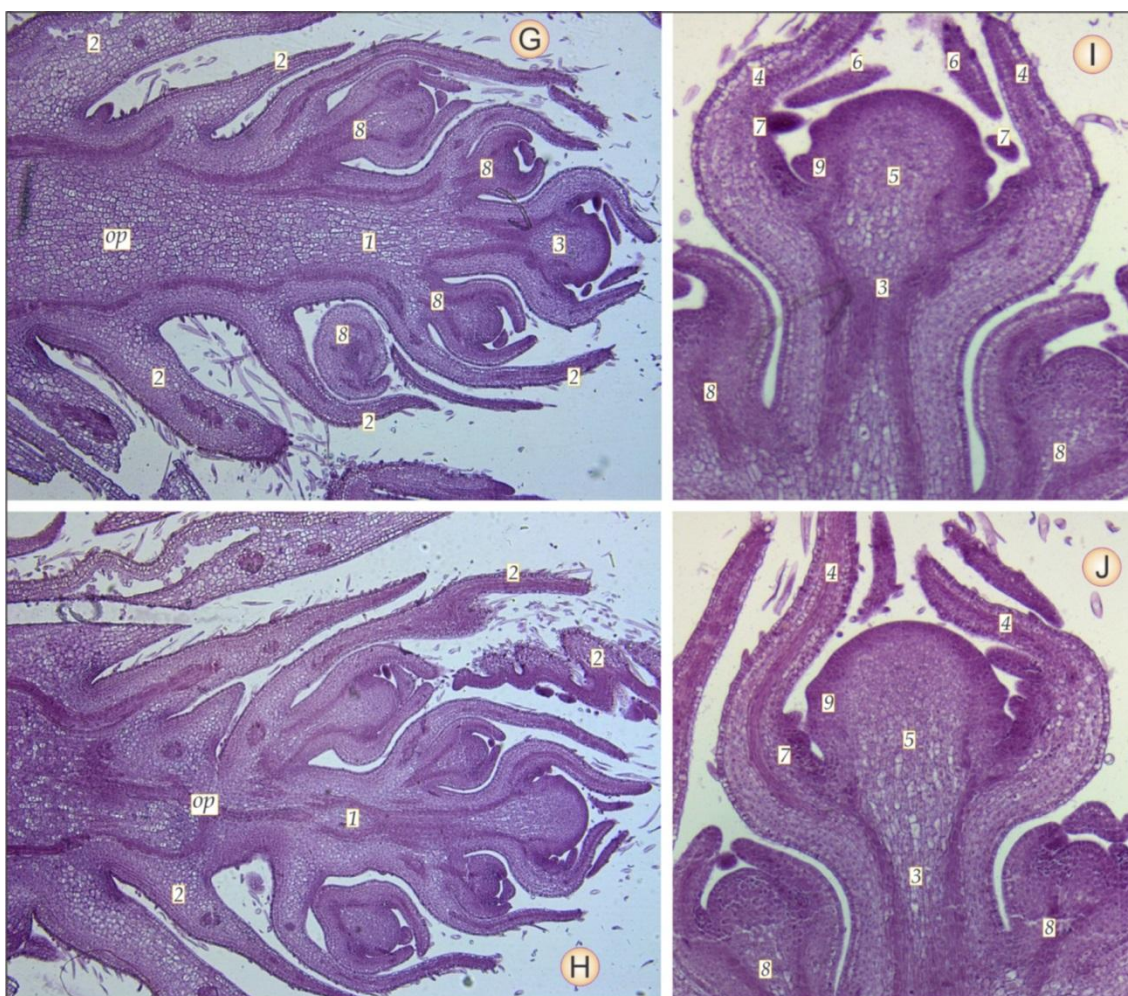
▪ u trećoj seriji uzoraka, na početku proljećnog rasta i razvoja, (prva dekada aprila mjeseca) u generativnim – zimskim pupoljcima kupine, konstatuju se procesi diferencijacije primordija listova i osovina cvasti, s tim da je izražena i varijacija u dinamici ovih procesa u zavisnosti od pozicioniranja pupoljaka duž nadzemnih prirasta kupine (slike od 8 do 10).



Sl. 8. Histološki presjeci generativnih pupoljaka kupine u mikrofenofazi inicijalnog proljećnog razvoja: A – na osovini pupoljka (op) diferencirane su primordije listova (pl – bez vegetacionih kupa u pazuhu primordije lisne drške), dok je na vrhu u toku diferencijacija osovine cvasti sa vršnim cvjetovima cvasti (vcc – diferencijacija vršnog cvijeta cvasti u ovoj fazi razvoja znači da se cvast kupine botanički svrstava u kategoriju zatvorenih cvasti); B – kod vršnog cvijeta cvasti difrencirane su primordije čašičnih listića (čl) i izdignuta cvjetna loža (cl), dok se bočno u pazusima primordija lista (pl) diferenciraju primordije cvjetova bočnih ograna cvasti (bc).



Sl. 9. Histološki presjeci generativnih pupoljaka kupine u mikrofenofazi većeg inicijalnog proljećnog razvoja u odnosu na pupoljke na slici 8: A – na osovini pupoljka (op) diferencirane su primordije listova (2 – bez vegetacionih kupa u pazuhu) i osovina cvasti (1), dok se kod primordija vršnih cvjetova inicijalno diferenciraju reproduktivni elementi cvijetova; B i C – kod primordija vršnih cvjetova (3) vidi se diferencijacija primordija čašičnih listića (4), izdignuta cvjetna loža (5), primordije kruničnih listića (6) sa inicijalnom diferencijacijom primordija antera (7), a kod primordija bočnih cvjetova (8) diferencirane su samo primordije čašičnih listića (4) i inicijalno izdizanje cvjetne lože (5).



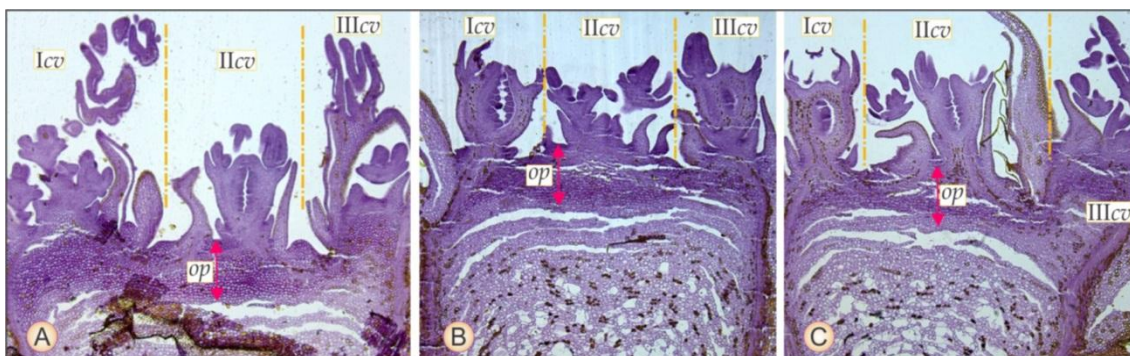
Sl. 10. Histološki presjeci generativnih pupoljaka kupine u mikrofenofazi većeg inicijalnog proljećnog razvoja u odnosu na pupoljke na slici 9: A – na osovini pupoljka (op) diferencirane su primordije listova (2 – bez vegetacionih kupa u pazuhu) i osovina cvasti (1), dok se kod primordija vršnih cvjetova inicijalno diferenciraju reproduktivni elementi cvjetova; B i C – kod primordija vršnih cvjetova (3) vidi se diferencijacija primordija čašičnih listića (4), izdignuta cvjetna loža (5), primordije kruničnih listića (6) sa inicijalnom diferencijacijom primordija antera (7) kao i inicijalna diferencijacija meristematskih kvržica budućih plodnika (9), a kod primordija bočnih cvjetova (8) difrencirane su samo primordije čašičnih listića i inicijalno izdizanje cvjetne lože.

