

Aleksandar Tucović¹

UDK 575.113

Milan Mataruga²

Прегледни рад

RAZMERA GENOMA ORGANIZAMA I PARADOKS KOLIČINE DNK

Izvod: U radu je prikazan genom kao osnova genetičke konstitucije organizama, razmere genoma različitih organizama i njihova složenost, i paradoks variranja količine DNK (paradoks "C value"). Utvrđene količine i kolebanja sadržaja DNK ukazuju da je evolucija genoma neobično složena i do danas samo površno izučena.

Ključne reči: Genom, plazmon, kariotip, količina DNK, C value, diploidizacija, gensistematika, evolucija.

GENOME EXCHANGE OF QUANTITY ORGANISMS AND THE PARADOX OF DNA

Abstract: This paper presents a genome as the basis of genetic constitution of an organisms, the proportions of genomes in different organisms and their complexity, as well as the paradox of DNA quantity variation (paradox C value). The determined quantities and fluctuations of DNA point out that genome evolution is very complex, but so far it has been only superficially studied.

Key words: genome, plasmone, caryotype, DNA quantity, diploidization, gene-systematics, evolution.

¹ Aleksandar Tucović, redovni profesor u penziji, Šumarski fakultet - Beograd

² Milan Mataruga, docent, Šumarski fakultet, Banja Luka, e-mail: mmilan@blic.net

UVOD

Hipoteza T. Morgana o zavisnosti između broja gena i složenosti organizama objavljena je 1932. godine (Raff and Kauffman, 1986.). Kasnije, nove generacije istraživača utvrdile su da se geni sastoje iz DNK, a dobijena je i jasnija predstava o njima, ali je zavisnost između broja gena i složenosti organizama ostala i dalje neobjašnjena. Izmerene količine DNK sadržane u haploidnom ("C value") ili diploidnom genomu (2 "C value") označene su kao svojstvo genoma "C value", odnosno 2 "C value". Interes ka izučavanju biljaka na molekularnom nivou poslednjih decenija znatno se uvećava u vezi sa uspesima genetičke inženjerije na nivou gena, hromozoma i ćelija. Obavljena istraživanja otkrila su značaj razmere gena, genoma, kao i kolebanja količine DNK u genomima pojedinih vrsta koji dozvoljavaju principijelno nove metode identifikacije genoma i genotipova za ostvarivanje genomne i genetičke analize gajenih biljaka i njihovih korovskih pratilaca.

GENOM - OSNOVA GENETIČKE KONSTITUCIJE ORGANIZAMA

Genom biljaka, kao i drugih organizama, predstavlja centralan genetički sistem ćelije, lokalizovan u jedru, izražen u strukturama hromozoma, a organizovan na nivou nukleinskih kiselina (DNK i RNK) i belančevina. Glavni problemi istraživanja genoma biljaka su izučavanje njegove prirode, porekla, upoznavanje njegovog genetičkog potencijala i proširenje oplemenjivanja na korovske vrste biljaka u cilju obogaćivanja genofonda savremenih sorti. Rešenja ovih problema su moguća na osnovama fundamentalnih istraživanja organizacije genoma biljaka. Prvobitno, genom je bio objekat istraživanja citologa i citogenetičara. Utvrđivan je bazni broj hromozoma, karakterističan za polne (n) i diploidne ćelije ($2n$). Broj, dimenzije i forma metafaznih hromozoma bili su citogenetski parametri opisa vrsta i prvi kriterijumi za genomnu analizu potomaka pri unutarvrstnim i međuvrstnim ukrštanjima. U somatskim ćelijama organizama broj hromozoma je udvojen i gradi karakterističan za vrste - kariotip. U organelama citoplazme postoje prostiji genetički sistemi, koji izgrađuju plazmon ili plazmotip. Zajedno sa genomom i plazmonom ćelije obrazuje genotip.

