Udomaćenje vrsta roda Cucurbita

Krnjak, Tea

Master's thesis / Diplomski rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Agriculture / Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:204:226682

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**



Repository / Repozitorij:

Repository Faculty of Agriculture University of Zagreb







SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET

UDOMAĆENJE VRSTA RODA *CUCURBITA*

DIPLOMSKI RAD

Tea Krnjak

Zagreb, travanj, 2019.

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET

Diplomski studij:
Biljne znanosti

UDOMAĆENJE VRSTA RODA *CUCURBITA*

DIPLOMSKI RAD

Tea Krnjak

Mentor: prof. dr. sc. Zlatko Šatović

Zagreb, travanj, 2019

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET

IZJAVA STUDENTA

O AKADEMSKOJ ČESTITOSTI

Ja, **Tea Krnjak**, JMBAG 0178084570, rođena 20.08.1991. u Čakovcu, izjavljujem da sam samostalno izradila/izradio diplomski rad pod naslovom:

UDOMAĆENJE VRSTA RODA *CUCURBITA*

Svojim potpisom jamčim:

- da sam jedina autorica ovoga diplomskog rada;
- da su svi korišteni izvori literature, kako objavljeni tako i neobjavljeni, adekvatno citirani ili parafrazirani, te popisani u literaturi na kraju rada;
- da ovaj diplomski rad ne sadrži dijelove radova predanih na Agronomskom fakultetu ili drugim ustanovama visokog obrazovanja radi završetka sveučilišnog ili stručnog studija;
- da je elektronička verzija ovoga diplomskog rada identična tiskanoj koju je odobrio mentor;
- da sam upoznata s odredbama Etičkog kodeksa Sveučilišta u Zagrebu (Čl. 19).

U Zagrebu, dana _____ _____

Potpis studenta / studentice

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
AGRONOMSKI FAKULTET

IZVJEŠĆE

O OCJENI I OBRANI DIPLOMSKOG RADA

Diplomski rad studentice **Tea Krnjak** JMBAG 0178084570, naslova

UDOMAĆENJE VRSTA RODA *CUCURBITA*

obranjen je i ocijenjen ocjenom _____ , dana _____ .

Povjerenstvo:			potpisi:
1.	prof. dr. sc. Zlatko Šatović	mentor	_____
2.	doc. dr. sc. Sanja Fabek Uher	član	_____
3.	doc. dr. sc. Martina Grdiša	član	_____

Zahvala

Zahvaljujem svom mentoru prof. dr. sc. Zlatku Šatoviću na strpljenju, vodstvu i pomoći pri izradi ovog diplomskog rada. Zahvaljujem se svojim prijateljima, bratu Marku i zaručniku Antunu na podršci i savjetima tijekom školovanja.

I na kraju, najveću zaslugu za ono što sam postigla pripisujem svojim roditeljima Dijani i Branku koji su uvijek bili tu, uz mene i bez kojih sve ovo ne bi bilo moguće.

Sažetak

Diplomskog rada studentice **Tea Krnjak**, naslova

UDOMAĆENJE VRSTA RODA *CUCURBITA*

Rod *Cucurbita* (por*. Cucurbitaceae)* uključuje pet vrsta koje su bile udomaćene u različitim područjima Sjeverne i Južne Amerike što je dovelo do velike morfološke i genetske raznolikosti kultiviranog genskog skupa ovog roda. Svaka vrsta predstavlja neovisan događaj udomaćenja različitih populacija divljih predaka. Sve su vrste bile u uzgoju u pretkolumbovskom razdoblju, a neke su uz kukuruz i grah bile ključne kulture jednog od prvih poznatih sustava združenih usjeva.

Ključne riječi: *Cucurbita**,*** udomaćenje, divlji srodnici, širenje uzgoja

Summary

Of the master's thesis – student **Tea Krnjak,** entitled

UDOMAĆENJE VRSTA RODA *CUCURBITA*

The genus *Cucurbita* (family *Cucurbitaceae)* includes five species that were domesticated in the Americas, giving rise to an immense morphological and genetic diversity within the cultivated gene pool of the genus. Each species represents an independent domestication event from different wild ancestor populations. All were cultivated during the pre-Columbian era, and some were members of the earliest crop plant complexes, along with maize and beans.