5.3. Histološke analize zimskih pupoljaka crne ribizle (*Ribes nigrum* L.)

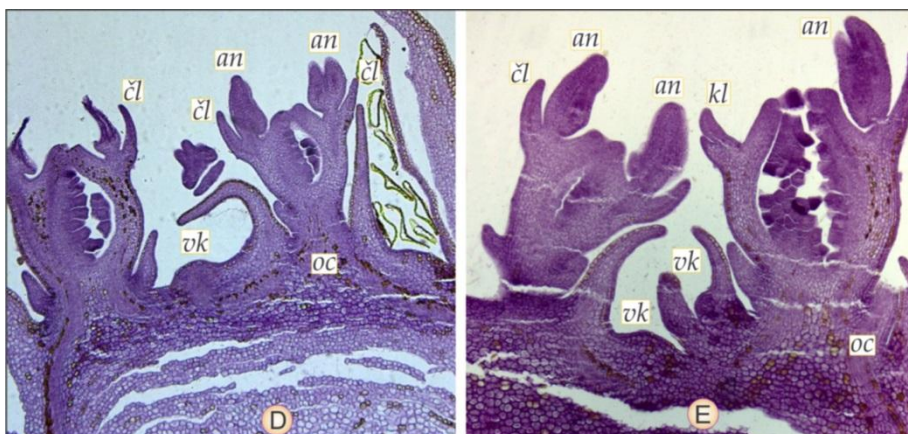
U periodu fiziološkog mirovanja na rodnim grančicama ribizle prema Mičić N. i sar. (1990 i 2024) nalaze se generativni pupoljci koji se prema svojoj anatomskoj građi svrstavaju u tipične mješovite pupoljke voćaka. U opisu ovih pupoljaka Mičić i sar. (2024) ističu da su na veoma skraćenoj osovini mješovitih pupoljka crne ribizle diferencirane primordije listova koji u pazusima nose primordije cvasti, ili primordije vegetacionih kupa. Pupoljci su prekriveni zaštitnim listićima kožaste konzistencije. Unutrašnji pokrovni listići su zelene boje i u prvim fazama razvoja pupoljaka se razvijaju kao rudimentirani listovi.

Histološke analize mješovitih pupoljaka crne ribizle, u ovom radu, izvršene su na uzorcima pupoljaka u periodu fiziološkog mirovanja (25. januar), i pokazuju sljedeće:

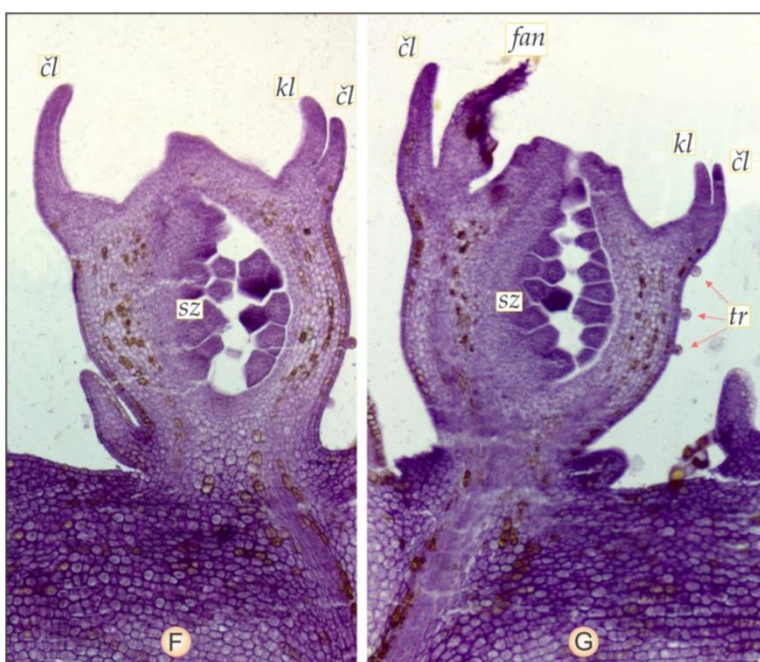
- Osovina mješovitih pupoljaka crne ribizle veoma je skraćena i u osnovi predstavlja relativno zaravnjeno proširenje na kome se segmentirano pozicionirane primordije od jedne do četiri cvasti u pazusima primordija listova, kao i primordije listova sa vegetacionom kupama u pazuhu (Sl. 11).



Sl. 11. Histološki presjek mješovitih pupoljka crne ribizle (A, B i C su presjeci istog pupoljka na različitim pozicijama) sa tri primordije cvasti (Icv, IIcv i IIIcv) na proširenoj osovini pupoljka (op).



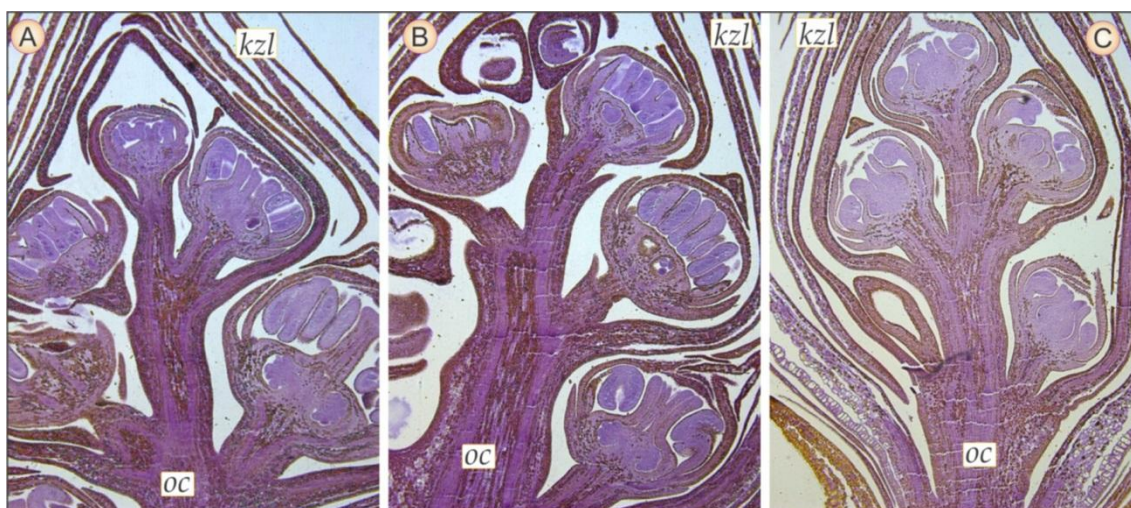
Sl. 12. Analiza histoloških presjeka baznih cvjetova cvasti (D i E) pokazuje prisutvo vegetacionih kupa (*vk*) koje su pozicionirane prema primordijama osovina cvasti (*oc*), dok primordije cvjetova nose na sebi primordije čašičnih listića (*čl*), primordije kruničnih listića (*kl*) i primordije antera (*an*).



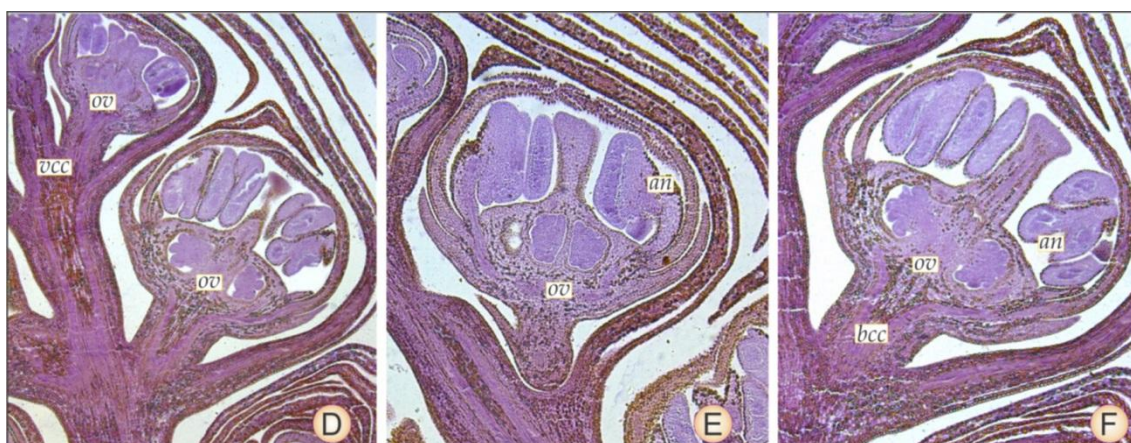
Sl. 13. Histološki presjek baznih cvjetova cvasti crne ribizle u periodu fiziološkog mirovanja (F i G). Sem, primordija čašičnih listića (*čl*) kruničnih listića (*kl*) i antera (na ovom presjeku vidi se samo filament od antere – *fan*), u unutrašnjosti ovarijuma konstatuje se veliki broj sjemenih zametaka (*sz*). Na epidermisu tkiva hipantijuma uočavaju se i specifične trihome (*tr*), koje cvjetovima, a kasnije i plodovima crne ribizle daju jak i specifičan miris.