Genom i plazmon su objekti intenzivnog proučavanja biologa raznih profila, opremljenih savremenom tehnikom i usavršenim metodama istraživanja. Broj hromozoma semenica koleba se od $2n = 4$ (*Haploppapus gracilis*; *Zingeria bieberstiana* i *Colopodium versicolor*) do $2n = 500$ (vrste *Kalanchoe*), a kod drveća i žbunja od 12 (*Cercis canadensis*, *Elaeagnus angustifolia*, *Hippiphae rhamnoides*) do $2n = 308$ kod crnog duda (*Morus nigra* L.). Druga vrsta sa visokim brojem hromozoma je kod žbunja iz roda *Buddleia* (*B. colvieli*), stranoj vrsti, kod koje je $2n =$ cca 300 i 304. Distribucija 650 vrsta drveća i žbunja (polikotila, dikotila i monokotila) prema haploidnim brojevima hromozoma prikazana je u tabeli br. 1 (Tucović i Isajev, 1995.). Kako se iz tabele br. 1 uočava 15,7% vrsta ima osnovni broj hromozoma od 6 - 9, oko 69% ima osnovne brojeve od $n = 10 - 21$, a 15,1% vrsta drveća i žbunja od $n = 22$ do $n = 154$. Viši osnovni brojevi hromozoma obrazuju skoro neprekidan aneuploidan red od $n = 14$ do $n = 85$, taj niz se produžava sa mnogobrojnim prelazima i retkim skokovima do $n = 160$. Najviši broj hromozoma u svetu biljaka je utvrđen za paprat - *Ophioglossum reticulatum*, sa $n = 630$ odnosno $2n = 1260$. Haploidan, odnosno diploidan broj hromozoma, karakterističan je za svaku vrstu, obično je u korelaciji sa dužinom života pojedinih vrsta, sistemima razmnožavanja: inbriding, autbriding, apomiksis, autovegetativno razmnožavanje (npr. trave, zeljaste biljke, žbunje, drveće). Usled toga uočava se postepeni povratak ka ranijim hipotezama, prema kojima promene broja hromozoma imaju mnogo veći značaj u specijacijama, a i u procesima oplemenjivanja drveća i žbunja (Isajev, Tucović, Šijačić-Nikolić i Mataruga, 1996). Dovoljno visoke vrednosti sa $n = 19$ do $n = 21$, koje se sreću kod filogenetski starijih familija (tabela br. 2), rezultat su drevne poliploidije. Podgrupe sa umereno visokim brojevima, takođe su drevnog porekla. Prema ovom shvatanju, može se sa visokom sigurnošću usvojiti da su mnoge vrste drveća i žbunja sa visokim osnovnim brojevima hromozoma, sadašnji diploidi, u stvari sekundarni diploidi, odnosno drevni poliploidi. Naime, davno nastali poliploidi više liče na diploide od novoobrazovanih poliploida. Ovaj evolucionni proces označen je kao diploidizacija poliploida (Isajev et al, 1996). Diploidizacija utiče kako na citološka svojstva, tako i na njihovu genetičku konstituciju (plodnost, otpornost, adaptivnost i segregaciju kao kod diploida), što je od velikog značaja za dalji proces oplemenjivanja. Adaptivnost drveća i žbunja na nepovoljne uslove sredine se ne javlja kao rezultat pojedinačnih svojstava, već na osnovama funkcionisanja genoma kao celine. Integrisanost

svojstava, koja se ostvaruje diploidizacijom drevnih poliploida, obezbeđuje novi nivo adaptivnosti sekundarnih poliploida na nepovoljne faktore sredine. Zbog toga, veliki praktični značaj ima proučavanje mehanizama i faktora koji determinišu brzinu obrazovanja adaptivnih genotipova drveća. Za oplemenjivanje drveća neobično su važni upravo oni mehanizmi koji obezbeđuju odgovarajuću adaptivnost u prirodnim uslovima pod dejstvom prirodne selekcije. Na žalost, podaci iz ove oblasti su malobrojni. Intenzivnija kariološka istraživanja i kartiranje gena su već danas neophodni za uspešno obogaćivanje polaznog materijala za dalje oplemenjivanje drveća i žbunja (Tucović, 1990).