Keywords: *Cucurbita,* domestication, wild relatives, expansion

SADRŽAJ

1. UVOD 1

1.1. Cilj rada 1

2. SISTEMATIKA 2

2.1. Botanička pripadnost 2

2.2. Kulturne vrste roda i njihova upotreba 3

3. UDOMAĆENJE 7

3.1. Centar udomaćenja 7

3.2. Vrijeme udomaćenja i arheološka nalazišta 9

3.3. Divlji preci ili srodnici 11

3.4. Sindrom udomaćenja 16

4. ŠIRENJE UZGOJA I OPLEMENJIVANJE 18

4.1 Način širenja 18

4.2. Introdukcija kulturnih vrsta roda *Cucurbita* u Europi 18

4.3. Ciljevi modernog oplemenjivanja 20

5. ZAKLJUČAK 21

6. POPIS LITERATURE 22

1. UVOD

Udomaćenje vrsta roda *Cucurbita* višestruko je zanimljivo prilikom analize evolucije kulturnih biljnih vrsta jer su jedne od prvih udomaćenih vrsta s arheološkim nalazima starima i preko 10,000 godina. Vrste roda *Cucurbita* udomaćene su neovisno, u različitim područjima i u različito vrijeme i to u barem šest navrata. Tijekom duge povijesti udomaćenja i uzgoja razvile su izuzetno veliku morfološku raznolikost imajući na umu različite načine upotrebe i različit način uzgoja, te je pritom usporedna analiza sindroma udomaćenja, definiranog kao skupine biljnih svojstava koja su se promijenila tijekom udomaćenja, odličan primjer divergentnog odabira na različita svojstva. Uz nevjerojatno bogatu i dugu povijest udomaćenja i kultivacije rod *Cucurbita* ima jedan od najvećih i najširih raspona prilagodbe kultivaciji. Među svim biljkama koje se uzgajaju za prehranu, rod *Cucurbita* ima najveće povećanje ploda u usporedbi sa svojim divljim srodnicima.

1.1. Cilj rada

Cilj diplomskog rada je dati pregled istraživanja u svezi podrijetla, udomaćenja i širenja uzgoja kultura vrste roda *Cucurbita*. Diplomski rad temelji se na pregledu i sažimanju dostignuća znanstvenih istraživanja u području molekularne genetike, filogenetike, filogeografije, molekularne ekologije i arheologije pet udomaćenih vrsta roda *Cucurbita*: *C. argyrosperma* Huber, *C. ficifolia* Bouché*, C. pepo* L.*, C. maxima* Duch. ex Lam. spp. *maxima* i *C. moschata* Duch. ex Poir. Razmatra se sistematika roda, pretpostavljeni divlji preci/srodnici kulturnih biljnih vrsta, centar i vrijeme udomaćenja, sindrom udomaćenja, te način širenja uzgoja vrsta s naglaskom na introdukciju kulturnih vrsta u Europi.

2. SISTEMATIKA

2.1. Botanička pripadnost

Prema botaničkoj pripadnosti vrste roda *Cucurbita* (bundeve, buče ili tikve) spadaju u razred *Magnoliatae*, podrazred: *Dilleniidae,* red: *Cucurbitales* i porodicu: *Cucurbitaceae.*

Rod *Cucurbita* uključuje 15 vrsta odnosno 20 svojti (Tablica 2.1.1.). Kultivirane vrste [velika (*C. maxima*), obična (*C. pepo*), muškatna (*C. moschata*), zimska (*C. argyrosperma*) i smokvolisna bundeva (*C. ficifolia*)] su jednogodišnje i mezofitne kao i divlje *C. okeechobeensis*, *C. lundelliana i C. ecuadorensis*, dok su ostale divlje vrste višegodišnje i kserofitne.