5.4. Histološke analize zimskih pupoljaka sjeverne – američke borovnice (*Vaccinium corymbosum* L.)

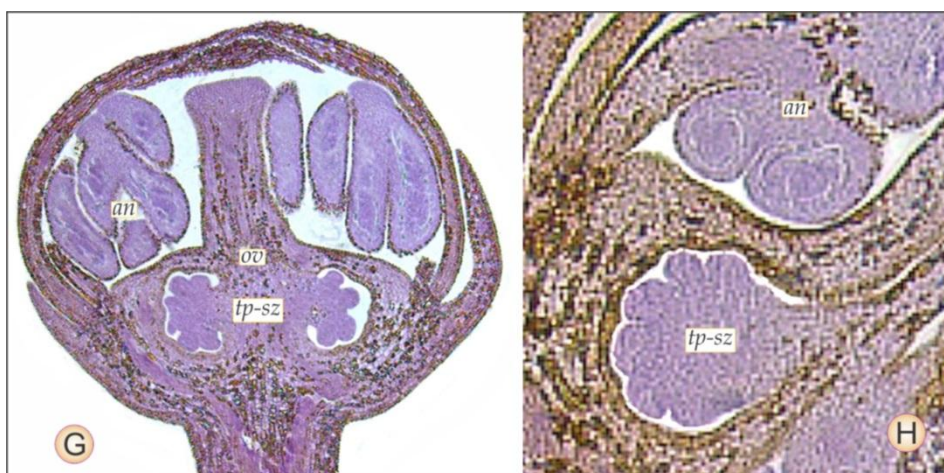
U periodu fiziološkog mirovanja (11. februar) na rodnim grančicama sjeverne – američke borovnice, prema Mićiću i sar. (2024), nalaze se generativni pupoljci koji se prema svojoj anatomskoj građi svrstavaju u čisto cvjetne pupoljke. U generativnim – cvjetnim pupoljcima sjeverne – američke borovnice diferencirani su svi osnovni anatomske elementi cvasti [cvast ove borovnice botanički se svrstava u kategoriju grozda (*racémus*, *bótrys*)] sa približno deset cvjetova.



Sl. 14. Histološki presjeci generativnih – cvjetnih pupoljaka sjeverne – američke borovnice (A, B i C) u periodu fiziološkog mirovanja. Pupoljci su prekriveni serijom kožastih zaštitnih listića (*kzl*), a u unutrašnjosti je diferencirana osovina cvasti (*oc*) sa pojedinačnim cvjetovima kao bočnim razgranjenima cvasti (karakteristično svojstvo za cvast tipa grozd – *racémus*).



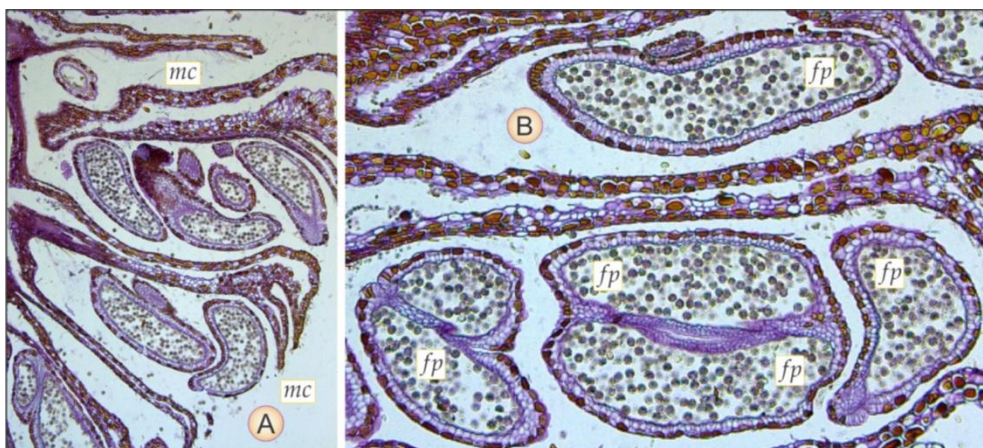
Sl. 15. Histološki presjeci pojedinačnih cvjetova u cvjetnim pupoljcima sjeverne – američke borovnice, posmatrani od vršnog cvijeta cvasti (*vcc*), do baznih cvjetova (*bcc*) pokazuje da su u periodu fiziološkog mirovanja u ovim cvjetovima diferencirani svi elementi cvijeta, odnosno čašični i krunični listići sa anterama (*an*) i ovarijumom (*ov*).



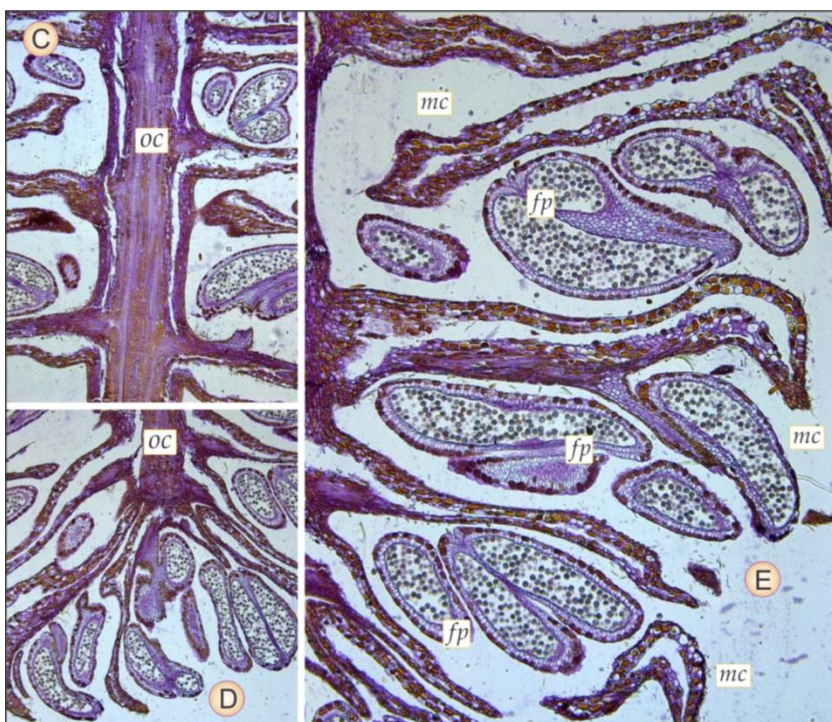
Sl. 16. Histološke analize stepena diferenciranosti organa u cvjetovima cvasti sjeverne – američke borovnice u periodu fiziološkog mirovanja: A – cvijet u cjelosti; B – detalj histološkog presjeka antere i centralnog tkiva ovarijuma sa primordijalnim tkivom sjemenih zametaka. Značajno je konstatovati da su u lokulama antera (*an*) diferencirana dva osnovna tkiva (tkivo zida antere i centralno tkivo lokule), dok se u ovarijumu (*ov*) nalazi centralno tkivo placentacije sa primordijalnim kvržicama sjemenih zametaka (*tp-sz*).

5.5. Histološke analize zimskih pupoljaka gajene lijeske (*Corylus avellana* L.)

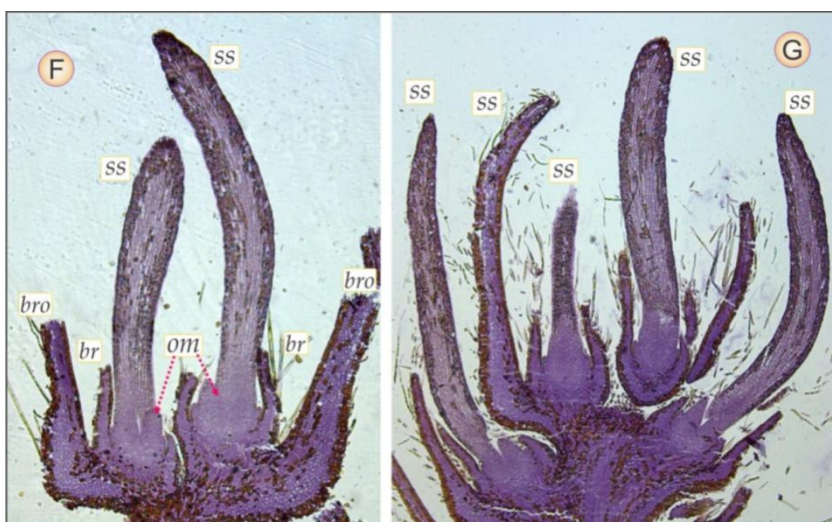
U periodu ekološkog mirovanja na rodnim grančicama lijeske, prema Mičić N. i Kurtović M. (1987), Mičić N. i Mičić G. (2017), Ilić P. i sar. (2017 i 2018) i Mičić N. i sar. (2022 i 2024) na rodnim grančicama lijeske nalaze se muške cvasti rese, sa cvjetovima u kojima je formiran funkcionalno sposoban polen, i ženski mješoviti pupoljci kod kojih se na vrhu osovine pupoljka nalaze začeci ženskih cvasti sa ženskim cvjetovima.