Tabela 1. Distribucija 650 vrsta drveća i žbunja umerenog područja po haploidnim brojevima hromozoma (na osnovama podataka više autora)

Table 1. Distribution of 650 tree and shrub species of temperate region, per haploid numbers of chromosomes (after several authors)

Takson	Broj vrsta	Haploidni broj hromozoma (n)							
		Haploid number of chromosomes (n)							
Taxon	Number of trees	6 - 9	10 - 11	12 - 14	15 - 18	19 - 21	22 - 50	51 - 100	101- 160
<i>Spermatophyta</i>	111	5	32	73	0	0	1	0	0
<i>Magnoliophytina:</i>									
<i>Magnoliatae</i>	521	97	16	164	86	68	73	15	2
<i>Liliatae</i>	18	0	3	1	4	3	7	0	0
N:	650	102	51	238	90	71	81	15	2
%	100%	15,7 %	69,2 %				15,1 %		

Poznato je da molekularnu osnovu genetičkih funkcija genoma i plazmoma eukariota, u tom broju i biljaka, čini DNK preko koje mogu biti iskazani njihovi osnovni parametri - razmera i obim genetičke informacije. DNK određuje linearni karakter organizacije genetičkih elemenata, a hromozomi njihovu prostornu organizaciju uz neposredno učesće belančevina. Belančevine imaju vodeću ulogu u svim, bez isključenja molekularno - genetičkim procesima i svaki drugi složen biološki sistem, genom se danas razmatra sa aspekta molekularne i biohemijske genetike sa različitih aspekata. U najvećem broju radova za utvrđivanje količine ili nukleotidnog sastava jedarne DNK, korišćen je metod hemijske hidrolize preparata "totalnih" DNK sa docnijom hromatografijom i

spektrometrijom. Pretpostavljalo se da sadržaj DNK u ćelijskim organelama nije velik i da njihovo prisustvo nema suštinski značaj na kvantitativnu analizu sadržaja DNK i iskazan u parovima nukleotida ili pikogramima ($\text{pg} = 10^{-12} \text{ g}$), svojstva značajnih sa aspekta primenjene genetike i selekcije.

