

Михаило Грбић

Дормантност и клијање семена – механизми, класификације и поступци

Извод: Износи се проблематика одложеног клијања изазваног различитим типовима дормантности и третмани за превазилажење дормантности. У актуелној расадничкој пракси у Србији и Црној Гори неки од описаних третмана су потпуно непознати. Посебна пажња посвећена је примени нових метода, као што су гола стратификација, третмани фитохормонима, симулација пожара...

Кључне речи: дормантност, стратификација, скарификација, фитохормони

Seed Dormancy and Germination – Mechanisms, Clasifications and Practices

Abstract: Delayed germination, which results from various types of seed dormancy, and presowing treatments for overcoming dormancy have been dealt with. In the present nursery practice in Serbia and Montenegro some of described treatments are completely unknown. To the implications of new methods, such as naked stratification, phytohormone treatments, fire simulation etc. special attention was paid.

Key words: dormancy, stratification, scarification, phytohormones

1. УВОД

1.1. Концепт дормантности

Мировање у физиологији се може генерално дефинисати као привремено одсуство видљивих знакова раста и развића било које структуре биљке која садржи меристем без обзира да ли фактор који изазива ове промене припада групи спољашњих (еколошких) или унутрашњих (физиолошких) фактора. У семенарству, такође, термин мировање означава одсуство знакова клијања семена, међутим, ако су еколошки фактори повољни, а клијање изостаје онда се појава назива ДОРМАНТНОСТ. Односно, када клијаво семе (семе са способношћу да проклија и развије се у биљку) не клија у повољним условима средине (повољна влага, температура и прилив кисеоника) сматра се дормантним.

Дормантност семена је више од мировања ембриона у семену и може да укључи и прелазак биљке из ембрионалне фазе развоја ка јувенилној фази клијавца,

односно дормантност се односи на било који део ембриона или клијавца, укључујући застоје у елонгацији било корена или надземног дела.

Терминологија дормантности, коју је предложио **Lang et al (1987)**, може се применити на било који биљни део па и на семе:

ЕКОДОРМАНТНОСТ је мировање изазвано утицајем једног или више еколошких фактора.

ПАРАДОРМАНТНОСТ је мировање изазвано физиолошким факторима или биохемијским сигнаlima пореклом ван дормантне структуре. Апикална доминација је пример за то, а када је семе у питању, контрола активности ембриона може да дође из неке од окружујућих структура. Овај облик дормантности потврђује се нормалним клијањем ембриона експлантираног из семена.

ЕНДОДОРМАНТНОСТ је мировање диктирано физиолошким факторима у самој структури која је дормантна. Мировање пупољака може се сматрати оваквим примером, а код семена ако ембрион експлантиран из окружујућих ткива не расте и не развија се.

Семе већине врста дрвећа и жбуња показује извешан степен дормантности, јер је клијање ретко потпуно чак и кад су услови за клијање идеални. Пошто велики број врста умереног појаса плононоси и осипа се крајем вегетације, семе би, када дормантности не би било, по опадању врло брзо исклијало у повољним условима дугих, топлих и влажних јесени, а доласком првих мразева неодрвењени поник би био десеткован. Дормантност семена, стога, представља биолошки адаптивни механизам прилагођавања циклуса развоја сезонским променама средине, као што је потреба хлађења током зиме код неких врста из умереног појаса, или испирања инхибитора раста из семењаче почетком кишне сезоне код неких пустињских врста. Истовремено дормантност је често велика сметња при размножавању тих врста у расаднику.

Код неких врста адаптивни механизам се огледа у соматском полиморфизму семена израженом кроз различиту спремност да семе клија. Тако код рода *Alopecurus* у истом класу јавља се дормантно семе, семе које клија одмах по дијаспори и вивипарно семе (које исклијава у класу). Код рода *Xanthium* у плоду су два семена од којих једно клија исте, а друго нередне или нередних година, док *Chenopodium album* има две врсте зрна која се разликују по боји светлија која клијају одмах и тамнија – дормантна. Разлике у динамици клијања код различито пигментисаних зрна црног бора указују на могућу појаву полиморфизма везаног за дормантност и код дрвенастих врста (**Grbić, 1993**).

Интензитет дормантности зависи од старости, услова исхране и снабдевања водом матичне биљке, као и од климатских фактора током сазревања семена. Код неких врста више температуре током вегетације могу да индукују дубљу дормантност код свеже сакупљеног семена него што је уобичајено. Тако, степен дормантности може да се мења од године до године на истом локалитету, али и на различитим локалитетима током исте године. Код неких врста дормантност семена може да варира у зависности од географске распрострањености врсте.

Сакупљањем, дорадом и условима складиштења се често могу постићи и негативни и позитивни ефекти на интензитет дормантности. Код врста са средње израженом дормантношћу семена (*Acer negundo L.*) дормантност се може

превазићи сувим складиштењем (Nikolaeva, 1977). Код клена и липа дормантност се може превазићи ранијим сакупљањем и неодложном сетвом. Неке врсте могу да развију секундарну дормантност ако се изложе нижим или вишим температурама од оне која је потребна за интензивно клијање. У вези са тим секундарна дормантност се може сматрати биолошким адаптивним механизмом на неочекиване неповољне услове средине. Према Macdonaldy (1986), поред дормантности изазване неповољним факторима средине током клијања, секундарна дормантност може да буде индукована и неповољним факторима средине (на пример ниском влажношћу) током складиштења семена.

1.2. Кратак развој идеје дормантности семена и отклањања њихових сметњи

Иако писања Теофраста (285 п.н.е) о тешком размножавању руже семеном потврђују познавање проблема дормантности, дуго, чак и током 20. века, владало је мишљење да семе које не клија у повољним условима, или има тврду семењачу или, ако се ова уклони а не дође до клијања, има смањено лучење "специјалног стимуланса клијања" (Crocker & Barton, 1953). Са друге стране крајем 19. века у нашој стручној литератури проблем се недовољно прецизно идентификује, али се предлажу адекватни поступци. Anonymus (P.) (1875) пише о сетви багрема идентификујући проблем дормантности семењаче и указује на превазилажење ове сметње. *"Семе од багрена као што знамо, врло је тврдо, зашто га следећим начином умекшати ваља; семе метемо у тигањ и овај у какву пространу чинију па то онда врућом водом полијемо и покријемо тигањ са џаком или покровцем, да пара семе кроз прође, кад вода огадни, може се семе за сејање употребити. Исто овако ваља поступати и са семеном од гледичије."*

Иста проблематика за већи број врста третира се у напису *"Припрема шумског семења за клијање"* (Anonymus, 1883) где се *"читаоцима "Тежака" износи рад једног практичара који се у велико бави гајењем дрвља за ограду, утврђивање путева, алеје и т. д."* За врсте са лакшим обликом дормантности ембриона препоручује се да се семе *"држи за 24 часа у млакој води, затим се меша са влажним песком и на каквом заклонитом месту наслаже за 30 смт. у висину; но да се не би одвише загрејало и да би било увек подједнако влажно, ваља га бар сваког другог дана преслагати. чим се на семену примете беле тачкице, које показују да семе почиње клијати одма се наместу где ће се сејати, према крупноћи семења, направе дубље или плиће браздице, које се затим довољно полију и семе онда у њих посеје, јаче или слабије земљом покрије и браздице потапкају леђима од грабуља."*

За врсте са јаком дормантношћу ембриона (клен) или двоструком дормантношћу (граб, бели глог) аутор препоручује да се *"ово семење наслаже у земљи на слободном месту у више слојева и кад је одвећ јака суша залива, па се тек идућег пролећа или јесени припрема по првом начину."*

"Несигурне су и приметне методе, које се чешиће хвале, да се семе са тврдом опном, најпре слаже и у котарице и меће у топло ђубре, а такви су и начини, да се семе мочи у води са разним киселинама, јер је ово и једно и друго тешко удесити а ако се добро не удеси, посао не вреди. Служећи се овим методама и начинима, ми

често можемо да угушимо клицину моћ семења, гдекад опет не можемо ни да је покренемо, те тако ни на који начин не постижемо што смо хтели."