Tablica 2.1.1. Vrste i podvrste roda *Cucurbita*

Br.	Vrsta / podvrsta	Skupina vrsta
1.	***C. pepo* L. ssp. *ovifera* (L.) D. S. Decker** [= ssp. texana (Scheele) I.A. Filov]	Pepo
2.	*C. pepo* ssp. *fraterna* (L.H. Bailey) Andres	Pepo
3.	***C. pepo* L. ssp. *pepo***	Pepo
4.	*C. okeechobeensis* (J.K. Small) ssp. *okeechobeensis*	Okeechobeensis
5.	*C. okeechobeensis* ssp. *martinezii* (L.H. Bailey) Walters & Decker-Walters	Okeechobeensis
6.	*C. lundelliana* L.H. Bailey	-
7.	***C. moschata* (Duch. ex Lam.) Duch. ex Poir.**	-
8.	***C. argyrosperma* Huber ssp. *argyrosperma***	Argyrosperma
9.	*C. argyrosperma* ssp. *sororia* (L.H. Bailey) Merrick & Bates	Argyrosperma
10.	***C. maxima* Duch. ex Lam. ssp. *maxima***	Maxima
11.	*C. maxima* ssp. *andreana* (Naudin) I.A. Filov	Maxima
12.	*C. ecuadorensis* Cutler & Whitaker	Maxima
13.	***C. ficifolia* Bouché**	-
14.	*C. foetidissima* H.B. Kunth	Foetidissima
15.	*C. pedatifolia* L.H. Bailey	Foetidissima
16.	*C. scabridifolia* L.H. Bailey	Foetidissima
17.	*C. radicans* Naudin	Foetidissima
18.	*C. digitata* A. Gray	Digitata
19.	*C. cordata* S. Watson	Digitata
20.	*C. palmata* S. Watson	Digitata

Izvor: Lira i sur. (2016); Napomena: Imena udomaćenih svojta napisana su podebljanim slovima; Poredak svojti prati poredak na filogenetskom stablu prikazanom na Slici 3.1.1; Isprekidana crta dijeli mezofitne jednogodišnje vrste (iznad) od kserofitnih višegodišnjih vrsta (ispod).

2.2. Kulturne vrste roda i njihova upotreba

Velika bundeva (*Cucurbita maxima* Duch. ex Lam. ssp. *maxima*) je velika narančasta bundeva koja je poznata diljem svijeta, a posebno u SAD-u kao dekoracija za Noć vještica. Velika je bundeva karakteristična po tome što je epiderma listova prekrivena mekanim dlačicama. Donji dio cvjetnog vijenca cjevastog je oblika. Zrela cvjetna stapka mekana je i uvećana. Sjeme je najčešće nabreklo bez jasno vidljivih rubova, vapnenobijele boje ili pak kestenastosmeđe boje (Nee, 1990). Početkom 19. stoljeća, američki mornari introducirali su niz različitih kultivara velike bundeve u SAD, na temelju kojih su oplemenjeni novi kultivari. Većina tih kultivara ušla je u komercijalnu proizvodnju početkom 20. stoljeća, te tradicionalno uključuje šest skupina kultivara kao što je to predložio Castetter (1925). Navedena se klasifikacija koristi i danas, iako sve moderne kultivare velike bundeve nije moguće klasificirati po navedenoj shemi (Tablica 2.2.1.) (Ferriol i Picó, 2008).

Tablica 2.2.1. Kultivari velike bundeve (*Cucurbita maxima* Duch. ex Lam. ssp. *maxima*)

Skupina kultivara	Kultivari
Banana	'Blue Banana', 'Orange Banana', 'Pink Banana', 'Pink Banana', 'Jumbo', 'Mammoth Jumbo', 'Plymouth Rock'.
Delicious	'Delicious', 'Golden Delicious', 'Green delicious', 'Faxon', 'Quality'.
Marrow	'Autumnal Marrow', 'Boston Marrow', 'Golden Bronze', 'Ohio', 'Valparaiso'.
Hubbard	'Arikara', 'Baby Blue', 'Baby Green', 'Baby Red', 'Blue Ballet', 'Blue Hubbard', 'Blue Magic', 'Brighton', 'Chicago Warted Hubbard', 'Golden Hubbard', 'Green Hubbard', 'Kitchenette', 'Little Gem', 'Marble Head', 'Orange Magic', 'Red Hubbard', 'True Hubbard', 'Uchiki kuri (Red kuri)', 'Umatilla Marble Head',
Show	'Atlantic Giant', 'Big Max', 'Big Moon', 'Cinderella (Rouge Vif d´Estampes)', 'Dill's Atlantic Giant', 'Etampes', 'First Prize', 'Mammoth Chili', 'Mammoth Gold', 'Prizewinner', 'Virginia Mammoth', 'Wyatt's Wonder'.
Turban	'Aladdin's Turban', 'Autumn Cup', 'Bonbon', 'Burgess Buttercup', 'Bush Buttercup', 'Buttercup', 'Crown', 'Crown Prince', 'Essex', 'MiniRed Turban', 'Mooregold', 'New Zealand Blue', 'Orange Dawn', 'Queensland Blue', 'Red China', 'Red Warren', 'Sweetmeat', 'Tiny Turk', 'Turk's Turban', 'Warren'
Kabocha	'Aijehei', 'Ambercup', 'Black Forest', 'Cha-Cha', 'Delica', 'Eclipse', 'Emiguri', 'Gatton', 'Golden Debut', 'Golden Orbit', 'Hokkori' 'Honey Delight', 'Japan Cup', 'Jarrahdale', 'Kurijiman', 'Nutty Delica', 'Pacifica', 'Sweet Mama', 'Sunshine'.