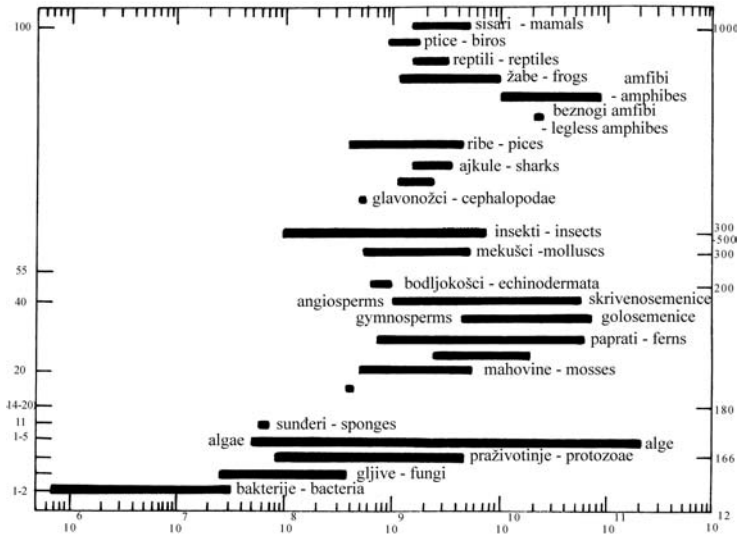
RAZMERE GENOMA I NJIHOVA SLOŽENOST

Razmere genoma organizama određivane su i prema ukupnom broju parova nukleotida DNK, ili su iskazivane u pg (pikogramima tj. 10^{-12} g), a složenost elemenata DNK prema broju tipova ćelija i količini bioloških termina. Prve predstave o strukturi i evoluciji DNK biljaka, ostvarene su na osnovu analiza podataka o nukleotidnom sastavu tj. sadržaju GC i AT para. Saglasno savremenim podacima, sadržaj GC para DNK skrivenosemenica varira od 35% do 50%. Međutim, varijabilnost sastava DNK u granicama dve klase *Magnoliatae* (dikotila) i *Liliatae* (monokotila) statistički nije opravdana (tabela br. 2), mada se količina minornih nukleotida DNK kod raznih vrsta skrivenosemenica može znatno razlikovati (Antonov, 1988 i drugi). Antonov je 1972. godine sa saradnicima izneo hipotezu, prema kojoj znatne razlike u sastavu jedarne DNK svedoče o visokom tempu evolucije genoma skrivenosemenica. Za filogenetska istraživanja botaničara, prema ovim autorima, sastav parova DNK je malo informativan s obzirom da su razlike između srednjih vrednosti upoređivanih taksona često male, a granice variranja svakog od taksona znatne. Na slici br. 1 prikazane su razmere krupnijih taksonomskih grupa organizama prema broju nukleotidnih parova u lancima DNK, a složenost elemenata DNK prema broju tipova ćelija i broju bioloških termina. Ovako prikazana orijentaciona procena razmera i složenosti sadržaja genetskih informacija za navedene taksonomske grupe, moguća je ako pretpostavimo da se informacije, odnosno geni sastoje u proseku od niza od po 1500 nukleotidnih parova. Najsitniji virusni genomi sadrže svega po nekoliko gena. Najmanji broj nukleotidnih parova (n.p.) od $0,7 \times 10^6$ n.p. evidentiran je za bakterije i smatra se minimalnom razmerom genoma, neophodnog za život ćelije - organizma. Analognim načinom za gljive, najniži haploidan broj koji je ekvivalentan broju od 10000 gena (svaki sa po 1500 n.p.), evidentiran je kod kvasca i uzima se za minimalnu razmeru genoma eukariotskih organizama. Genomi viševićijskih praživotinja imaju razmere genoma kao kod gljiva i bliski su minimalnim vrednostima

broja n.p. algi. Neke vrste gljiva imaju složen genom i količine DNK za razne vrste mogu se razlikovati i 10 puta. Kod složenih organizama količina "C value" varira u širokim granicama (mahovine, paprati, golosemenice i skrivenosemenice npr.). Za ma koju grupu, za koju je ispitan dovoljan broj vrsta, prvo se utvrđuju minimalne vrednosti "C value" DNK jer su one najkomparativnije vrednosti date grupe sa drugim taksonomskim grupama. U mnogim grupama se uočava obično širok dijapazon vrednosti "C value", što je rezultat poliploidije, diploidizacije drevnih poliploida, itd. U nekim slučajevima se ovaj dijapazon osetno proširuje kao rezultat diploidizacije poliploida, poliploidije. Čak i u granicama jednog roda (npr. kod diploidnih vrsta skrivenosemenica) razlike u sadržaju DNK su mnogostruke. Ako rod uključuje i poliploidne vrste, ovaj razmak se uvećava (tabela br. 3). Informacije navedene u tabeli br. 3 ilustruju značaj plastičnosti genoma viših biljaka (optička gustina jedara obojenih po Feugen-u određivana je uz pomoć optičkog dozimetra). Preparati urađeni od sinhroniziranih tkiva korenčića su fiksirani, hidrolizovani, obeljeni i skenirani pri 500 nm; 1 pg = $0,965 \times 10^9$ p.n.). U jedrima biljnih ćelija funkcionišu mehanizmi, koji dovode do kvantitativnih izmena sadržaja DNK - bilo udvajanjem ukupnog sadržaja, bilo pojedinih njenih funkcija. Usled toga, rešenje problema filogeneze skrivenosemenica leži u njihovom kompleksnom istraživanju.