Sl. 17. Histološki presjek muških cvjetova lijeske (*mc*) u periodu ekološkog mirovanja, pokazuju da je u svim lokulama antera muških cvjetova diferenciran funkcionalno sposoban polen (*fp*).



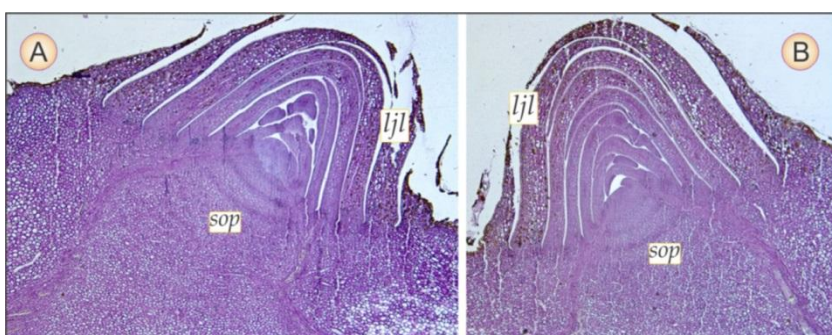
Sl. 18. Uzdužni histološki presjek duž osovine muške cvasti lijeske. U muškim cvjetovima duž rese (C, *os* – osovina cvasti), i cvjetovima na vrhu rese (D) stepen diferenciranosti tkiva svih antera u resi je identičan (E). To istovremeno znači da se cvjetanje muških cvasti, odnosno prašenje polena iz cvasti odvija istovremeno iz svih antera cvasti.



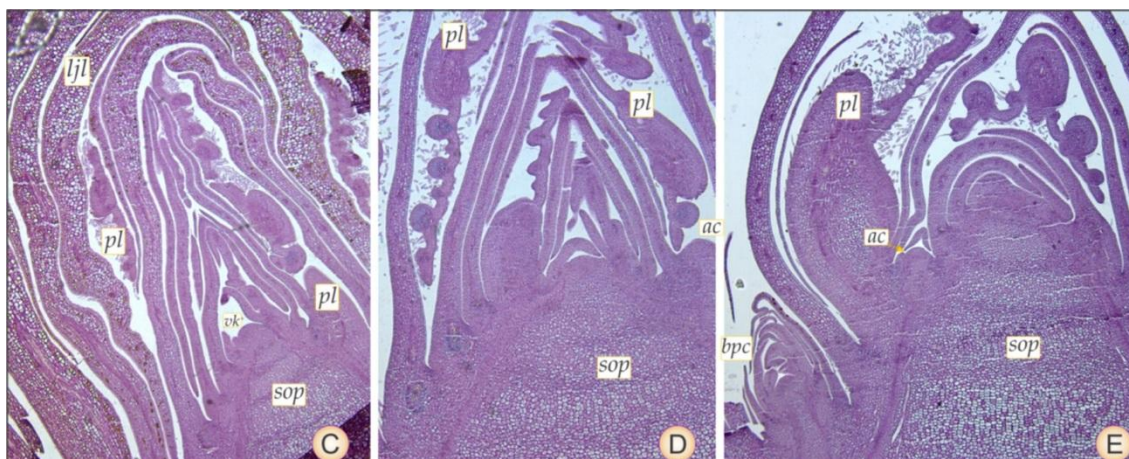
Sl. 19. Histološke analize stepena diferenciranosti ženskih cvjetova u ženskim mješovitim pupoljcima lijeske (F i G). Na segmentiranoj osovini cvasti u pazuhu pojedinačnih brakteola (*bro*), diferencirane su po dvije brakteje (*br*) koje u svojim pazusima nose po jednu primordiju ženskog cvijeta. Naime, u ovoj fazi razvoja pojedinačni ženski cvjetovi građeni su samo od stigmatičnih stubića (*ss*) i ovarijalnog meristema (*om*).

5.6. Histološke analize zimskih pupoljaka smokve (*Ficus carica var. sativa* L.)

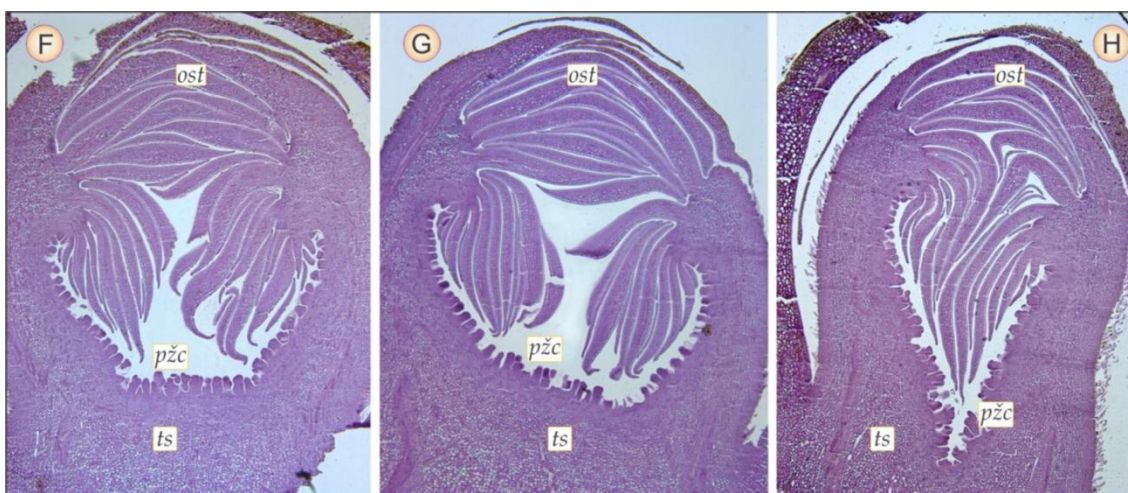
U periodu prvih sekvenci proljećnog razvoja (prva dekada mjeseca marta) kod gajene smokve prema Mičić N. i sar. (1989 i 2024) i Đurić Gordani i sar. (1992 i 2014) konstatuju se tri tipa pupoljaka: 1) vegetativni pupoljci; 2) ženski mješoviti pupoljci; 3) ženski cvjetni pupoljci.



Sl. 20. Histološki presjeci vegetativnih pupoljaka (A i B) pokazuju veoma mali stepen diferenciranosti ovih pupoljaka smokve. Naime, vegetativni pupoljak smokve građen je od nekoliko ljuspastih listića (*ljl*) koji na segmentiranoj osovini pupoljka (*sop*) prekrivaju jednu vegetacionu kupu.



Sl. 21. Histološki presjeci ženskih mješovitih pupoljaka smokve, u periodu prvih sekvenci proljećnog razvoja, pokazuju određene razlike u stepenu diferenciranosti u zavisnosti od pozicije rodnih grančica na habitusu. Potrebno je prethodno konstatovati sa se iz ovih pupoljaka razvijaju plodonosni mladari u čijim pazusima listova se sukcesivno diferenciraju i razvijaju ženske cvasti (glavni rod jednorodki i dvorodki). Na histološkim presjecima ovih pupoljaka konstatuje se sljedeće: C – nekoliko ljuspastih listića (*ljl*) prekriva segmentiranu osovinu pupoljka (*sop*) na kojoj se konstatuju primordije listova (*pl*) i determinisana vegetaciona kupa na vrhu (*vk*); D – na segmentiranoj osovinu pupoljka (*sop*) na drugom ili trećem segmentu primordije nodusa u pazuhu primordije lista (*pl*) diferencira se determinisan meristem (*ac*) od koga se razvijaju ženske cvasti; E - na segmentiranoj osovinu pupoljka (*sop*) na trećem segmentu primordije nodusa u pazuhu primordije lista (*pl*) diferencira se bočna primordija ženske cvasti (*bpc*), a na četvrtom segmentu primordije nodusa u pazuhu primordije lista (*pl*) diferenciran je determinisan meristem – apeks ženske cvasti (*ac*) od koga će se u daljem procesu rasta i razvoja formirati ženske cvasti koje plodonose sredinom ljeta.