Исте године среће се и чланак "Приготовљавање коштица од шљива за сејање" (**Anonymus**, 1883a) у коме се управо описује поступак топле стратификације као врло ефикасан: "У Марту месецу ваља у неком кошару на дну распрострајети за 3 прста здраво ситан песак; преко овога метуће се за 2 прста слој коштица, па опет озго песак и све тако, док се на овај начин сва количина коштица не урови. Сандук или кошар, кад се овако испуни, закопа се у топло ђубре и дневно најмање 3 пут добро се полива. После 3 до 4 недеље коштице се изваде и онако с песком помешане сеју се, па резултат увек повољан бива."

У домаћој савременој литератури из области семенарства шумских и украсних биљака проблему дормантности се не придаје довољно значаја, а често се, још увек недовољно прецизно идентификују типови, а понекад се предлажу и неадекватни поступци за отклањање конкретних сметњи.

Petrović (1952), тако, описује семе које дуго лежи у земљи (без употребе термина дормантност) и као узрок наводи само непропусну семењачу. Као начин отклањања он наводи воду и киселину, а код семена "које дуго и врло дуго лежи" препоручује стратификацију не помињући стање ембриона као узрок за примену овог поступка. Термин дормантност семена код нас први уводи **Stilinović** (1977). **Regent** (1980) поред непропустљивости семењаче и унутрашњег стања ембриона, узроке дормантности види и у незрелости и старењу семена, донекле поистовећујући ниску клијавост и дормантност. Код **Stilinovića** (1985) топло-хладна стратификација се препоручује само за врсте са дормантном семењачом и ембрионом, док се не помиње као основни поступак за морфолошко-физиолошку дормантност, односно не наводи се топла стратификација као део којим се стимулише развој незрелог ембриона.

Isajev et al (2001) наводе формално четири типа дормантности: дормантност семењаче (1), дормантност ембриона (2), двоструку дормантност (3) и присуство инхибиторних материја (4). Појам двоструке дормантности употребљава се само за морфолошко-физиолошку дормантност, а не и за било коју комбинацију основних типова, па се не види разлика између дормантности ембриона (2) и двоструке дормантности (3), чиме се све своди на дормантност семењаче, дормантност ембриона и нешто што подсећа на инхибиторну дормантност (под условом да се инхибиторне материје везују за сочни омотач). Даље грешке испољавају се и у навођењу неадекватних врста као примера за одређене типове, па тако Juglans и Acer campestre имају дормантну семењачу, а гледичија нема? Аутори препоручује ранију бербу као начин превазилажења дормантности семењаче, али не и као добар начин за превазилажење тежих облика дормантности (физиолошка, хемијска, комбинована).

Истовремено у свету је последњих година постигнут значајан напредак на пољу проучавања механизма дормантности, као и начина њиховог отклањања. Као последица овога одржан је 1994. године у Корвалису (Corvallis, Oregon, USA) Први међународни симпозијум о дормантности биљака (The 1st International Symposium on Plant Dormancy) на коме је највећи број радова био из области дормантности семена (**Lang**, 1996). Овакво стање теорије и праксе и велики раскорак у усвајању нових идеја на пољу дормантности семена и његовог

отклањања, као и оскудне информације у нашој уџбеничкој литератури биле су повод за овај рад.

2. КЛАСИФИКАЦИЈЕ ТИПОВА ДОРМАНТНОСТИ СЕМЕНА

Једну од првих прецизнијих класификација дао је **Crocker** (1916). Он дормантност описује као резултат :

1. незрелог ембриона
 2. непропустљивости омотача семена за воду
 3. механичког отпора омотача који спречавају раст ембриона
 4. слабе пропустљивости омотача за гасове
 5. метаболичке блокаде ембриона за чије отклањање је потребна
 - а. светлост
 - б. хлађење
 6. комбинације наведених узрока
- а препознаје и
7. секундарну дормантност.

У класификацији **Hartmann et al** (1964) именују се типови дормантности мада долази до извесног поједностављења. Дормантност ембриона обухвата више узрока: незрелост и метаболичку блокаду ембриона, а дормантност омотача: непропустљивост омотача семена за воду и гасове као и механички отпор омотача расту ембриона (таб 1).

Табела 1. Класификација типова дормантности семена (**Hartmann et al**, 1964)
Table 1. Clasification of seed dormancy types (**Hartmann et al**, 1964)

ЕКСТЕРНА ДОРМАНТНОСТ EXTERNAL DORMANCY	ИНТЕРНА ДОРМАНТНОСТ INTERNAL DORMANCY	
недостатак повољних услова у вези са -влажношћу -температуром -кисеоником lack of the required conditions concerning -moisure -temperature -oxygen	ДОРМАНТНОСТ ЕМБРИОНА EMBRYO DORMANCY	ДОРМАНТНОСТ ОМОТАЧА SEED COAT DORMANCY
	ИНХИБИТОРНА ДОРМАНТНОСТ INHIBITOR DORMANCY	КОМБИНОВАНА ДОРМАНТНОСТ COMBINATIONS OF DORMANCY

Nikolaeva (1977) даје класификацију која је много практичнија и укључује све типове карактеристичне за украсно дрвеће, жбуње и повијуше како скривеносеменица, тако и голосеменица (таб 2). У поређењу са класификацијом **Lang et al** (1987) класификација Николаеве не обухвата ЕКОДОРМАНТНОСТ, која по основној дефиницији и није дормантност већ облик мировања. ПАРАДОРМАНТНОСТ је исто што и ЕГЗОГЕНА дормантност, а ЕНДОДОРМАНТНОСТ је код класификације Николаеве ЕНДОГЕНА

дормантност. **Hartmann et al** (1990) дају најсложенију класификацију која сједињује поделу Николаеве и Ланга (таб 3).

Табела 2. Класификација типова дормантности семена (**Nikolaeva 1977**)
Table 2. Clasification of seed dormancy types (**Nikolaeva 1977**)

<p>ТИПОВИ ЕГЗОГЕНЕ ДОРМАНТНОСТИ (A) TYPES OF EXOGENOUS DORMANCY (A) изазване физичким или хемијским особинама спољашњих омотача семена</p>	<p>ТИПОВИ ЕНДОГЕНЕ ДОРМАНТНОСТИ (B, C) TYPES OF ENDOGENOUS DORMANCY (B, C)</p>	
<p>ФИЗИЧКА (Aph) PHYSICAL (Aph) или "тврдо семе" кутикулизовани омотач спречава продор воде и/или гасова до ембриона ХЕМИЈСКА (Ach) CHEMICAL (Ach) код сувих непуцајућих плодова изазвана присуством инхибитора у перикарпу МЕХАНИЧКА (Am) MECHANICAL (Am) структуре које окружују ембрион су механичка сметња његовом расту</p>	<p>МОРФОЛОШКА (B) MORPHOLOGICAL (B) неразвијен ембрион који мора да доврши раст и развиће (јавља се само у комбинацији са другим типовима)</p> <p>МОРФОФИЗИОЛОШКА (B-C) MORPHOPHYSIOLOGICAL (B-C) комбинација неразвијеног ембриона и ФИМ(B-C₁) (B-C₂) (B-C₃)(B-Ce₃) комбинација неразвијеног ембриона и ФИМ раста епикотила</p>	<p>ФИЗИОЛОШКА (C) PHYSIOLOGICAL (C) смањена активност ембриона + смањена размена гасова (ФИМ) физиолошки инхибирајући механизам ЛАКА (ПЛИТКА) (C₁) SHALLOW(C₁), СРЕДЊИ ИНТЕНЗИТЕТ (C₂) INTERMEDIATE (C₂), ТЕШКА (ДУБОКА) (C₃) DEEP (C₃)</p>

* Код великог броја врста семе показује комбиновану дормантност, представљену различитим комбинацијама типова екстерне и интерне дормантности. На пример код семена ситнолисне липе физиолошка дормантност (C₃) удружена је са физичком (Af).