Tabela 2. Dovoljno visoki haploidni osnovni brojevi hromozoma kod nekih drevnih familija drveća i žbunja
Table 2. Sufficiently high haploid basic numbers of chromosomes in some ancient families of trees and shrubs

Familija Family	Haploidni (n) broj hromozoma Haploid (n) number of chromosomes
<i>Magnoliaceae</i>	19
<i>Trochodendraceae</i>	19
<i>Cercidophyllaceae</i>	19
<i>Salicaceae</i>	19
<i>Hippocastanaceae</i>	20
<i>Platanaceae</i>	21



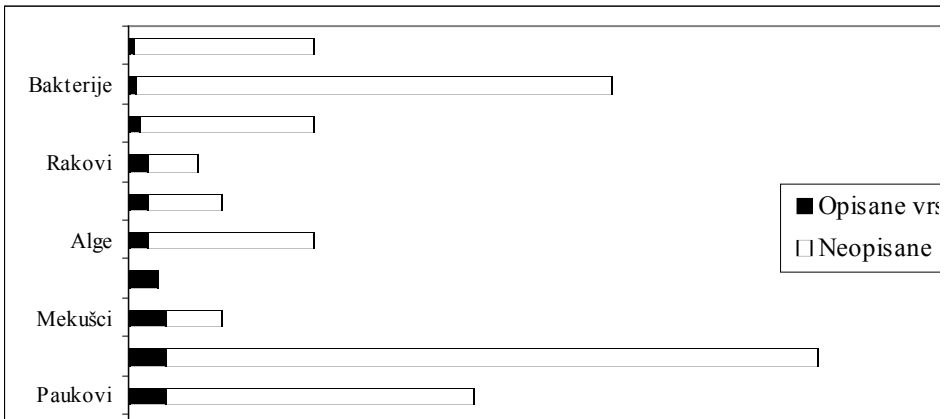
Sl. 1. Veličina haploidnog genoma, iskazana preko broja pari nukleotida (Bostock and Sumner, 1981)
Figure 1. Size of haploid genome, expressed by the number of nucleotide pairs

Tabela 3. Granice variranja i sadržaj nukleotidnih parova DNK u dve klase skrivenosemenica
Table 3. Variation limits and the content of nucleotide pairs of DNA in two classes of Gymnosperms

Klase Classes	Granice variranja Variation limits	Sadržaj GC para u % Content of GC pair in %
<i>Magnoliatae</i>	34,3 - 47,3	40,10 ± 15,30
<i>Liliatae</i>	36,6 - 51,0	43,40 ± 15,00

Kao pravilo, količina "C value" ima tendenciju uvećanja sa povišenjem složenosti organizama (slika br. 1). Svakako da mnoge vrste u jedru sadrže znatno veću količinu DNK od one koja je potrebna za kodiranje belančevina. Direktno upoređivanje relativne složenosti organizama, koji se odlikuju različitom morfološkom organizacijom, veoma je komplikovano. Ipak, postoje dva pokazatelja koja mogu služiti kao približne mere: broj tipova ćelija karakterističnih za datu grupu organizama i broj bioloških termina, korišćenih od sistematičara za njihov opis (slika br. 1). Na slici br. 1 dat je pregled razmera i složenosti genoma za krupnije taksonomske grupe organizama. Crnim trakama prikazane su vrednosti razmera haploidnih genoma ("C value") za krupne tak-

sonomske grupe (taksone). Grupe su raspoređivane prema porastu morfološke složenosti - najprostije pri osnovi, a najsloženije pri vrhu. Na vertikalnim osama za neke grupe data su dva kriterijuma složenosti: broj tipova ćelija (levo) i broj opisanih bioloških termina (desno). Teorijsko opravdanje broja tipova ćelija polazi od hipoteze da broj diferenciranih tipova ćelija u organizmima zavisi od broja stabilnih sadržaja nastalih kao rezultat regulatornih interakcija, mogućih u granicama ovog ili onog genoma (Raff and Kauffman, 1986.). Utvrđivanje broja tipova ćelija korelativno prostih organizama je relativno jednostavno. Tako npr. kod bakterija postoje dva tipa ćelija (vegetativne i spore), kod kvasca 3-4 tipa, algi i gljiva cca 5 tipova, sundera 11, kod biljaka 20 do 40, a u organizmu čoveka ima 100 tipova. Ocena složenosti dopunjena je i brojem bioloških termina, korišćenih od sistematičara za njihov opis. Broj termina zavisi od znanja i prakse sistematičara za različite grupe i manje je objektivna. U celini, broj korišćenih termina je grub pokazatelj morfološke složenosti. Glavni kriterijum je broj ćelijskih tipova, a broj termina sekundaran s obzirom da mnoge postojeće vrste nisu još ni opisane (slika br. 2). Hipotetičan broj do sada neotkrivenih i neistraženih vrsta u okviru najvažnijih grupa organizama bi bio između 3,5 do fantastičnih 80 miliona. Iz ove pretpostavke proizilazi da je nauci još uvek nepoznat veliki deo ukupnog biodiverziteta Jugoslavije (Stevanović, 1996).