Sl. 22. Histološki presjeci ženskih cvjetnih pupoljaka gajene smokve u periodu prvih sekvenci proljećnog razvoja. Potrebno je prethodno konstatovati sa se iz ovih pupoljaka razvijaju ženske cvasti – sikonije, koje u zavisnosti od tipa ženskih cvjetova koje nose u sebi mogu da daju prvu seriju plodonosnih cvasti – cvjetunice, ili da abortiraju zbog izostanka leta osice porašivača *Blastofaga psens*. Na histološkim presjecima (F, G i H), u ovoj fazi razvoja konstatuje se diferencirano osnovno tkivo cvasti – sikonije (*ts*) koje je sa gornje strane zatvoreno listićima ostioluma (otor cvasti kroz koji u sikoniju ulaze osice oprašivači), dok se u unutrašnjosti nalazi veliki broj primordija ženskih cvjetova (*pžc*). Svi prikazani histološki presjeci pokazuju iste anatomsko – histološke elemente ženskih cvasti – sikonija, u ovoj fazi diferencijacije, s tim da se javljaju razlike u obliku sikonije, a što je uslovljeno pozicijom ovih pupoljaka na rodnim grančicama.

6. ZAKLJUČCI

Histocitološka analiza generativnih pupoljaka kod šest vrsta voćaka (ribizla, kupina, malina, lijeska, smokva, borovnica) u zimskom i ekološkom mirovanju analizom trajnih parafinskih presjeka pokazala je sljedeće:

Malina

Mješoviti pupoljci maline sadrže generativne komponente bez vegetacionih kupa – tokom cijelog perioda mirovanja i početka vegetacije u pazusima listova ne formiraju se vegetacione kupe, što potvrđuje njihovu morfološku i funkcionalnu specifičnost.

Razvoj cvasti započinje tokom mirovanja, a intenzivira se pred početak vegetacije – još u februaru se uočava osnova floralnog meristema, dok se u martu i aprilu formiraju vršni i bočni cvjetovi, uključujući primordije čašičnih listića.

Postoji jasan razvojni kontinuitet kroz tri fenofaze – od diferenciranih primordija cvasti i listova u fiziološkom mirovanju, preko početne inicijacije cvjetova u ekološkom mirovanju, do gotovo potpunog formiranja cvjetnih organa u proljeće.

Morfologija pupoljka odražava zatvoreni tip cvasti kod maline – vršni cvijet se diferencira prvi i dominira, a ostali (bočni) se formiraju kasnije, što ukazuje na determinisanu i hijerarhijsku organizaciju generativnog razvoja.

Kupina

Zimski pupoljci kupine imaju determinisani razvojni potencijal – već u fazi mirovanja, apeks gornjih pupoljaka je genetički usmjeren ka formiranju plodonosnog mladara i ne može povratiti vegetativnu funkciju.

Gornji i donji pupoljak u serijalnom rasporedu se histološki razlikuju kvantitativno, ali ne i kvalitativno – razlike se ogledaju u veličini, broju listića i primordijama, dok je u oba slučaja prisutan meristematski apeks.

U proljećnom razvoju dolazi do diferencijacije generativnih struktura – osovina pupoljka razvija primordije listova i osovina cvasti, dok se u vršnom cvijetu formiraju čašični i krunični listići, antere i plodnici, što ukazuje na zatvoren tip cvasti.

Crna ribizla

Pupoljci crne ribizle su tipični mješoviti pupoljci voćaka – sadrže primordije listova, cvasti i vegetacionih kupa, što ih anatomski i funkcionalno jasno klasifikuje kao mješovite.

Osovina pupoljka je skraćena i proširena, s više cvasti – na njoj se segmentirano nalaze primordije jedne do četiri cvasti, što je osobenost u odnosu na druge jagodaste voćke poput maline i kupine.

Rana diferencijacija cvjetnih struktura je izražena već tokom mirovanja – primordije čašičnih i kruničnih listića, antera, sjemenih zametaka i trihoma jasno su razvijene, što pokazuje naprednu pripremu za cvjetanje.

Prisutnost trihoma na hipantijumu upućuje na specifičnost ribizle – ovi mirisni trihomi su karakteristična anatomska osobina koja doprinosi jedinstvenom aromatskom profilu ploda.

Borovnica

Pupoljci borovnice su čisto generativni i dobro diferencirani već tokom fiziološkog mirovanja – svi elementi pojedinačnog cvijeta (čašični i krunični listići, antere i ovarijum) jasno su razvijeni unutar cvjetnih pupoljaka.

Cvast borovnice je tipičan grozd (racémus) – osovina cvasti nosi pojedinačne cvjetove raspoređene bočno, što je karakteristično i razlikuje borovnicu od drugih jagodastih vrsta.

Zaštitni listići su kožasti i formiraju višeslojnu zaštitu – ovo ukazuje na prilagođenost pupoljaka borovnice zimskim uslovima i zaštitu diferenciranih generativnih organa.

Anatomski, cvjetovi su gotovo potpuno razvijeni već u mirovanju – antere sadrže jasno diferencirano tkivo zida i lokula, dok se u ovarijumu nalazi centralno tkivo placentacije sa začetim primordijama sjemenih zametaka, što pokazuje visok nivo unutrašnje organizacije i spremnosti za prolječni razvoj.

Lijeska

Lijeska ima izrazitu spolnu diferencijaciju pupoljaka – muške cvasti (rese) i ženski mješoviti pupoljci su morfološki i funkcionalno odvojeni, što je tipično za jednodomne vrste s odvojenim cvjetovima.

Muški cvjetovi u resama su potpuno razvijeni i funkcionalni već u mirovanju – histološki su sve antere ispunjene zrelim, sposobnim polenom, pri čemu je stepen diferenciranosti jednak duž cijele rese, što omogućava istovremeno otpuštanje polena.

Ženski cvjetovi se razvijaju unutar mješovitih pupoljaka – na vrhu osovine pupoljka formira se segmentirana osovina cvasti s po dvije brakteje koje nose primordije ženskih cvjetova, u ovoj fazi sa stigmatičnim stubićima i ovarijalnim meristemom.

U ženskim pupoljcima razvoj je funkcionalno započet, ali nepotpun – diferencirane su ključne strukture (stigme i ovarijalni meristem), dok ostali cvjetni organi još nisu formirani.

Smokva

Smokva ima jasno razdvojene tipove pupoljaka – vegetativne pupoljke sa niskim stepenom diferenciranosti i ženske mješovite pupoljke koji na segmentiranoj osovini nose primordije listova i determinisane meristeme za razvoj ženskih cvasti.

Ženski mješoviti pupoljci razvijaju složene cvasti – sikonije, koje se u proljeće diferenciraju sukcesivno, pri čemu položaj pupoljaka na grančici utiče na oblik i razvoj cvasti.

U fazi ranog prolječnog razvoja u sikonijama se nalaze brojni primordiji ženskih cvjetova zatvoreni listićima ostioluma, a ishod njihove plodnosti zavisi od oprašivanja osicama *Blastofaga psens*, što je ključno za formiranje plodnosnih cvasti.

Vegetativni pupoljci su jednostavnije građeni, sa nekoliko ljuspastih listića koji prekrivaju vegetacionu kupu, dok se u ženskim pupoljcima odvija kompleksan razvoj rodni struktura koje će formirati rodne mladare i plodnosne cvasti.