Табела 3. Класификација типова дормантности семена (**Hartmann et al, 1990**)
Table 3. Clasification of seed dormancy types (**Hartmann et al, 1990**)

тип дормантности kind of dormancy	узрок the reason	општа терминологија general terminology		
		екодормантн. ecodormancy	парадормант. paradormancy	ендодормант. endodormancy
без дормантности (nondormancy)				
без (none)	мировање (quiescence)	x		
примарна дормантност (primary dormancy)				
физичка (physical)	омотач семена		x	

механичка (mechanical)	(seed coat)		x	
инхибиторна (inhibitor)			x	
морфолошка (morphological)	неразвијен ембрион (undeveloped embryo)		x	x
физиолошка (physiological)	активне мембране (active membranes)		x	
термодормантн. (thermodormancy)		x	x	
фотодормантн. (photodormancy)		x	x	
прелазни облик (intermediate)	комбинација (combination)		x	
ембрион (embryo)	унутрашњи (internal)		x	x
епикотил (epicotyl)			x	x
комбинована (double)	комбинација (combination)		x	x
секундарна дормантност				
различита (various)		x	x	x

3. ТИПОВИ ДОРМАНТНОСТИ

3.1. Егзогена дормантност

3.1.1. Физичка дормантност

Овај тип проузрокован је непропустљивошћу омотача (семењаче, перикарпа (или његових делова - ендокарпа, најчешће) и/или ендосперма) за воду и понекад за кисеоник. Семе са овим типом дормантности очува клијавост много година, чак и на високој температури. Најчешће је изазивају (макросклереидне) ћелије семењаче дебelih зидова сличне палисадним (светла линија под микроскопом) и слој кутикуле. За њих се обично каже да имају "ТВРДО СЕМЕ" које има карактеристику да не бубри ни после 10 дана мочења у води. Клијање се може провоцирати било којом методом омекшавања или оштећивања омотача. Чим се слој пробије вода продире у унутрашњост и долази до бубрења. Многе врсте из фамилија Mimosaceae, Cesalpiniaceae, Papilionaceae, Anacardiaceae, Ericaceae, Rhamnaceae и Sapindaceae имају овај облик дормантности: Acacia spp, Albizia spp, Cytisus spp, Gleditsia spp, Gymnocladus spp, Koelreuteria spp, Laburnum spp, Petteria spp, Rhus spp, Robinia spp, Sophora spp.

Проучавање пропустљивости омотача посебно је значајно за оне врсте код којих сетвени материјал, поред семењаче садржи још неке омотаче, као што је случај код једносеменних или ломљивих махуна (lomentum). Питање дораде и уклањања ових структура пресудно је за клијање. Истраживања са сетвеним материјалом багренаца (Amorpha fruticosa L.), једносемене жутиловке (Genista monosperma Lam.), леспедезе (Lespedeza bicolor Turcz.) и шибике (Coronilla emerus

L.) указују на различиту улогу перикарпа, семењаче и ендосперма код ових врста (Grbić, 1997).

Код неких лептирњача (Lupinus arboreus Sims) у пупчаној бразди, изнад микропиле налази се врста хигроскопног вентила, кога чине палисадне ћелије које бубре ако је влага ван семена већа од оне у семену не дозвољавајући да она допре у семе. При обрнутој ситуацији, "вентил" се отвара због смањења запремине палисадних ћелија које губе влагу (Hopkins, 1995). Код других (Albizia lophantha Willd.) Benth.) мали отвори strophiole у близини хилума затворене су плуастим чеповима, који се одстрањују интензивним протресањем, притиском или излагањем сувој топлоти (као у пожару).

Степен тврдоће зависи од климатских услова за време сазревања семена (суша), времена сакупљања, дораде, услова чувања (непропустљивост као последица просушивања или стајања карактеристична је за Symphoricarpus spp.), индивидуалних особина родитељских стабала (код багрема проценат тврдих зрна у зависности од родитељске индивидуе варира од 13-84%). У природи физичка дормантност превазилази се смењивањем ниских и високих температура уз обиље влаге, радом микроорганизама, проласком семена кроз цревни тракт животиња или пожаром.

3.1.2. Хемијска (инхибиторна) дормантност

Карактеристична је за тропске и суптропске врсте. Клијавост је спречена присуством различитих инхибитора као што су фенолне и апсцисинска киселина. У природи под утицајем интензивних падавина ови инхибитори могу бити испрани. Код неких планинских еукалиптуса, хемијски инхибитори у семењачи могу изазвати ненормално и ниско исклијавање, које се може превазићи хладном стратификацијом од две до шест недеља. У огледима са Camptonia peregrina, потврђено је да је дормантност изазвана хемијским инхибитором (вероватно апсцисинска киселина) у семењачи који се не може испрати. Уклањањем перикарпа и семењаче постигнута је клијавост од 71%, док код контроле није било клијања.

Иако се према Николаевој хемијска дормантност везује само за врсте са сувим непуцајућим плодовима код којих је присутан инхибитор у перикарпу, овде се може сврстати и низ врста са инхибиторима у омотачима плода (најчешће сочним) или семењачи. Тип који је од више аутора назван инхибиторном дормантношћу.

Ако се семе врста код којих нема сметњи у клијању стави на филтер папир натопљен соком или раствореном пулпом неких врста бобица, коштуница или других типова сочних плодова, често долази до блокаде клијања што јасно указује на присуство инхибиторних материја у сочном омотачу. Истраживања са семеном салате потврдила су постојање инхибиторних материја код Cotoneaster horizontalis Decne., Plex aquifolium L., Juniperus chinensis 'PFITZERIANA' и Rosa canina L. тако што је пулпа божиковине и кинеске клеке потпуно блокирала клијање, руже у мањој, а дуњарице у најмањој мери (Grbić et al, 2002).

Köckemann је 1934. године открио у ткиву плода парадајза супстанцу (киселину карактеристика сличних апсцисинској) растворљиву у етру која је инхибирала клијање семена парадајза. Назвао ју је "Бластоколин". Овој супстанци приписивана је главна кривица за инхибиторну дормантност. Касније је утврђена

улога органских киселина: сирћетне (најјачи инхибитор), оксалне, винске, јабучне, ћилибарне и лимунске (најслабији инхибитор). У мањој мери су инхибитори и тршчани, грождјани и воћни шећер. У семењачи јеле налази се терпентин коме се приписује инхибиторно дејство. Током зиме он испари тако да семе несметано клија упролеће. Клијање семена неких врста је блокирано поред осталог и кумарином, β -индолсирћетном киселином, незасићеним лактонима, неким ферментима... који могу да се нађу у ендосперму или семењачи (али и ембриону), у различитој концентрацији.