Ostali kultivari	'Casper', 'Confection', 'Dulce de Horno (Buen Gusto)', 'Galeuse d'Eysines', 'Gold Nugget', 'Lakota', 'Lumina', 'One Too Many', 'Red Warty Thing', 'Triamble'.

Izvor: Ferriol i Picó (2008)

Obična bundeva (*Cucurbita pepo* L.) najuzgajanija je vrsta bundeva u svijetu. Obična bundeva ima širok raspon tipova plodova poput tikvica, špageti tikvica, hokaido tikvica, patišon tikvica kao i mnogih ukrasnih tikvica (Slika 2.2.1). Karakteristična je epiderma listova prekrivena oštrim dlačicama, snažna cvjetna stapka koja se ponekad nastavlja kao brazda na površinu ploda i ravnomjerno blijedo sjeme s izraženim rubom (Nee, 1990). Obična je bundeva danas ekonomski najvažnija vrsta rasprostranjena širom svijeta, te se velika ekonomska vrijednost uglavnom temelji na kulinarskom korištenju njezinih plodova. Obična se bundeva dijeli na dvije kultivirane podvrste (ssp. *pepo* i ssp. *ovifera*), a na temelju oblika plodova kultivari obične bundeve su razvrstani u šest hortikulturnih skupina (Tablica 2.2.2.) (Ferriol i Picó, 2008). Hortikulturna klasifikacija donekle prati taksonomsku utoliko što kultivari skupine Acorn pripadaju podvrsti ssp. *ovifera*, a kultivari skupine Pumpkin podvrsti ssp. *pepo*.

Tablica 2.2.2. Kultivari obične bundeve (*Cucurbita pepo* L.)

Skupina kultivara	Kultivari
Acorn	'Autumn Prince op', 'Autumn Queen', 'Celebration', 'Carnival', 'Cream of the Crop', 'Early acorn', 'Festival Harlequin', 'Heart of Gold', 'Mardi Gras', 'Mammoth Table Queen', 'Mesa Queen', 'Royal Acorn', 'Swan White Table Queen', 'Sweet Dumpling', 'Table Ace', 'Table Gold', 'Table Star', 'Taybelle', 'Tuffy', 'White Acorn'.
Pumpkin	'Aladdin', 'Appalachian', 'Aspen', 'Autumn King', 'Big Autumn', 'Connecticut Field', 'Early Autumn', 'Early Harvest', 'Gladiator', 'Gold Fever', 'Gold Keeper', 'Gold Rush', 'Gold Standard', 'Gold Strike', 'Howden', 'Howdy Doody', 'Jack O'Lantern', 'Jack of All Trades', 'Li'l Goblin', 'Li'l Ironsides', 'Longface', 'Magic Lantern', 'Merlin', 'Mother Lode', 'Mystic', 'New England Pie', 'Peek a Boo', 'Phantom', 'Pick-a-Pie', 'Racer', 'Rocket', 'Schooltime', 'Small Sugar', 'Sorcerer', 'Spirit', 'Spookie', 'Spooktacular', 'Tallman', 'Tours', 'Trickster', 'Wee Be little', 'Winter Luxury Pie', 'Wizard'.
Golice	'Baby Bear', 'Eat All', ' Gleisdorfer Öilkurbis', 'Hull-Less', 'Lady Godiva', 'Snackjack', 'Streaker', 'Styrian Pumpkin', 'Trick or Treat', 'Triple Treat'.
Spaghetti	'Goldetti', 'Hasta la Pasta', 'Heaven', 'Orangetti', 'Pasta', 'Small Wonder', 'Spaghetti Tivoli', 'Stripetti', 'Trifetti', 'Vegetable Spaghetti', 'Vermicelli'.
Ukrasne	'Autumn Wings', 'Baby Boo', 'Baby Pam', 'Bicolor Pear', 'Flat Stripped', 'Galeuses', 'Gremlin, 'Jack B Little', 'Li'l Pum-Ke-Mon', 'Little Boo',

	'Miniature Ball', 'Munchkin', 'Orange', 'Orange Small', 'Orange Warted', 'Pam', 'Pear', 'Spoon', 'Spoon Bicolor', 'Striped Crown of Thorns', 'Striped Pear', 'Wee-B-Little op', 'White Ball', 'White Egg'.
Ostali kultivari	'Bush Delicata', 'Camäleon', 'Delicata'.