7. SPISAK LITERATURE

- Đurić, G., Mičić, N. i Pašalić, B. (2022). *Morfologija voćaka: Autorizovani priručnik*. Banja Luka.
- Đurić, G., Mičić, N. i Milanović, M. (1987). Anatomsko–morfološke karakteristike i stepen diferenciranosti zimskih pupoljaka maline. *Naučni skup poljoprivrednih stručnjaka BiH*, Neum.
- Đurić Gordana, Mičić N., Dabić Gordana (1992): Karakteristike zimskih pupoljaka smokve (*Ficus carica* var. *sativa* L.) i njihov rast i razvitak. *Jugosl. voćar*. 26, 97-98. Str:15-21.
- Đurić G., Mičić, N., Cerović, R., Plazinić Radunka. (1999). Degree of differentiation of generative buds as a factor of bearing in apricot. *Acta Horticulturae* N° 488, 351-356; <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1999.488.55>
- Đurić G., Mičić, N., Cerović, R., Jevtić S. (1999). Organogenesis cycle in apricot. *Acta Horticulturae* 488, 345-348; <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1999.488.54>
- Đurić G., Mičić, N. (1988.) Karakteristike organa razvijenih iz mješovitih pupoljaka jabuke na rodnom drvetu različite starosti. *Radovi Poljoprivrednog fakulteta Univerziteta u Sarajevu*, 40: 127-137.
- Salama, A.-M., Ezzat, A., El-Ramady, H., Alam-Eldein, S. M., Okba, S. K., Elmenofy, H. M., Hassan, I. F., et al. (2021). Temperate fruit trees under climate change: Challenges for dormancy and chilling requirements in warm winter regions. *Horticulturae*, 7(4), 86. MDPI AG. Preuzeto 14.06.2025. sa: <http://dx.doi.org/10.3390/horticulturae7040086>
- Motha, R. P. (2011). Chapter 30: The impact of extreme weather events on agriculture in the United States. In *Climate Change and Extreme Weather Events: The Impact on Agriculture and Food Security* (pp. 1–20). Springer.
- Mičić, N., Đurić, G., Pašalić, B. (2024). *Morfologija voćaka – morfologija organa rasta i plodonošenja*. Banja Luka: Naučno voćarsko društvo Republike Srpske i Beograd: Partenon. ISBN 978-99976-56-55-1
- Mičić, N., Đurić, G., Kurtović, M., Knezović, Z. (2014). Biometrika kao metoda naučnog istraživanja u biološkim i poljoprivrednim naukama. *Radovi Poljoprivredno-prehrambenog fakulteta Univerziteta u Sarajevu*, LIX(64/2), 169–177. Preuzeto 14.06.2025. sa: <http://nikola-micic.com/adm/data/docs/102.pdf>
- Mičić, N., Đurić, G., Jevtić, S., Cerović, R. (1997). Effect of drought on differentiation interruption and rejection of generative plum buds. *Proceedings International Symposium Drought and Plant Production*, Belgrade, 409–415.

- Mićić, N., Đurić, G., Cvetković, M. i Životić, A. (2015). Biologija rasta i razvoja maline (*Rubus idaeus* L.) kao osnova za definisanje pomotehnike u intenziviranju sistema gajenja. *Agroznanje*, 16(1), 71–88.
- Mićić N., Đurić Gordana, Jevtić S., Cerović R. (1997). Effect of Drought on Differentiation Interruption and Rejection of Generative Plum Buds. Proceedings International Symposium Drought and plant production, Belgrade, 409-415.
- Mićić, N., Đurić, G., & Tuzović, J. (1987). Uticaj starosti rodnog drveta na stepen diferenciranosti mješovitih pupoljaka jabuke i kruške. *Radovi Poljoprivrednog fakulteta Univerziteta u Sarajevu*, XXXV(39), str. 1-11.
- Mićić, N., Đurić, G. i Pašalić, B. (2022). *Gajena lijeska*. Partenon, Beograd.
- Mićić, N., Đurić, G. i Galić, S. (1989). Anatomsko–morfološke karakteristike i rast i razvitak pupoljaka pitome smokve *Ficus carica* var. *sativa*. *Naučni skup poljoprivrednih stručnjaka BiH*, Neum.
- Mićić, N., Đurić, G. (2020). *Voćarstvo II: Sistemi gajenja i rezidba – jabuka, kruška, šljiva, breskva, trešnja, kajsija, leska, malina, jagoda*. Banja Luka: Naučno voćarsko društvo Republike Srpske i Beograd: Partenon.
- Mićić, N., Đurić, G. (1995). Algoritamska osnova ciklusa organogeneze voćaka. *Jugoslovensko voćarstvo*, 28 (107–108), 67–81.
- Mićić, N., Radoš, Lj., Đurić, G. i Drkenda, P. (1990). Anatomsko–morfološke karakteristike zimskih pupoljaka i tipovi rodnih grančica ribizle. *Naučni skup poljoprivrednih stručnjaka BiH*, Neum.
- Mićić, N., & Đurić, G. (1995). Ciklus organogeneze u šljive (*Prunus domestica* L.). *Jugoslovensko voćarstvo*, 29(111–112), 45–65.
- Mićić, N. i Čmelik, Z. (1988). Diferencijacija pupoljaka na rodnim grančicama šljive Požegače i Altanove Renklode. *Radovi Poljoprivrednog fakulteta Univerziteta u Sarajevu*, 36 (40), 137–146.
- Mićić, N. i Mićić, G. (2017). Reproductivna biologija leske (*Corylus* sp.) kao osnova za biološku kontrolu realizacije rodnog potencijala. *Fructus*, 2(3), 3–16.
- Mićić, N. i Mićić, G. (2017). Razmnožavanje kupine zelenim jednonodalnim reznicama. *Fructus*, 3(1), 25–28.
- Mićić, N. i Kurtović, M. (1987). Anatomsko–morfološke karakteristike zimskih pupoljaka i organogeneza muških cvasti lijeske. *Poljoprivredni pregled*, 4–6, 5–18. Sarajevo.
- Mićić, N. (1994). *Uticaj agrotehničkih mera na prinos i kvalitet voća*.
- Mićić, N. (1993). *Osnovne agrotehničke mere u voćarstvu*.

- Mićić, N. (1992). Uticaj temperaturnih uslova na pojavu morfološki sterilnih cvjetova u šljive požegače. *Radovi Poljoprivrednog fakulteta Univerziteta u Sarajevu*, XL(44), 73–86.
- Mićić, N. (1992). Prilog poznavanju klasifikacije generativnih pupoljaka voćaka. *Jugoslovensko voćarstvo*, 26(1–2), 3–13.
- Mićić, N. (1991). *Praktikum za vježbe iz specijalnog voćarstva – organogeneza voćaka*. Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Sarajevu.
- Mićić N. (1992c). Prilog klasifikaciji generativnih pupoljaka voćaka. *Jugoslovensko voćarstvo*, 97/98, 3-15.
- Mićić N. (1992b). Biološki potencijal za diferencijaciju generativnih pupoljaka u šljive: stepen realizacije u zavisnosti od genotipa, ekoloških uslova i primenjene agrotehnike. *Jugoslovensko voćarstvo*, 99/100, 11-16.
- Lučić, P., Đurić, G., Mičić, N. (1996). *Voćarstvo I*. Beograd: Institut za istraživanja u poljoprivredi Srbija, Nolit i Partenon.
- Kofler, J., Milyaev, A., Capezzone, F., Stojnić, S., Mičić, N., Flachowsky, H., Hanke, V-M., Wünsche, J-N. (2019). High crop load and low temperature delay the onset of bud initiation in apple. *Sci Rep* 9, 17986 (2019).
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-54381-x>
- Ilić, P., Đurić, G., Mičić, N. i Flachowsky, H. (2018). Dynamics of flowering of male and female inflorescence and pollen germination of hazel in the conditions of the Banja Luka region. *Acta Horticulturae*, 1229, 135–140. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1229.17>
- Ilić, P., Mičić, N., Đurić, G., Tonjko, S., Solar, A. i Bosančić, B. (2017). Pomological identification of hazel cultivars (*Corylus avellana L.*) in plantations in Bosnia and Herzegovina. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 82(4), 355–361.
- Hribar J., Vidrih R. (2015). Impacts of climate change on fruit physiology and quality. *Proceedings 50th Croatian and 10th International Symposium on Agriculture*. Opatija, Croatia (42-45);
<https://www.researchgate.net/publication/274835301>
- Gregory, A., Lang, J., D., Early, G., C., Martin, Rebecca, L., Darnell. (1987). Endodormancy, Paradormancy, and Ecodormancy—Physiological Terminology and Classification for Dormancy Research. *Hortscience*, 22, 371-377.
- Chawla R., Sheokand A., Rai R. M., Sadawarti R. K. (2021). Impact of climate change on fruit production and various approaches to mitigate these impacts, *The Pharma Innovation Journal* 2021; 10(3): 564-571;
<https://www.researchgate.net/publication/359941232>



УНИВЕРЗИТЕТ У БАЊОЈ ЛУЦИ
UNIVERSITY OF BANJA LUKA
ПОЉОПРИВРЕДНИ ФАКУЛТЕТ
FACULTY OF AGRICULTURE

УНИВЕРЗИТЕТ У БАЊОЈ ЛУЦИ
ПОЉОПРИВРЕДНИ ФАКУЛТЕТ
Број: 10/3.1354/25
Датум: 02-06-2025



**КОМИСИЈА ЗА ПРЕГЛЕД, ОЦЈЕНУ И ОДБРАНУ ЗАВРШНОГ - МАСТЕР РАДА НА II
ЦИКЛУСУ АКАДЕМСКИХ СТУДИЈА ПОЉОПРИВРЕДНОГ ФАКУЛТЕТА**

1. Др Борис Пашалић, редовни професор, Пољопривредни факултет Универзитета у Бањој Луци, ужа научна област Хортикултура, председник,
2. Др Гордана Ђурић, редовни професор Пољопривредни факултет Универзитета у Бањој Луци, уже научне области Хортикултура и Очување генетичких ресурса, ментор – члан и
3. Др Борут Босанчић, ванредни професор, Пољопривредни факултет Универзитета у Бањаој Луци, ужа научна област Биометрика, члан.