Ниске концентрације ових истих супстанци, међутим, могу да делују и стимулативно. Данас се сматра да се апсцисинској киселини, која подстиче старење и опадање асимилационих органа и има пресудну улогу код неких типова физиолошке дормантности, може приписати главни утицај и код инхибиторне дормантности.

На степен инхибиторне дормантности утичу индивидуалне разлике материнских биљака, садржај воде у плодовима, степен зрелости, начин дораде, старост семена употребљеног за сетву...

3.1.3. Механичка дормантност

Механички отпор расту ембриона ствара чврста семењача перикарп и/или ендосперм, што успорава клијање. Често ткиво које пуцајуће делове плода држи заједно мора да омекша, иако је семе ибибирано. Сама механичка дормантност је ретка, и обично је удружена са другим облицима. Неке од врста које показују овај тип дормантности су: *Crataegus* spp., *Elaeagnus angustifolia* L., *Prunus avium* L., *Symphoricarpos* spp., *Juglans nigra* L., *Olea europaea* L., *Carya* spp. Механичка дормантност може да буде сметња и за исклијавање семена неких врста четинара. Код семена *Pinus cembra* L. (са комбинованим егзо и ендогеним облицима дормантности) јавља се спречавање продора кисеоника и механички отпор клици док семењача истовремено пропушта воду (+ дормантан ембрион). Код липа рожнат ендосперм представља механичку сметњу клијању. Механичка дормантност код неких врста у природи се превазилази проласком кроз цревни тракт животиња које се хране плодовима тих врста или радом микроорганизама.

3.2. Ендогена дормантност

3.2.1. Морфолошка дормантност

Овај тип који се јавља претежно код тропских врста, али може се наћи и код извесног броја врста из умерене зоне, јавља се због неразвијеног ембриона у време дијаспоре. Да би *Annona crassiflora*, на пример, почела да клија потребно је око осам месеци од почетка имбибиције због морфолошке неиздиференцираности ембриона, који је у моменту зрелости семена у облику мале прозирне масе ћелија (фаза проембриона). Слично је са семеном магнолија, божиковине, павити, бисерка... У ендосперму су обично присутне инхибиторне материје које се активирају на вишим температурама, па је ефикасан начин за индуковање клијања стратификација на температури до 15°C, излагање алтернативним температурама или додавање хемикалија (натријумнитрат или гиберелинска киселина).

Код неких врста јасена (*Fraxinus excelsior L.*, *F. mandshurica Rupr.*, *F. nigra Marsh.*), курика, рододендрона и ерика као и код лимбе (*Pinus cembra L.*), ембрион је морфолошки потпун али мали (мањи од половине семене шупљине), па захтева накнадни раст пре стављања на хладну стратификацију због уклањања физиолошке дормантности. За ову групу погодна је стратификација на 20°C и/или третман гиберелинском киселином.

У истраживањима сазревања ембриона белог јасена **Villiers** (1971) је открио да ембрион израсте душло искључиво издуживањем (без констатованих ћелијских деоба) и различитим цитолошким променама: смањењем липида, повећањем беланчевина и дихтиозома, диференцирањем пластида заједно са ендоплазматичним ретикулумом. Топла стратификација до неколико месеци обично је добар метод за уклањање морфолошке дормантности код ове врсте.

Морфолошка дормантност карактеристична је и за многе палме, код којих је потребно неколико година да би семе проклијало. Топла стратификација на 38-40°C скраћује овај период на 3 месеца. Алтернатива је експантирање ембриона и наклијавање на стерилним подлогама.

3.2.2. Физиолошка дормантност

Главни узрок физиолошке дормантности семена је смањена метаболичка активност ембриона, па је потребно семе подврћи процесу хладне стратификације да би се постигао одговарајући ниво ензима, хормона, растворљивих метаболита и других компоненти потребних ембриону за клијање. Семе дрвећа и жбуња са овим особинама може се поделити у три групе према степену дормантности на оне са: плитком, средњом и дубоком дормантношћу. Отклањање плитке (лаке) дормантности семена каква је код појединих врста из рода *Cedrus*, *Picea*, или код *Larix leptolepis (Sieb. et Zucc.) Sieb. ex Gord.*, *Pinus contorta Dougl. ex Loud.*, *P. flexilis James*, *P. strobus L.* и *Tsuga canadensis (L.) Carr.* може се лако постићи хладном стратификацијом до неколико недеља, јесењом сетвом (природна стратификација током зиме), хормонским третманом гиберелинском киселином или кинетином или хемијским једињењима, натријумнитратом, на пример.

Утицај фитохормона на семе јудиног дрвета (*Cercis siliquastrum L.*) указује на могућност замене стратификације третманом гиберелинском киселином (GA₃ 500 mg/L), док комбинације са цитокининима и ауксинима нису ефикасне (слика 1). Утицај се испољава само на 25°C док на 4°C семе остаје дормантно (**Grbić et al**, 1997).

Физиолошке сметње или необављене хемијске промене узрок су тежих облика дормантности код врста из родова *Cotoneaster*, *Juniperus*, *Acer...* који се обично отклањају само дужом стратификацијом, или комбинацијом стратификације и хормонског третмана, док су сами хормонски третмани обично неефикасни. У овој групи је и *Campsis radicans (L.) Seem.* на чије семе стратификација од 1 и 2 месеца не утиче или утиче слабо, док стратификација од 3 и 4 месеца дају веома добре резултате (слика 2) (**Grbić et al**, 1994).

На неопходно присуство светлости при клијању семена многих врста дрвећа и жбуња указује **Nikolaeva** (1977) па и на *Betula verrucosa Ehrh.* и *Pinus sylvestris L.* као добре примере врста са лаком физиолошком дормантношћу. Потребе за светлошћу могу се заменити хладном стратификацијом, регулаторима раста

(гиберелинска киселина) или парцијалним повећањем притиска кисеоника. Стимулација клијања светлошћу може да утиче на синтезу ензима (гиберелина и цитокинина), ефекте пропустљивости мембране или синтезу mRNA. У природи семе које је током зиме у влажним и хладним условима губи фотосензитивност и клија упроче иако је затрпано стељом или земљом где је квалитет светлости измењен и ближи далекоцрвеном делу спектра (730 nm) него црвеном (660 nm). За превазилажење дормантности код семена са средњим и дубоким облицима, као што су Acer pseudoplatanus L., Corylus spp., Fraxinus excelsior L., Malus spp., Sorbus spp., Prynus spp., Pinus cembra L., P. lambertiana Dougl., P. monticola Dougl. и P. peuce Gris., дуга хладна стратификација од једног до неколико месеци или примена гиберелинске киселине (обично комбинована са краћом хладном стратификацијом) представља ефектан метод. Код неких од ових врста физиолошка дормантност може бити комбинована са незрелим ембрионом или непропусном семењачом.

Код неких врста физиолошка дормантност може да буде ограничена на део ембриона. Дормантност код глога везана је за хипокотил (поред јаког ендокарпа). Током стратификације хипокотил из базне реакције прелази на киселу. Удике се одликују етапним клијањем продуженим на две године због дормантности хипокотила и епикотила (прво клија коренак, а знатно касније се развијају хипокотил и епикотил). Дрвенасти божур такође потпуно исклија тек у другој години због физиолошке дормантности епикотила.

3.3. Комбинована дормантност

У многим случајевима, јављају се различите комбинације егзогених и ендогених типова дормантности, што захтева и комбинацију третмана. Код неких врста (глогови, липе, тиса, граб, клеке, дрен...) семе се прво третира сумпорном киселином због непропустљиве семењаче, а онда стратификује на 4°C више месеци да се отклони физиолошка дормантност ембриона. Код других, као што су Fraxinus excelsior L., Pinus koraiensis Sieb. et Zucc. и P. parviflora Sieb. et Zucc., хладна стратификација се предузима тек после топле током које ембрион расте.