Izvor: Ferriol i Picó (2008)

Muškatna bundeva (*Cucurbita moschata* /Duch. ex Lam./ Duch. ex Poir.) obuhvaća kultivare kao što su 'Butternut' i 'Golden Cushaw', te mnoge kultivare koje nalazimo u Zapadnoj Indiji, nizinskoj Srednjoj Americi i mnogim nizinskim tropskim područjima Južne Amerike (Slika 2.2.1). Karakteristične su joj mekane dlačice na listovima i mladim dijelovima biljke, te tvrda glatka cvjetna stapka. Sjeme može biti različite boje i uvijek ima istaknuti rub (Nee, 1990). Predložene taksonomske klasifikacije nisu uspjele točno opisati genetske odnose između postojećih kultivara, pa se razvrstavanje temelji na morfologiji plodova. Castetter (1925) i Whitaker i Davis (1962) predložili su tri hortikulturne skupine (Tablica 2.2.3.) (prema Ferriol i Picó, 2008).

Tablica 2.2.3. Kultivari muškatne bundeve (*Cucurbita moschata* /Duch. ex Lam./ Duch. ex Poir.)

Skupina kultivara	Kultivari
Cheese	'Calhoun', 'Chirimen', 'Fairytale', 'Futtsu Black', 'Kentucky Field', 'Large Cheese', 'Large Sweet Cheese', 'Long Island Cheese', 'Magdalena Big Cheese', 'Musquée de Provence', 'Quaker Pie', 'Tan Cheese'.
Crookneck	'Argonaut', 'Bugle Gramma', 'Canada Crookneck', 'Longue de Nice', 'Lunga di Napoli', 'NeckPumpkin', 'Pennsylvania Dutch crookneck', 'Tromba ď Albenga', 'Winter Crookneck'.
Butternut-Bell	'Alagold op', 'Atlas', 'Autumn Glow', 'Avalon', 'Butterboy', 'Burpee’s Butterbush', 'Butternut', 'Canesi', 'Early Butternut', 'Estribo', 'Li’l Abner', 'Menina Rajada Seca', 'Metro PMR', 'Nicklow’s Delight', 'Pilgrim', 'Ponca Butternut', 'Puritan Butternut', 'Really Big', 'Rebenque', 'Sucrine du Berry', 'Supreme', 'Tahitian Butternut','Ultra Butternut', 'Violina', 'Waltham', 'Zenith'.
Ostali kultivari	'Buckskin', 'Cuban Pumpkin (Zapallo) ', 'Dickinson', 'Early Buckskin', 'Fordhook Acorn', 'Golden Cushaw', 'Seminole Pumpkin'.

Izvor: Ferriol i Picó (2008)

Zimska bundeva (*Cucurbita argyrosperma* Huber ssp. *argyrosperma*) uključuje kultivare kao što su 'Japanese pie pumpkin' i 'White cushaw', te niz meksičkih i srednjeameričkih kultivara od kojih su neki uzgajaju zbog sjemena, a ne zbog mezokarpa (Slika 2.2.1). Sjeme je snažno obrubljeno i ponekad ima istaknuti zelenosivi rub koji je u