Slika. 2 Brojevi opisanih vrsta i umerena procena postojećih neopisanih vrsta za glavne grupe organizama (prema Stevanoviću, 1996.)

Figure 2. Numbers of described species and a moderate estimation of the existing undescribed species for major groups of organisms (after Stevanović, 1996)

PARADOKS VARIRANJA KOLIČINE DNK

Nepobitno je da se biljke veoma mogu razlikovati ne samo po linearnom sastavu DNK, već i u količinama DNK po haploidnom kompleksu. Ova pojava označena je kao: "C value" paradoks. Za genome viših biljkaka karakteristično je isključivo široko variranje kvantitativnog sadržaja DNK u jedru. "C value" paradoks direktno je povezan sa problemom "prekobrojne", funkcionalno neaktivne DNK. Više biljke, korovske vrste, predstavljaju idealnu grupu za svestrano proučavanje prekomerne DNK, s obzirom da mogu biti istraživani genomi koji su filogenetski bliski unutar jedne iste vrste, a i srodnih vrsta, koje sadrže praktično istu genetičku informaciju, neophodnu za realizaciju ontogeneze, ali koja se razlikuje po vrednostima "C value". Za sistematičare biljaka podaci o "C value" mogu imati poseban interes pri analizama hibridnog porekla vrsta biljaka. Naime, hibridne vrste se jako razlikuju po "C value", obično po nestabilnim vrednostima.

Podaci o veličini genoma, njihovoj složenosti i njihova varijabilnost za mnoge srodne vrste biljaka, ukazuju da "C value" paradoks ima tri aspekta.

Prvi aspekt ukazuje na odsustvo jasne korelacije između razmera i složenosti organizacije genoma. U nekim slučajevima primitivniji organizmi imaju daleko veći genom od savršenijih srodnika. Drevne i savremene grupe organizama razlikuju se po uzrastu i brzinama morfološke evolucije. *Ginkgo biloba*, predstavnik familije *Ginkgoaceae* nastao je pre 250 miliona godina i do danas se nije evoluciono izmenio, a najmlađe taksonomske grupe klase *Magnoliathae* (dikotile) četiri puta su mlađe, a odlikuju se neverovatnom evolucionom dinamikom. Visok sadržaj DNK u genomu, evidentiran kod primitivnih formi, odražava genetske duplikacije, a ne sticanje nove genetičke informacije.

Drugi aspekt paradoksa iskazuje se u pojavi da u granicama srodnih organizama, veoma srodnih po morfološkoj složenosti i po nivou evolucionog razvitka, često se zapažaju silne razlike u veličini genoma npr. u rodu *Vicia* svojstvo C vrednosti može se razlikovati i do 4 puta. Na osnovama citološke analize, utvrđeno je da razlike u svojstvima "C value" nisu rezultat isključivo poliploidije; istina, unutar istraživanih vrsta roda *Vicia* su i dva poliploida. Ipak, razlike u sadržaju DNK uzimaju se uglavnom kao rezultat niza lokalnih duplikacija, što dovodi do proporcionalnog izduživanja hromozoma.