4. ФИЗИОЛОГИЈА ДОРМАНТНОСТИ

Превазилажење физиолошке дормантности током хладне стратификације повезано је са различитим генетским, метаболичким и хормоналним процесима. Према моделу **Khana** (1975) гиберелинима је дата примарна улога у контроли клијања и превазилажењу дормантности. Ако су присутни инхибитори клијања цитокинини могу да их неутралишу и дозволе гиберелинима да испоље свој утицај на превазилажење дормантности.

Током хладне стратификације ниво апсцисинске киселине се драстично снижава код Acer saccharum L., Pinus taeda L., Acer tataricum L., Juglans regia L., Quercus rubra L. и Acer pseudoplatanus L. Ови резултати као и радови са утицајем АВА на семе врста без дормантности или на семе код кога је дормантност отклоњена различитим поступцима, говоре о пресудној улози АВА у одржавању дормантног стања. Иако АВА представља главну инхибиторну компоненту у семену, постоји још читав низ инхибитора раста који имају улогу у одржавању

дормантног стања. Истраживања **Webb et al** (1972) са *Acer pseudoplatanus L.* указују да се инхибиторно дејство екстракта семена јавља делимично због присуства АВА а делом због неутралних (неидентификованих) компоненти присутних у ембриону. Изгледа да IAA има такође улогу у инхибицији клијања, што је доказано код *Acer tataricum L.* (**Nikolaeva**, 1977), док код семена *Acer saccharum L.* феноли као што је Р-кумаринска киселина имају јаке инхибиторне особине које у садејству са АВА одржавају стање дормантности (**Enu-Kwesi et al**, 1980).

Рапидно опадање садржаја АВА у семену обично је праћено значајним растом нивоа промотера раста. Код семена *Acer saccharum L.* и *Malus domestica Borkh.*, на пример, ниво цитокинина и гиберелина се повећава током стратификације. Током стратификације семена *Pinus taeda L.*, *Quercus rubra L.* и *Fraxinus excelsior L.* ниво супстанци сличних гиберелинима повећава се. **Brown et al** (1975) истичу да превазилажење дормантности код семена *Leucodendron daphnoides* не зависи од појединих промена регулатора раста у појединим фазама, већ само од истовременог повећања нивоа и цитокинина и гиберелина, иако према моделу Khana и код ове врсте гиберелини имају главну улогу. Запажено је да код семена *Acer pseudoplatanus L.* током стратификације има веома мало промена у активности гиберелинске киселине и цитокинина.

Цитокинини и гиберелини су у стању да делимично или потпуно отклоне дормантно стање код неких врста. Код *Nothofagus obliqua (Mirb.) Bl.* и *N. procera (Poepp. et Endl.) Blume*, GA₃, и посебно GA_{4/7} потпуно отклања дормантност у степену већем од оног постигнутог хладном стратификацијом. Код *Pinus taeda L.*, третман са GA₃ био је ефектан у отклањању дормантности код семена које је било стратификовано 21 дан. Третман са GA₃ је показао добре резултате и код семена *Acer saccharum L.* и *Fagus sylvatica L.* са кога је претходно уклоњена семењача, док је GA₇ делимично превазишао дормантност код *Malus domestica Borkh.* Код експлантираног дормантног ембриона *Fraxinus americana L.* екзогени зеатин дао је добре резултате у стимулисању клијања. Код семена *Acer pseudoplatanus L.* (без уклањања семењаче) кинетин је стимулисао клијање дормантног семена, али GA₃ није дао ефекте. Други хормони као етилен, на пример, такође имају улогу у превазилажењу дормантности семена.

Бројни радови са семеном које показује физиолошку дормантност указују на генетичку контролу ове појаве. Повећани капацитет DNA који потпомаже синтезу RNA указују на везу са отклањањем дормантности код семена *Corylus avellana L.* Примећени су и застоји у транскрипцији изазвани утицајем АВА на синтезу DNA и RNA. Код стратификованог семена *Pyrus communis L.* запажена је обрнута корелација између степена дормантности и количине аминокиселине т-RNA синтетазе која се јавља у процесу синтезе протеина (транслације).

Отклањање физиолошке дормантности такође је у вези са различитим метаболичким процесима, који су тесно повезани са описаним хормонским и генетичким променама. Током стратификације семена *Acer saccharum L.* и *Pinus ponderosa Laws.* укупни енергетски ниво се повећава што је евидентно преко ADP и АТФ. Током стратификације примећено је повећање нивоа различитих ензима: липаза, протеаза, растворљивих пероксидаза, каталаза и киселих фосфатаза, заједно

са повећањем растворљивих метаболита као што су аминокиселине, слободне масне киселине, и слободни шећери.

Сва ова открића говоре о сложености још недовољно разумљивих процеса који се одвијају у семену са израженом физиолошком дормантношћу.

Иако познавање делова механизма који представљају основу енергије, виталности и дормантности семена не пружају основу за разумевање процеса у целини, нема сумње да је фитохром рецептор за клијање стимулирано светлошћу (Shinomura, 1997; Casal & Sanchez, 1998). Идентификовани су такође и рецептори за неке фитохормоне (Fluhr, 1998) и гени који садрже елементе који реагују на фитохормоне (Ritchie & Gilroy, 1998). Велики напредак донела су открића у молекуларној генетици о утицају гена на АВА у развоју дормантности семена (Koornneef et al, 1998). Walker-Simmons (1998) истичу регулаторну улогу процеса фосфорилације/дефосфорилације протеина у активности семена.

Постоји низ нехормонских органских и неорганских компоненти које отклањају дормантност семена (Bewley & Black, 1982). Паралелно је постављен и одређен број хипотеза о деловању ових супстанци утицајем на: хормоналну равнотежу, пентозно фосфатну замену, алтернативну респирацију, каталазу, контролу гена и мембрана (Bewley & Black, 1982, 1994; Cohn, 1987; Hilhorst, 1995, 1998; Bewley, 1997). Имајући у виду велики број различитих активних супстанци, није потпуно јасно колико различитих биолошких циљева имају и у колико физиолошких процеса оне учествују. Скорашња паралелна истраживања структуре и активности семена, међутим, указују на то да већина од ових хемикалија имају уобичајен начин деловања (Cohn, 1997) укључујући и концепт да примењене супстанце нису саме активне али захтевају активно метаболичко стање. Постоји низ посредних и непосредних доказа који потврђују овакав концепт (Cohn et al, 1989; Corbineau et al, 1991; Lin, 1997; Lin & Cohn, 1997).

5. МЕТОДЕ ЗА ОТКЛАЊАЊЕ ДОРМАНТНОСТИ

Код неких партија семена примена установљеног поступка може да да незадовољавајуће резултате због могућих физичких и физиолошких разлика партија подвргнутих третману за отклањање дормантности. Добро је, стога, ако време дозвољава, користити препоручени поступак као упутство за постављање више конфирмативних третмана пре главног са малим узорцима, што омогућава промене, ако су неопходне за третман који обухвата веће количине семена.