Одлуком Наставно-научног вијећа Пољопривредног факултета број 10/3.634-8.11/24 од 15.03.2024. године именовани смо у Комисију за преглед, оцјену и одбрану мастер рада под насловом „Хистоцитолошка анализа грађе генеративних пупољака воћака“ кандидата Анастасије Ђурић, студента II циклуса студија.

Након прегледа зацршеног мастер рада подносимо,

НАСТАВНО-НАУЧНОМ ВИЈЕЋУ ПОЉОПРИВРЕДНОГ ФАКУЛТЕТА

ИЗВЈЕШТАЈ

о оцјени урађеног мастер рада

„Хистоцитолошка анализа грађе генеративних пупољака воћака“

Мастер рад студента Анастасије Ђурић је урађен у оквиру II циклуса студија Пољопривредног факултета студијског програма Биљне науке, усмјерења Воћарство под менторством проф. др Гордане Ђурић. Рад је написан на 38 страница А4 формата, са проредом 1,5 и садржи 21 оригиналну фотографију.

На почетку рада дате су: страница са подацима о комисији, страница за ријечима захвале, странице са сажетком на српском и енглеском језику и страница са садржајем.

У УВОДУ је указано да генеративни пупољци представљају основне репродуктивне структуре виших биљака и од пресудног су значаја за њихов животни циклус, као и за пољопривредну праксу те да је разумјевање хистоцитолошке грађе ових пупољака од великог значаја, за потребе контроле плодношења, као у селекцији и контроли квалитета садног материјала. Наглашено је да познавање унутрашње структуре генеративних пупољака омогућава прецизну процјену њиховог степена диференцијације, што је кључно за предвиђање њихове способности да формирају цвјетове, односно плодове. Степен диференцијације варира у зависности од врсте, старости стабла и фазе развоја у којој се оно налази. Рано препознавање ових фаза има директну примјену у вријеме резидбе, калемљења и других агротехничких мјера.

ЦИЉ ИСТРАЖИВАЊА. Основни циљ овог завршног рада је детаљна хистоцитолошка анализа генеративних пупољака код шест врста воћака (црна рибизла, купина, малина, лијеска, смоква, боровница) у зимском и еколошком мировању анализом трајних парафинских пресека. Циљ рада је и савладавање лабораторијске технике трајних хистолошких препарата за свјетлосну микроскопију - парафинска техника од стране студената. Значај познавања метода хистоцитолошке анализе грађе пупољака важно је у оцјени родног потенцијала воћака. Разумијевање структуре и развоја пупољака на ћелијском и ткивном нивоу (хистоцитолошки методи) важно је за: рану процјену родности воћака, односно способност пупољака да се касније развију у плодове; за идентификацију типова пупољака да ли су вегетативни или генеративни; за праћење стадија развоја пупољака у различитим временским периодима, што помаже у одређивању када је народни потенцијал највиши.

ПРЕГЛЕД ЛИТЕРАТУРЕ. Преглед литературе аналитички је подјелењен на слиједећа поглавља: Морфологија воћака; Тачке раста на надземном систему воћака; Климатске промјене и воћарство; Годишњи циклус воћака, Органогенеза воћака.

У поглављу о морфологији воћака наводи се да се иста посматра као језик којим воћке говоре о себи, о условима живота као и о примјењеним агро и помотехничким мјерама у системима гајења. Без одговарајућег познавања морфологије није могуће бавити се ни биолошким ни

физиолошким истраживањима у воћарству. Морфологија воћака се у ширем смислу дефинише као унутрашња грађа, развојни процеси и спољашњи облик на свим нивоима организације - од ћелијског и хистолошког, до нивоа цјеловитог организма, односно хабитуса.

У поглављу о тачкама раста на надземном систему, наведене су класификације тачака раста, међу којима и нормалне тачке раста односно пупољци. Описане су категорије пупољака, а посебно су обрађени генеративни пупољци као тема овог мастер рада. Код описа генеративних пупољака наглашено је да постоје значајне разлике између појединих група воћака у степену диференцијације ових пупољака у периоду мировања.

У поглављу о климатским промјенама и воћарству наглашено је да су они међусобно повезани на више начина, јер су климатске промјене главни узрок абиотичких и биотичких стресова који штетно утичу на пољопривреду. Већина усјева је осетљива на високе температуре, сушу, поплаве и измрзавање током критичних развојних фаза. Остали утицаји на усјеве су индиректни, преко утицаја на процесе у земљишту, динамику хранљивих материја и штеточине. У пупољцима се током периода мировања дешавају бројне физиолошке промјене, до цвјетања у прољеће. Неповољни услови (нпр. јака хладноћа, суша и др.) могу изазвати продужено мировање, односно еко-дормантност, као и прерано кретање вегетације.

У поглављу о годишњем циклусу, наглашено је да када је у питању филогенетски развој, воћне врсте су прилагодиле интензитет животних функција климатским условима и у својој генетичкој конституцији уградиле прилагођеност сезонским промјенама метеоролошких фактора у току једне године. Какви год климатски услови били у питању, постоје периоди за активну вегетацију и периоди у којима су мање повољни услови. Ови периоди су најбоље манифестовани код листопадних воћних врста које се налазе у умјерено - континенталним климатским условима. Код њих се види јасан прелаз између периода вегетације и периода мировања.

У поглављу о органогенези воћака дат је преглед главних фаза у том процесу и наведено да се редослијед у формирању и развоју органа назива циклус органогенезе. Циклус органогенезе дефинише се као морфолошко обликовање процеса раста и развоја на нивоу ткива, органа и хабитуса. Сви привремени и трајни органи воћке се изграђују дијељењем ћелија меристематског ткива вегетационе купе (повећањем њиховог броја као видом раста) и њиховим растом и диференцијацијом. Растење подразумјева иреверзибилно повећање величине или садржаја, а диференцијација квалитативну промјену облика, односно функције.

МАТЕРИЈАЛ И МЕТОД РАДА. Рад у лабораторији подразумјевао је савладавање израде трајних хистолошких препарата, као и провјеру да ли парафински блокови послуже 25 година

чувања на собној температури у лабораторији могу да дају хистолошке пресеке ткива без структуралних промјена и деградације. За хистоцитолошку анализу генеративних пупољака воћака користили су се парафински блокови преузети из архиве парафинских блокова Лабораторије за хистологију и цитогенетику Института за хортикултуру Пољопривредног факултета Универзитета у Бањој Луци. Парафински блокови су претходно припремљени фиксацијом по Новашину (фиксатив за ембрионална ткива: 1 % CrO + формалин + глацијална сирћетна киселина), а инклузија у парафин (+55°C) извршена кроз дехидратацију до апсолутног алкохола и потом преко ксилола до парафинских блокова. Укупно је обрађено 170 парафинских блокова. Прегледом добијених хистолошких препарата извршена је фотодокументација хистолошке грађе генеративних пупољака 6 воћних врста (боровница, црна рибизла, малина, купина, смоква и лијеска). Препарати су посматрани под свјетлосним микроскопом Leica DFC310 FX (Њемачка) и фотодокументовани интегрисаним дигиталним фотоапаратом.

РЕЗУЛТАТИ И ДИСКУСИЈА. Хистоцитолошка анализа генеративних пупољака код шест врста воћака (црна рибизла, купина, малина, лијеска, смоква, боровница) у зимском и еколошком мировању анализом трајних парафинских пресека показала је сљедеће:

Малина. Мјешовити пупољци малине садрже генеративне компоненте без вегетационих купа – током цијелог периода мировања и почетка вегетације у пазусима листова не формирају се вегетационе купе, што потврђује њихову морфологију и функционалну специфичност.