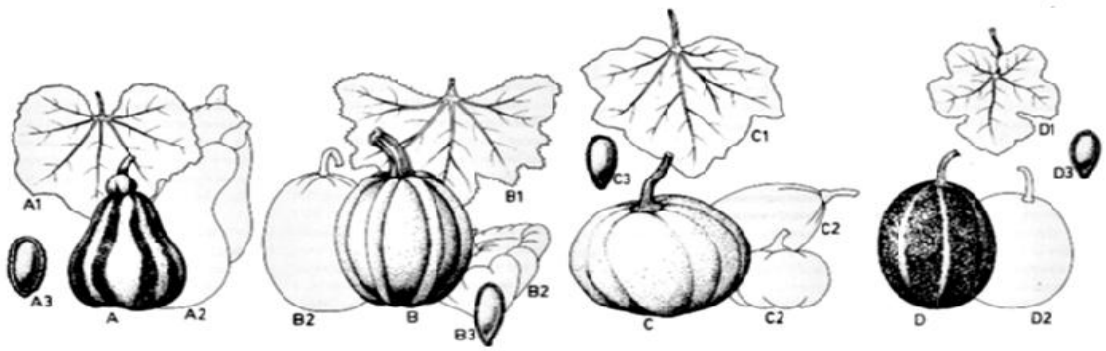
kontrastu s pretežito bijelim sjemenom. Plodovi su najčešće bijeli ili vrlo blijedi s zelenim mrežastim uzorkom (Nee, 1990). Raznolikost zimske bundeve je mala u usporedbi s ostalim vrstama. Svi komercijalni kultivari dijele se na tri botanička varijeteta (Tablica 2.2.4.): var. *argyrosperma,* var. *callicarpa* Merrick i Bates i var. *stenosperma* (Pang) Merrick i Bates (Ferriol i Picó, 2008).

Tablica 2.2.4. Kultivari zimske bundeve (*C. argyrosperma* ssp. *argyrosperma*)

Varijetet	Kultivari
var. *argyrosperma*	'Silverseed Gourd'.
var. *callicarpa*	'Allneck Cushaw', 'Black Tennessee Sweet Potato', 'Campeche', 'Chompa', 'Cushaw Crookneck Green Striped', 'Green Striped Cushaw', 'Hopi', 'Japanese Pie', 'Mayo Arrote', 'Navajo Cushaw', 'Prima Bajo Sequalca', 'Tennessee Sweet Potato', 'Tricolor Cushaw', ' Veracruz Pepita', 'White Cushaw', 'Zebra Mystery'.
var. *stenosperma*	'Elfrida Taos'.

Izvor: Ferriol i Picó (2008)

Smokvolisna bundeva (*Cucurbita ficifolia* Bouché) *najviše se razlikuje od pet kultiviranih vrsta bundeva (Slika 2.2.1). Ima osebujne plodove slične izduženim lubenicama i široko crno sjeme. Lišće vrste C. ficifolia ima istaknute zaobljene režnjeve, a prašničke niti su prekrivene dlačicama. Uglavnom se uzgaja na mnogo višim nadmorskim visinama od ostalih kultiviranih vrsta. U Americi se uzgaja od sjevernog Meksika do sjeverne Argentine i Čilea. U Europi se rijetko uzgaja, no popularna je već stoljećima u Aziji. U usporedbi s drugim kultiviranim vrstama roda Cucurbita, oblik, veličina i boja ploda smokvolinse bundeve je ujednačena (Nee, 1990).*



Slika 2.2.1. List, plod i sjeme zimske (A: C. argyrosperma ssp. argyrosperma), obične (B: C. pepo), muškatne (C: C. moschata) i smokvolisne bundeve (D: C. ficifolia)
Izvor: https://www.hort.purdue.edu/newcrop/1492/cucurbits.html

3. UDOMAĆENJE

3.1. Centar udomaćenja

Centar udomaćenja kulturne biljne vrste definiran je kao zemljopisna regija u kojoj je po prvi put došlo do udomaćenja određenje vrste. Neke su vrste udomaćene u primarnim centrima udomaćenja koji su istovremeno i centri podrijetla agrikulture odnosno centri neovisno razvitka agrikulture, dok su druge udomaćene u sekundarnim centrima udomaćenja odnosno regijama u kojima nije došlo do neovisnog razvitka agrikulture.

Purugganan i Fuller (2009) navode sedam primarnih i 17 sekundarnih centara udomaćenja kulturnih biljnih vrsta. Primarni centri udomaćenja su (1) istok Sjeverne Amerike, (2) srednja Amerika, (3) središnje Ande, (4) subsaharska Afrika, (5) Plodni polumjesec, (6) sjeverna Kina i (7) porječje rijeke Jangce. U tim je regijama neovisno započela Prva agrikulturna revolucija ili Neolitska revolucija čime se označava prijelaz dotadašnjih kultura lovaca i sakupljača na novi način života koji su označavale poljoprivreda i trajna naselja.