5.1. Скарификација

5.1.1. Хемијска скарификација (дигестија)

Хемијска скарификација обавља се у концентрованој (95%) сумпорној киселини у трајању од 20 минута за већину врста, мада семе неких врста (*Rhus*) може да се третира и до 6 сати. Различито дејство сумпорне киселине на већем броју врста (*Acacia decurrens* (J. C. Wendl) Willd., *Acacia melanoxylon* R. Br., *Gleditschia triacanthos* L., *Gymnocladus dioica* (L.) K. Koch., *Cercis siliquastrum* L., *Ceratonia siliqua* L., *Cytisus scoparius* (L.) Link, *Laburnum anagyroides* Medik., *Petteria*

ramentacea (Sieber) K. B. Presl, Robinia pseudoacacia L., Sophora japonica L., Rhus typhina L., Rhus aromatica Ait., Cotinus coggygia Scop., и Koelreuteria paniculata Laxm.) опробали су **Stilinović et al.** (1988, 1989,90) и **Grbić et al.** (2001). Са изузетком јудиног дрвета, рујева и келреутерије где због двоструке дормантности није дошло до клијања у већем степену, киселина је испољила позитивно дејство. За највећи број врста киселина је најефикаснија ако се семе у њу потапа од 30-60 минута, а има и оних код којих је 210 минута најповољнија варијанта (слике 3, 4, 5).

Због разлика у пропустљивости семењаче појединих партија семена, које настају под утицајем генетских и еколошких фактора, као и поступцима у периоду од сакупљања до сетве, оптималну дужину третмана треба одредити за сваку партију помоћу теста бубрења (**Chapman**, 1936). Тестом се утврђује степен пропустљивости семењаче потапањем семена у воду на собној температури до 10 дана, када се утврђује проценат набубрелих зрна.

5.1.2. Механичка скарификација

Механичка скарификација може се обавити различитим ручним алатом или апаратима – скарификаторима. У поређењу са хемијском скарификацијом, механичка обично даје боље резултате јер непосредно отклања баријеру за продор воде и гасова. Огледи са гвозденим дрветом, софором и зечњаком (**Stilinović et al**, 1985) потврђују ова запажања. Овде примена концентроване H_2SO_4 у трајању од 15 до 240 минута указује на релативно узак распон времена у коме је поступак ефикасан, и то увек у мањој мери него код механичке скарификације.

5.2. Третмани водом

5.2.1. Потапање у воду

Потапање у врелу воду се користи за повећање пермеабилности семењаче врста са физичком дормантношћу. Семе се потапа у воду запремине 2-5 пута веће од запремине семена, чија је температура 80-100°C и остаје у води која се постепено хлади одређено време у зависности од врсте. За изразито тврдо семе (багрем, гледичија) преливање кипућом водом + 12 до 24h у млакој води. На успешност третмана највише утиче температура воде у моменту потапања семена. Кување семена је доста ризикантно, а остављање семена 1-2 дана у хладној води добро је за све врсте семена нарочито за старо, али обично недовољно за тврдо семе.

У огледима са багремом, гледичијом, Јудиним дрветом и негњилом ово се потврђује, потапање у хладној води од 2 до 10 дана давало је мали број исклијалих зрна (до 8% код гледичије и робиније и до 18% код негњила). Држање семена извесно време (3-30 мин) у врелој води показало се успешним само за негњил, док је кување семена од 10 до 60 sec стимулативно за гледичију (40%) и багрем (32%). Кувања дужа од 1 минута потпуно су убијала клицу (**Stilinović et al**, 1983).

5.2.2. Испирање

Испирање је основни метод за отклањање хемијске дормантности код *Iris* spp, на пример, или код семена многих пустињских врста, где се инхибиторне

материје испирају из ендосперма. Код њих постоји тачна мера испирања, која одговара обилном кишама (**Hartmann et al**, 1990). Код недовољног испирања семе остаје дормантно. Код голе стратификације семе у фази проветравања може се испирати чиме се евакуишу инхибиторне материје

5.3. Симулација пожара

Семе акација и неких других врста са дормантним омотачем могу се стимулирати да исклијају симулацијом пожара. Семе се посади у глинене саксије, а на површини супстрата запали се слама или суво лишће и гранчице, и ватра одржава 2-3 минута. Метод је ризикантан јер се интензитет топлоте не може контролисати. По хлађењу пепела саксије се залију и одржавају као и остали контејнери у којима је извршена сетва.

Код појединих представника фамилија Rutaceae, Thymelaeaceae, Myrtaceae пореклом из Аустралије запажено је да ватра не утиче на отклањање дормантности само високом температуром већ и одређеним сасојцима дима па је симулација пожара модификована тако што се семе излаже диму или "димној води". Димна вода се добија пропуштањем мехурића дима кроз воду око 60 минута, после чега се замрзава до коришћења. Семе се третира димном водом 12 сати у раствору вода-димна вода 9:1.

5.4. Стратификација

5.4.1. Хладна стратификација

За превазилажење физиолошке дормантности, семе се подвргава хладној стратификацији. На овај начин третирано семе обично клија брзо и здружено у доста широком опсегу услова светлости и температуре. Три неопходна услова за задовољавајућу хладну стратификацију су одређени ниво влаге (без "мокрих" услова), ниска температура 0-5°C (зависно од врсте), адекватна еарација. Хладна стратификација постиже се коришћењем медијума који добро задржавају влагу (класична стратификација), или помоћу пластичних врећица (гола стратификација).

Класична стратификација се обавља на следећи начин:

- а. Навлажити супстрат (најчешће тресет) равномерно и, у већини случајева, потопити семе 1-2 дана у воду на собној температури. Пошто хладна вода садржи већи проценат кисеоника, од воде на собној температури, понекад је боље користити хладну воду и тиме у почетку снабдети ембрион кисеоником што може да да брже резултате стратификације;
- б. стављати слојеве семена у ретко ткане ланене вреће између слојева влажног супстрата или подесну посуду;
- в. затворити врећу (посуду) водећи рачуна о приливу кисеоника, али и о спречавању исушивања;
- г. ставити врећу (посуду) на 0-5°C потребно време.

Овај поступак је добар за мање количине семена. За веће, стратификација се обавља у сандуцима или бурићима у хладним просторијама у мешавини песка и тресета. Велике количине семена стратификују се на отвореном у грубом кварцном испраном песку фракције 0.75-1.0 mm, у јамама обложеним жичаном мрежом (због

глодара). У великим расадницима обично постоје бетонске дренаране јаме за стратификацију које се лако дезинфекцију.

Стратификација у пластичним врећама без супстрата, гола стратификација, је једноставна и ефикасна, али мора да се изведе исправно, како би се избегли штетни утицаји на семе. Најбоља је следећа процедура:

- а. Потопити семе у воду на собној температури, или на температури 0-5°C, један до два дана зависно од врсте;
- б. ставити оцеђено семе у пластичне врећице без медијума. Врећице не би смеле да буду дебље од 0.1 mm како би била обезбеђена аерација;
- в. затворене врећице се стављају на 0-5°C потребно време, тако што се преврћу сваке недеље, а отварају и проветравају сваке две недеље.

Замена за пластичне вреће могу бити стаклене или пластичне посуде, посебно за мање количине семена. За дуже голе стратификације површина семена мора се благо исушивати да би се спречила појава плесни у стратификату. Ово посебно важи за семе јеле. Исушивање треба извршити пажњиво како се не би уклонила влага из унутрашњих ткива семена.

Гола стратификација као алтернатива, код многих врста показала се веома ефикасном. Тако код ароматичног руја и оскоруше, на пример, гола стратификација у поређењу са класичном не показује статистички оправдане разлике (таб 4) па је треба сматрати прикладнијим поступком за семе јер осуство супстрата смањује могућност контаминација патогеним микроорганизмима, а мање запремине посуда које садрже само семе много су прикладније за фрижидер. Код магнолије, међутим, гола стратификација не представља успешан сетвени предтретман (Grbić et al, 2002a).