Развој цвасти почиње током мировања, а интензивира се пред почетак вегетације – још у фебруару се уочава основа флоралног меристема, док се у марту и априлу формирају вршни и бочни цвјетови, укључујући примордија чашичних листића.

Постоји јасан развојни континуитет кроз три фенофазе – од диференцираних примордија цвасти и листова у физиолошком мировању, преко почетне иницијације цвјетова у еколошком мировању, до готово потпуног формирања цвјетних органа у прољеће.

Морфологија пупољка одражава затворени тип цвасти код малине – вршни цвијет се диференцира први и доминира, а остали (бочни) се формирају касније, што указује на детерминисану и хијерархијску организацију генеративног развоја.

Купина. Зимски пупољци купине имају детерминисани развојни потенцијал – већ у фази мировања, апекс горњих пупољака је генетички усмјерен ка формирању плодносног младара и не може повратити вегетативну функцију.

Горњи и доњи пупољак у серијалном распореду се хистолошки разликују квантитативно, али не и квалитативно – разлике се огледају у величини, броју листића и примордијама, док је у оба случаја присутан меристематски апекс.

У прољећном развоју долази до диференцијације генеративних структура – осовина пупољка развија примордије листова и осовину цвасти, док се у вршном цвијету формирају чашични и крунични листићи, антере и плодници, што указује на затворени тип цвасти.

Црна рибизла. Пупољци црне рибизле су типични мјешовити пупољци воћака – садрже примордије листова, цвасти и вегетационих купа, што их анатомски и функционално јасно класификује као мјешовите.

Осовина пупољка је скраћена и проширена, с више цвасти – на њој се сегментирано налазе примордије једне до четири цвасти, што је особеност у односу на друге јагодасте воћке попут малине и купине.

Рана диференцијација цвјетних структура изражена је већ током мировања – примордија чашичних и круничних листића, антера, сјемених заметака и трихома јасно су развијене, што показује напредну припрему за цвјетање.

Присутност трихома на хипантијуму упућује на специфичност рибизле – ови мирисни трихоми су карактеристична анатомска особина која доприноси јединственом ароматском профилу плода.

Боровница. Пупољци боровнице су чисто генеративни и добро диференцирани већ током физиолошког мировања – сви елементи појединачног цвијета (чашични и крунични листићи, антере и оваријум) јасно су развијени унутар цвјетних пупољака.

Цваст боровнице је типичан грозд (рацемус) – осовина цвасти носи појединачне цвјетове распоређене бочно, што је карактеристично и разликује боровницу од других јагодастих врста.

Заштитни листићи су кожаст и формирају вишеслојну заштиту – ово указује на прилагођеност пупољака боровнице зимским условима и заштиту диференцираних генеративних органа.

Анатомски, цвјетови су готово потпуно развијени већ у мировању – антере садрже јасно диференцирано ткиво зида и локула, док се у оваријуму налази централно ткиво плацентације са почетком примордијама сјемених приметака, што показује висок ниво унутрашње организације и спремност за прољећни развој.

Лијеска. Лијеска има изразиту спољну диференцијацију пупољака – мушке цвасти (ресе) и женски мешовити пупољци су морфолошки и функционално одвојени, што је типично за једнодомне врсте с одвојеним цвјетовима.

Мушки цвјетови у ресама су потпуно развијени и функционални већ у мировању – хистолошки су све антере испуњене зрелим, способним поленом, при чему је степен диференцираности једнак дуж целе ресе, што омогућава истовремено отпуштање полена.

Женски цвјетови се развијају унутар мјешовитих пупољака – на врху осовине пупољка формира се сегментирана осовина цвасти с по двије брактеје које носе примордије женских цвјетова, у овој фази са стигматичним стубићима и оваријалним меристемом.

У пупољцима развој је функционално започет, али потпуно – диференциране су кључне структуре (стигме и оваријални меристем), док остали цвјетни органи још нису формирано.

Смоква. Смоква има јасно раздвојене типове пупољака – вегетативне пупољке са ниским степеном диференцираности и женске мешовите пупољке које на сегментираној осовини носе примордије листова и детерминисане меристеме за развој женских цвасти.

Женски мјешовити пупољци развијају сложене цвасти – сиконије, које се у прољеће диференцирају сукцесивно, при чему положај пупољака на гранчици утиче на облик и развој цвасти.

У фази раног прољетног развоја у сиконијама се налазе бројни примордији женских цвјетова затвореним листићима остиолума, а исход њихове плодности зависи од опрашивања осицама *Blastofaga*, што је кључно за формирање плодносних цвасти.

Вегетативни пупољци су једноставније грађени, са неколико љуспастих листића који прекривају вегетацију купуса, док се у женским пупољцима одвија комплексан развој родних структура које ће формирати родне младе и плодносне цвасти.

СПИСАК КОРИШЋЕНЕ ЛИТЕРАТУРЕ. У раду је коришћен више од 40 иностраних и домаћих литературних извора.

ОЦЈЕНА ВАЛИДНОСТИ РАДА И ЗАКЉУЧАК

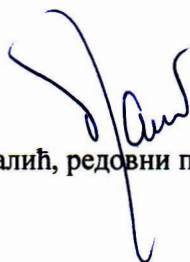
Након прегледа урађеног мастер рада "*Хистоцитолошка анализа грађе генеративних пупољака воћака*" Комисија констатује да је Анастасија Ђурић, студент II циклуса студија, доказала да је на основу знања стеченог током студија овладава заданом темом, да је тему обрадила по предвиђеној методологији, да зна да користи стручну литературу и терминологију, као и да је исправно наводи. Рад представља самосталан научно-стручни рад студента. На основу наведеног, као и извјештаја о провјери оригиналности мастер рада,

Комисија констатује да рад задовољава критеријуме за завршне – мастер радове, прописане Правилима студирања на I и II циклусу студија Универзитета у Бањој Луци.

На основу свега наведеног Комисија предлаже Научно-наставном вијећу Пољопривредног факултета да **прихвати извјештај и позитивну оцјену** мастер рада студента Анастасије Ђурић, а да се кандидат позове на јавну одбрану.

2. јун 2025. године.

КОМИСИЈА



Др Борис Пашалић, редовни професор,
предсједник



Др Гордана Ђурић, редовни професор,
ментор – члан



Др Борут Босанчић, ванредни професор,
Члан

ИЗЈАВА О АУТОРСТВУ

Изјављујем да је
мастер/магистарски рад

Наслов рада: Хистоцитолошка анализа грађе генеративних пупољака воћака

Наслов рада на енглеском језику: Histocytological analysis of the generative bud structure in fruit trees

ИЗЈАВА О АУТОРСТВУ

- резултат сопственог истраживачког рада,
- да мастер/магистарски рад, у цјелини или у дијеловима, није био предложен за добијање било које дипломе према студијским програмима других високошколских установа,
- да су резултати коректно наведени и
- да нисам кршио/ла ауторска права и користио интелектуалну својину других лица.

У Бањој Луци 13.06.2025.
Изјава 2

Потпис кандидата

Anastasija Đurić

Изјава којом се овлашћује Пољопривредни факултет/ Академија умјетности
Универзитета у Бањој Луци да мастер/магистарски рад учини јавно доступним

Овлашћујем Пољопривредни факултет/Академију умјетности Универзитета у Бањој Луци да мој мастер/магистарски рад, под насловом

Хистоцитолошка анализа грађе генеративних пупољака воћака

који је моје ауторско дјело, учини јавно доступним.

Мастер/магистарски рад са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату, погодном за трајно архивирање.

Мој мастер/магистарски рад, похрањен у д и г и т а л н и р е п о з и т о р и ј у м Универзитета у Бањој Луци, могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (*Creative Commons*), за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство
2. Ауторство - некомерцијално
3. Ауторство - некомерцијално - без прераде
4. Ауторство - некомерцијално - дијелити под истим условима
5. Ауторство - без прераде
6. Ауторство - дијелити под истим условима

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци, кратак опис лиценци дат је на полеђини листа).

У Бањој Луци 13.06.2025.

Потпис кандидата

Анастасија Дарић

Изјава 3

**Изјава о идентичности штампане и електронске
верзије мастер/магистарског рада**

Име и презиме аутора Анастасија Ђурић

Наслов рада Хистолошка анализа грађе генеративних пупољака воћака

Ментор Проф. др Гордана Ђурић

Изјављујем да је штампана верзија мог мастер/магистарског рада идентична електронској верзији коју сам предао/ла за дигитални репозиторијум Универзитета у Бањој Луци.

У Бањој Луци 13.06.2025.

Потпис кандидата

Anastasija Djuric