Sve kulturne vrste roda *Cucurbita* su udomaćene u Novom svijetu i smatraju se jednima od prvih kultiviranih biljnih vrsta. Uz tri primarna centra udomaćenja, smatra se da u Novom svijetu postoje i četiri sekundarna centra udomaćenja: (2a) sjever Južne Amerike, regija u koju se poljoprivreda proširila iz primarnog centra (2) srednja Amerika kao i (3a) sjeverne Ande, (3b) Amazonija i (3c) Ekvador i Peru, regije u koje je poljoprivreda došla iz primarnog centra (3) središnje Ande.

Prapovijesno rasprostranjenje vrste roda *Cucurbita,* uzgoj i upotreba utvrđena je na temelju arheoloških ostataka poput suhe kore egzokarpa i sjemena te su jedni od prvih udomaćenih vrsta s lignificiranom korom egzokarpa. Pet kultiviranih vrsta roda *Cucurbita* udomaćeno je u različitim regijama Sjeverne i Južne Amerike.

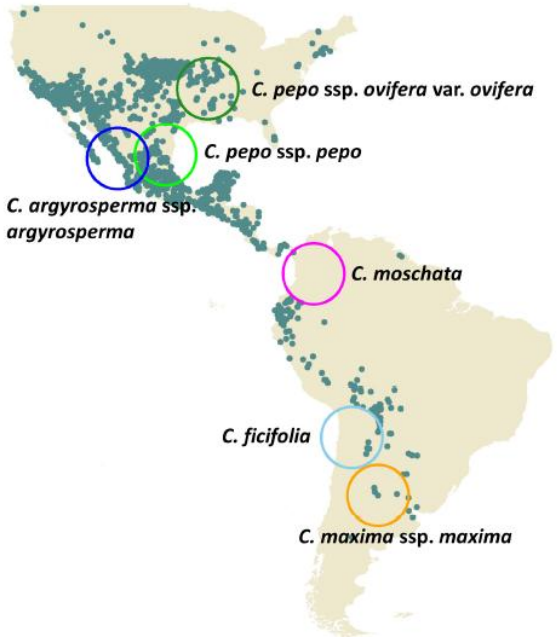
Sve su kulturne vrste roda *Cucurbita* udomaćene u jednom centru osim obične bundeve (*C. pepo*) za koju se smatra da su dvije kultivirane podvrste (ssp. *pepo* i ssp. *ovifera*) bile neovisno udomaćene u različitim regijama, na (1) istoku Sjeverne Amerike (ssp. *ovifera*), te u (2) srednjoj Americi (ssp. *pepo*). Udomaćenje svake od ovih vrsta najvjerojatnije predstavlja neovisan događaj udomaćenja različitih divljih predaka. Sve su vrste bile u uzgoju u pretkolumbovskom razdoblju, a obična i muškatna bundeva su uz kukuruz i grah bile ključne kulture Mayanskog sustava združenih usjeva poznatog pod nazivom 'milpa' koji se zadržao sve do danas u mnogim regijama srednje Amerike.

Pregled centara i vremena udomaćenja kao i pretpostavljenih divljih predaka ili srodnika kultiviranih vrsta roda *Cucurbita* prikazan je u Tablici 3.1.1. i Slici 3.1.1.

Tablica 3.1.1. Udomaćenje vrsta roda *Cucurbita*

Vrsta	Centar udomaćenja	Vrijeme udomaćenja (g. pr. n. e.)	Divlji predak
Velika bundeva (*C. maxima* ssp. *maxima*)	(3b) Amazonija	2.000	*C. maxima* ssp. *andreana*
Obična bundeva (*C. pepo ssp. ovifera var. ovifera*)	(1) istok Sjeverne Amerike	4.000	*C. pepo* ssp. *ovifera* var. *ozarkana*
(*C. pepo* ssp. *pepo*)	(2) srednja Amerika	8.000	?
Muškatna bundeva (*C. moschata*)	(2a) sjever Južne Amerike	3.000	?
Zimska bundeva (*C. argyrosperma* ssp. *argyrosperma*)	(2) srednja Amerika	5.000	*C. argyrosperma* ssp. *sororia*
Smokvolisna bundeva (*C. ficifolia*)	(3b) Amazonija	3.000	?