Brojni autori ukazuju da se od ukupne količine DNK u jedru transkribuje na iRNK samo 3% do 20% genetičkih informacija. Kontrola njihove transkripcije ostvaruje se u sekvencaima koje obuhvataju cca po 50 n.p. strukturnih gena. Rezultati izučavanja genske ekspresije još uvek nisu jasni, ali oni ukazuju na postojanje raznovrsnih elemenata, smeštenih u DNK: satelitna DNK (nizovi nukleotida koji se mnogostruko ponavljaju), grupa funkcionalno zavisnih gena od kojih svaki kontroliše poseban protein (klaster geni), mobilni elementi DNK i dr. Ekspresija gena se, izgleda realizuje u procesima transkripcije i translacije. Na ovu pretpostavku navode opažanja na gigantskim hromozomima, kod kojih je diferenciranje uočljivo vezano sa karakterom transkripcije. U regulaciji genske ekspresije učestvuju i lokalni regulatorni geni.

Pitanje o razmerama transkripcionih jedinica DNK ima, takođe, odlučujući značaj za uočavanje trećeg aspekta svojstva "C value" paradoksa. Naime, evolucija organizama ne zahteva samo uvećanje broja gena već zahteva i nove, specifične gene. Pojava novih gena omogućava kako sporu, tako i skokovitu evoluciju organizama. Kod skrivenosemenica npr. pojava brojnih evolucionih novina objašnjava njihovu više ili manje eksplozivnu ekspanziju i dinamiku od njihove pojave na Zemlji do danas.

Tri uočena aspekta "C value" paradoksa: (1) odsustvo direktne zavisnosti između razmera genoma i složenosti organizama; (2) kolebljivost sadržaja DNK kod srodnih organizama i (3) pojava novih specifičnih gena tokom evolucije organizama, svakako doprinosi razrešavanju prirode svojstava "C value" paradoksa i ukazuje na potrebu dubljeg proučavanja svojstava DNK grupa eukariotskih organizama. Metodom kloniranja DNK npr. omogućeno je izdvajanje kod eukariota pojedinih gena i proučavanje njihove strukture. Većina gena pokazala se prekinutim (split gena) na nekoliko kodirajućih fragmenata (egzona), razdvojenih nekodirajućim fragmentima (intronima). Postojanje introna u znatnom stepenu otklanja dilemu oko svojstava "C value" paradoksa. Introni sadrže duplirane i unikalne sekvence nukleotida. Njihova ukupna dužina ne retko prelazi kodirajuću sekvencu i za 10 puta. Očigledno je da prekinuti geni imaju važnu ulogu u regulaciji koordinacije genske ekspresije u eukariota i da obezbeđuju znatnu evolucionu plastičnost.

Tabela 4. Sadržaj DNK u jedrima vrsta ili sorti žitarica, izmeren citofotometrijski (prema Andonovu, 1988)
 Table 4. DNA content in nuclei of cereal species and varieties, measured cytophotometrically (after Andonov, 1988)

Vrsta, sorta Species, cultivated variety	Broj istraženih jedara Number of nuclei	Srednja vrednost optičke gustine u uslovnim jedinicama Mean value of optical density in continental units	Količina DNK na profazno jedro - 2 C value u pg Amount of DNA on prophase nucleus - 2 C value in pg	Razmer genoma p.n. x 10 ⁹ Genome proportion
<i>Triticale</i> AD - 432	100	106,38 ± 0,54	51,60 ± 0,74	24,87 ± 0,36
<i>Triticum aestivum</i> cv. <i>Odesskaja 16</i>	100	65,74 ± 0,62	31,85 ± 0,29	15,37 ± 0,14
cv. <i>Bezostaja 1</i>	100	69,51 ± 0,71	33,70 ± 0,35	16,25 ± 0,17
<i>Triticum durum</i> cv. <i>družba</i>	100	53,05 ± 0,34	25,75 ± 0,14	12,42 ± 0,02
cv.	100	47,48 ± 0,58	23,04 ± 0,15	11,11 ± 0,12
<i>Novomičurinskaja</i> <i>Hordeum vulgare</i> cv. <i>Odeskii</i>	100	23,31 ± 0,06	11,31 ± 0,006	5,45 ± 0,03