Табела 4. Процент клијавости ароматичног руја, оскоруше и крупноцветне магнолије после класичне и голе стратификације (Grbić et al, 2002a)

Table 4. Germination test results of fragrant sumac, service tree, and southern magnolia after classic and naked stratification

врста (species)	стратификација (stratification)		трајање (duration/ month)	претходни третман (pretreatment)
	класична (classic)	гола (naked)		
<i>Rhus aromatica Ait.</i>	70% 86.5%	73% 85%	3 месеца	60' H ₂ SO ₄ 90' H ₂ SO ₄
<i>Sorbus domestica L.</i>	25%	26%	4 месеца	/
<i>Magnolia grandiflora L.</i>	40%	11.5%	4 месеца	отклоњен арилус without aril

Специфичан облик голе стратификације примењује се код семена подлога за сортне руже *Rosa canina* 'SCHMIDTS IDEAL'. Семе сакупљено у периоду физиолошке зрелости стратификује се у пластичним врећама заједно са длачицама које окружују ахеније у хипанцијуму. Истраживања су показала да је клијавост овако припремљеног семена за 5% (значајно) већа од семена класично стратификованог (Grbić et al, 1995).

5.4.2. Топла стратификација

За савлађивање морфолошке дормантности користи се топла стратификација. Помоћу овог метода незрели ембрион развија се до потпуне зрелости деобама и елонгацијом ћелија. Пошто је морфолошка дормантност увек праћена физиолошком, то се топла стратификација никада не предузима изоловано, већ је увек прва, краћа, фаза топло-хладне стратификације.

5.4.3. Топло-хладна стратификација

Wang et al (1991) наводе низ врста код којих се препоручује топло-хладна стратификација. Код њих топла фаза (зависно од врсте) траје од 14-150 дана на температурама од 20-25°C (*Carpinus betulus L.*, *Crataegus monogyna Jacq.*, *Juniperus virginiana L.*, *Pinus korainensis Sieb. et Zucc.*, *P. monticola Dougl.*, *P. parviflora Sieb. et Zucc.*, *Prunus avium L.*, *P. cerasifera Ehrh.*, *P. domestica L.*, *P. laurocerasus (L.)*, *Rosa spp.*, *Sorbus spp.*). Нешто ниже температуре (15°C) потребне су за семе *Tilia cordata Mill.* и *Fraxinus excelsior L.*, док је семену *Crataegus mollis (Torr. et A. Gray) Scheele* потребна температура од 30°C.

Топло-хладна стратификација се примењује за врсте са физичко-физиолошком дормантношћу (поред оних које имају морфолошко-физиолошку дормантност) када у топлој фази под утицајем микроорганизама долази до омекшавања семењаче.

Покушаји да се топло-хладна стратификација замени стратификацијом на температури између оне за хладну и топлу (+10°C) (Hartmann et al, 1964), и пракса вишеструких прелаза са топле (15°C) на хладну (0°C) фазу и обрнуто коришћена у Русији за дафину, брадавичаву курику, крупнолисну липу (Stilinović, 1985) иако скраћују рок нису нашле ширу примену.

5.5. Хемијски третмани

Најчешће коришћене хемијске супстанце су натријумнитрат, лимунска киселина, борна киселина, водоник пероксид и хормони: гиберелини и цитокинини. Хормони нерастворљиви у води могу се растворити у малим количинама етанола, а затим се додаје дестилована вода до потребне запремине. Хемијски третмани могу бити врло штетни по семе ако се не употреби права концентрација и трајање.

5.6. Време сакупљања

Пошто су код врста са инхибиторном (Ach) или физиолошком дормантношћу (C) инхибиторне материје констатоване у ембриону тек када је потпуно зрео, било да продиру из сочних делова (Ach) или се образују IN SITU (C), сакупљање у доба физиолошке зрелости, (мацерација код Ach) и неодложна сетва могу да дају добре резултате. Оправдано је код родова: *Chaenomeles*, *Malus*, *Pyrus*, *Rosa...* због инхибиторне или сложене дормантности.

Сетва физиолошки зрелог семена представља, поред тога, и природну топло-хладну стратификацију па се може применити за врсте са тежим облицима физиолошке дормантности, морфо-физиолошком или физичко-физиолошком дормантношћу. Ефикасна је за: липу, јавор, бели јасен, курике, жешљу...

Попречни пресек семењаче семена ситнолисне липе сакупљеног у разним фазама зрелости указује на трансформацију палисадног слоја, чије ћелије одрвењавају и збијају се пред ступање у техничку зрелост градећи за воду непропусни слој.

5.7. Експлантирање ембриона и наклијавање IN VITRO

Код врста које имају рудиментисан ембрион, и/или инхибиторе у ендосперму, вађење ембриона из ткива ендосперма и наклијавање на стерилним медијумима може бити ефикасна метода. Она се примењује код палми и орхидеја.

ЛИТЕРАТУРА

- Anonymus** (1883): Припрема шумског семења за клијање. Тежак. илустровани лист за пољску привреду 14(9), Београд: 613-4;
- Anonymus** (1883a): Приготовљавање коштица од шљива за сејање. Тежак. илустровани лист за пољску привреду 14(9), Београд: 613-4;
- Anonymus (P.)** (1875): О сејању багрена. Тежак. илустровани лист за пољску привреду 7(3), Београд: 24;
- Bewley, J. D.** (1997) Seed germination and dormancy. *The Plant Cell* 9: 1055-66;
- Bewley, J. D. & Black, M.** (1982): *Physiology and Biochemistry of Seed in Relation to Germination. 2. Viability, Dormancy and Environmental Control.* Springer-Verlag, Berlin;
- Bewley, J. D. & Black, M.** (1994): *Seeds. Physiology of Development and Germination,* 2nd ed. Plenum Press, New York;
- Brown, N. A. & Van Staden, J.** (1975): The effect of temperature and various gases on the germination and endogenous hormone levels of seed of *Leucodendron daphnoides*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 75: 31-7;
- Casal, J. J. & Sanchez, R. A.** (1998): Phytochromes and seed germination. *Seed Science Research* 8:317-29;
- Chapman, A. G.** (1936): Scarification of black locust seed to increase a hasten germination. *Juornal of Forestry*, 34: 66-74;
- Cohn, M. A.** (1987): Mechanisms of physiological seed dormancy. In: Frazier, G. W. & Evans, R. A. (eds) *Seed and SeedBed Ecology of Rangeland Plants.* USDA-ARS, Washington, DC: 14-20;
- Cohn, M. A.** (1997): QSAR modeling of dormancy-breaking chemicals. In: Ellis, R. H., Black, M., Murdoch, A. J. & Hong. T. D. (eds) *Basic and Applied Aspects of Seeds.* Kluwer Academic, Dordrecht: 289-95;
- Cohn, M. A., Jones, K. L., Chiles, L. A., & Church, D. F.** (1989): Seed dormancy in red rice. VII. Structure-activity studies of germination stimulans. *Plant Physiology* 89: 879-882;
- Corbineau, F., Gouble, B., Lecat, S. & Come, D.** (1991): Stimulation of germination of dormant oat (*Avena sativa L.*) seeds by ethanol and other alcohols. *Seed Science Research* 1: 21-8;
- Crocker, W.** (1916): Mechanics of dormancy in seed. *Amer. Jour. Bot.* 3:99-120;