ZAKLJUČCI

Analize razmere i strukture genoma ukazuju na značaj duplikacije hromozoma, poliploidije, diploidizacije drevnih poliploida biljaka i drugih organizama na evoluciju njihovih jedara. Obavljene analize su samo prvi korak ka utvrđivanju konkretnih faktora evolucije na proces obrazovanja genoma viših biljaka. Prikupljene informacije služe kao odskočna tačka daljeg aktivnog izučavanja dinamike usložnjavanja genoma drveća i žbunja, što stvara osnovu za bolje upoznavanje evolucije njihovih fenotipova i genotipova.

Obavljene analize dimenzija genoma i kolebanja sadržaja DNK ukazuju da je evolucija jedarne DNK neobično složen, a danas samo površno izučen proces. Progres izučavanja razmera i sadržaja DNK u genomu organizama je uočljiv, pa pretpostavljamo da će u budućnosti svakako doprineti stvaranju opšte teorije evolucije organizama. U radu su izloženi samo neki mehanizmi usložnjavanja i transformacija DNK biljaka i

drugih organizama. Istraživanja analiziranih svojstava su neophodna radi otkrivanja prirodnog arsenala sredstava i načina rekonstrukcije genoma. Obavljena analiza uključuje značajne, a još neiskorišćene mogućnosti za selekciju viših biljaka. Otkriće ovog arsenala pomaže unapređenju genske inženjerije domaćih i gajenih biljaka na razumnu i racionalnu osnovu. Pri tome, u svim etapama istraživanja pa sve do praktične primene, nužni su molekularni markeri, koji neposredno odražavaju strukturu i funkciju genoma.

Molekularna biologija obezbeđuje bogat broj metoda koji omogućuju svestrano istraživanje strukture DNK organizama, od virusa do viših eukariota. Raznovrsnost ispitivanih osobina genetičkog materijala jedara nalazi se u korelaciji sa raznovrsnošću organizama i predstavlja predmet istraživanja gensistematičara (gensistematike). Perspektiva korišćenja rezultata gensistematike u razradi teorije evolucije genetičkog aparata je veoma primamljiva, ali su realne mogućnosti ograničene.

LITERATURA

- Antonov S.A. (1988): Struktura i evolucija DNK pokritosemenih rastenii. Genom rastenii. Naukova dumka. Kiev, 21-41.
- Antonov S.A., Miročničenko G.P., Sljusarenko A.G. (1972): Ispoljzovanie danih o pervičnoj strukturi DNK v sistematike visših rastenii. Uspehi sovremennoj biologii. 74, 247-267.
- Bostock J.C. and Sumner T.A. (1978): The eukaryotic chromosome. Nort-Holland Publish Company. Amsterdam-New York, Oxford, 11-25.
- Ehrendofer F. (1983): Quantitative and qualitative differentiation of nuclear DNA in relation to plant systematics and evolution. Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin, 3-35.
- Isajev V., Tucović A., Šijačić-Nikolić M. and Mataruga M. (1996): Basic number of chromosomes and the process of diploidization of tree and schrub polyploid. Fifth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology. Budapest, August, p.225.

- Raff A.R. and Kauffman C.T. (1986): Embryos, Genes and Evolution. The Developmental - Genetic Basis of Evolutionary Change. *Perevod s angl. Izd. Mir Moskva*, 327-334.
- Rees H., Jones R.N. (1972): *Int. Rev. Cytology*, 32, 53-92.
- Stevanović V. (1996): Biodiverzitet i zaštita životne sredine. 5-ti Kongres ekologa Jugoslavije. *Plenarni referati, Beograd*, 21-34.
- Tucović A. (1990): Kartiranje gena i značaj genetičke kartografije za usmerenu evoluciju biljaka. *Genetika sa oplemenjivanjem biljaka. Naučna knjiga, Beograd*, 445-485.
- Tucović A. and Isajev V. (1995): Evolutionary potential of polyploids complex in the process of tree and shrub breeding. *Genetica*, vol. 27, 2, 131-139.