- Crocker, W., & Barton, L. V.** (1953): Physiology of seed (Waltham, Mass.: Chronica Botanica Co.);
- Enu-Kwesi, L., & Dumbroff, E. B.** (1980): Changes in phenolic inhibitors in seeds of Acer sacharum during stratification. *Journalexp*;
- Fluhr, R.** (1998): Ethylene perception: from two-component signal transducers to gene induction. *Trends in Plant Science* 3: 141-6;
- Grbić, M.** (1993): Morfološke razlike semena crnog bora (Pinus nigra Arnold) i njihova veza sa pokazateljima kvaliteta. Savetovanje "Sistemska rešenja i stručna gledanja na uslovljenost i međuzavisnost razvoja šumarstva i svih oblika prerade drveta u tržišnim uslovima u Srbiji". Novi Sad;
- Grbić, M.** (1997): Dinamika klijanja leguminoza sa atipičnom mahunom u zavisnosti od stepena izloženosti embriona. XII simpozijum Jugoslovenskog društva za fiziologiju biljaka. Program i izvodi saopštenja, Kragujevac: 118;
- Grbić, M., & Kaličanin, D.** (1997): Uticaj regulatora rastjenja na prevazilaženje dormantnosti semena judinog drveta (Cercis siliquastrum L.). XII simpozijum Jugoslovenskog društva za fiziologiju biljaka. Program i izvodi saopštenja, Kragujevac: 111;
- Grbić, M., Mijanovi, O., & Jefti, S.** (1996): Different presowing treatments of Rosa canina 'SCHMIDTS IDEAL' seeds and their impact on production cycle shortening. 2nd International Rose Symposium. Antibes, France. *Acta Horticulturae* 424: 99-101;
- Grbić, M., & Skočajić, D.** (2002): Određivanje intenziteta inhibitorne dormantnosti semena Lactuca testom. 7. Simpozijum o flori jugoistočne Srbije i susednih područja, Dimitrovgrad;
- Grbić, M., & Skočajić, D.** (2002a): Otklanjanje dormantnosti embriona kod krupnocvetne magnolije, aromatičnog ruja i oskоруše golom stratifikacijom. 7. Simpozijum o flori jugoistočne Srbije i susednih područja, Dimitrovgrad;
- Grbić, M., Tomićević, J., & Jovanović, K.** (2001): Predsetveni tretmani za otklanjanje dormantnosti semena aromatičnog ruja (Rhus aromatica Ait.). XIV simpozijum jugoslovenskog društva za fiziologiju biljaka. Program i izvodi saopštenja, Goč;
- Grbić, M., & Žujović, K.** (1994): Effect of stratification on breaking seed dormancy of common trumpet creeper (Campsis radicans (L.) Seem.). Юбилейная научна конференция "100 години от рождението на видния български ботаник и дендролог Борис Стефанов 1894-1979." , София;
- Hartmann, H. T., & Kester, D. E.** (1964): Plant Propagation, Principles and practices. Fifth printing. Englewood cliffs, N.J. Prentice-Hall, Inc.;
- Hartmann, H. T., Kester, D. E., & Davies, F. T.** (1990): Plant Propagation -Principles and Practices. Fifth Edition. Prentice-Hall International, Inc.;
- Hilhorst, H. W. M.** (1995): A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Science Research* 5: 61-73;
- Hilhorst, H. W. M.** (1998): The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisited. *Seed Science Research* 8: 77-90;
- Hopkins, W. G.** (1995): Introduction to plant physiology. John Wiley & sons, INC. New York, Chichester, Brisbane. Toronto, Singapore;
- Isajev, V. & Mančić, A.** (2002): Šumsko semenarstvo. Banja Luka – Beograd;
- Khan, A. A.** (1975): Primary, preventive and permissive roles of hormones in plant systems. *Botanical Review*, 41: 391-420;

- Koornneef, M., Leon-Kloosterziel, K. M., Schwartz, S. H. & Zeevaart, J. A. D.** (1998): The genetic and molecular dissection of abscisic acid biosynthesis and signal transduction in *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry* 36: 83-9;
- Lang, G.A.** (Ed) (1996): *Plant dormancy: physiology, biochemistry and molecular biology*. CAB International, Wallingford, UK;
- Lang, G. A., Early, J. D., Martin, G. C., & Darnell, R. L.** (1987): Endo-, para-, and ecodormancy: Physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience* 22(3): 371-7;
- Lin, T.-Y.** (1997): The metabolism of dormancy-breaking compounds and its role in dormancy-breaking processes. MSc Thesis, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana;
- Lin, T.-Y. & Cohn, M. A.** (1997): The involvement of alcohol oxidation via ADH in the seed dormancy-breaking process. *Plant Physiology* 114: 294;
- Macdonald, B.** (1986): *Practical Woody Plant Propagation for Nursery Growers*. B.T. Batsford Ltd. London;
- Nikolaeva, M. G.** (1977): Factors controlling the seed dormancy pattern. In *Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination* (ed. A.A. Khan) Elsevier, Holland: 51-74;
- Petrović, D. S.** (1952): Rad u šumskim rasadnicima. Drugo popravljeno i prošireno izdanje glavne uprave za šumarstvo NRS. Beograd;
- Regent, B.** (1980): Šumsko semenarstvo. Dokumentacija za tehniku i tehnologiju u šumarstvu br. 79. Jugoslovenski poljoprivredno-šumarski centar;
- Ritchie, S. & Gilroy, S.** (1998): Gibberellins: regulating genes and germination. *New Phytologist* 140: 363-83;
- Shinomura, T.** (1997): Phytochrome regulation of seed germination. *Journal of Plant Research* 110: 151-61;
- Stilinović, S.** (1977): Proizvodnja sadnog materijala I. (Organizacija rasadnika i tehnika proizvodnje). Autorizovana skripta. Šumarski fakultet, Beograd;
- Stilinović, S.** (1985): Semenarstvo šumskog i ukrasnog drveća i žbunja. Beograd;
- Stilinović, S., & Grbić, M.** (1988): Effect of various presowing treatments on the germination of some woody ornamental seeds. *Acta Horticulturae* 226. Geisenheim, Germany F.R.:239-45;
- Stilinović, S., & Grbić, M.** (1989,90): Upporedna istraživanja predsetvenih tretiranja semena nekih leguminoza. *Glasnik Šumarskog fakulteta* 71-2;
- Stilinović, S., Grbić, M., & Đorđević, D.** (1983): Utvrđivanje pravilnih postupaka za predsetveno tretiranje nekih vrsta semena sa tvrdom i nepropustljivom semenjačom. *Glasnik šum. fakulteta, Serija C* 61: 23-37;
- Stilinović, S., Grbić, M., & Đorđević, D.** (1985): Utvrđivanje pravilnih postupaka za predsetveno tretiranje nekih vrsta semena sa tvrdom i nepropustljivom semenjačom (II). *Glasnik šumarskog fakulteta, Serija C* 64: 335-45;
- Villiers, T. A.** (1971): Cytological studies in dormancy. I. Embryo maturation during dormancy in *Fraxinus excelsior*. *New Phytologist*, 70: 751-60;
- Walker-Simmons, M. K.** (1998): Protein kinases in seeds. *Seed Science Research* 8: 193-200;
- Wang, B. S. P., & Pitel, J. A.** (1991): Germination of dormant tree and shrub seeds. In Gordon, A. G., Gosling, P., Wang, B. S. P. (editors): *Tree and shrub seed handbook*. The International Seed Testing Association, Zurich;

Webb, D. P., & Wareing, P. F. (1972): Seed dormancy in Acer: endogenous germination inhibitors and dormancy in Acer pseudoplatanus L. *Planta* 104: 115-25;