Izvor: Hancock (2004), Smith (2006), Ferriol i Picó (2008)



Slika 3.1.1. Rasprostranjenost divljih vrsta roda *Cucurbita*, te pretpostavljeni centri udomaćenja kulturnih vrsta

Izvor: Kates (2017)

3.2. Vrijeme udomaćenja i arheološka nalazišta

Prilikom utvrđivanja pretpostavljenog centra udomaćenja određene biljne vrsta potrebno je imati na umu rezultate arheoloških istraživanja kao i ekozemljopisnih istraživanja prirodne rasprostranjenosti divljih predaka odnosno srodnika, te rasprostranjenosti uzgoja tradicijskih kultivara određene biljne vrste. U Tablici 3.2.1 dan je sažeti prikaz najstarijih arheoloških nalazišta kultiviranih vrsta roda *Cucurbita* uz pretpostavljeni centar i vrijeme udomaćenja.

Tablica 3.2.1. Najstarija arheološka nalazišta kultiviranih vrsta roda *Cucurbita*

Vrsta	Centar udomaćenja Arheološko nalazište	Vrijeme udomaćenja Datiranje
Velika bundeva (*C. maxima* ssp. *maxima*)	(3b) Amazonija dolina Casma, Peru dolina Viru, Peru	2.000 2.000 1.800
Obična bundeva (*C. pepo ssp. ovifera var. ovifera*)	(1) istok Sjeverne Amerike središnji i zapadni Illinois, SAD visoravan Ozark, Missouri, SAD	4.000 5.000 4.000
(*C. pepo* ssp. *pepo*)	(2) srednja Amerika dolina Oaxaca, Meksiko Ocampo, Tamaulipas, Meksiko	8.000 8.750 7.000
Muškatna bundeva (*C. moschata*)	(2a) sjever Južne Amerike Ocampo, Tamaulipas, Meksiko Huaca Prieta, Peru Tikal, Guatemala	3.000 4.900 2.700 2.000
Zimska bundeva (*C. argyrosperma* ssp. *argyrosperma*)	(2) srednja Amerika dolina Tehuacán, Puebla, Meksiko	5.000 5.200
Smokvolisna bundeva (*C. ficifolia*)	(3b) Amazonija Huaca Prieta, Peru dolina Casma, Peru	3.000 2.700 2.000

Izvor: OECD (2016)

Velika bundeva (*C. maxima* ssp. *maxima*) je udomaćena u priobalnom području Perua [(3b) Amazonija] oko 2.000 godina pr. n. e. na što ukazuju arheološki nalazi pronađeni u dolini Casma (2.000 g. pr. n. e) i dolini Viru (1.800 g. pr. n. e.) u Peruu. U pretkolumbovskom razdoblju tradicijski kultivari velike bundeve su uzgajani na području sjeveroistočne Argentine i u Paragvaju kao i u dolinama na području Anda. Arheološki ostaci velike bundeve u sjeveroistočnoj Argentini datiraju od 200. do 500. g. n. e. Danas se pretpostavlja da je divlji predak velike bundeve podvrsta ssp. *andreana* koja je endemična za područje Južne Amerike. Plodovi ove podvrste pronađeni su i u tropskim područjima Argentine i Urugvaja, a u novije vrijeme i u Boliviji, te je stoga moguće da je velika bundeva udomaćena u vrlo širokom području (Nee, 1990).

Obična bundeva (*C. pepo*) je neovisno udomaćena u najmanje dva navrata, na (1) istoku Sjeverne Amerike, 4.000 g. pr. n. e., te u (2) srednjoj Americi, 8.000 g. pr. n. e. Arheološki dokazi udomaćenja obične bundeve u dolini Oaxaca (8.750 g. pr. n. e.) kao i državi Tamaulipas (7.000 g. pr. n. e.) u Meksiku znatno su stariji od onih pronađenih u državi Illinois (5.000 g. pr. n. e.) i Missouri (4.000 g. pr. n. e.) u SAD. Brojni su tradicijski kultivari obične bundeve rasprostranjeni po sjevernoj Americi još u pretkolumbovskom razdoblju, tako da su plodovi i sjeme tradicijskih kultivara u Europu stigli iz različitih područja Sjeverne Amerike. Divlje vrste roda *C. pepo* pronađene su u više navrata od sredine 19. stoljeća na širokom području jugoistočnog i središnjeg SAD-a, a najviše ih je pronađeno u državi Teksas. Kasnije su ostaci divlje *C. pepo* pronađeni i na sjeveru Meksika (Ferriol i Picó, 2008).

Muškatna bundeva (*C. moschata*) je vrlo srodna zimskoj bundevi (*C. argyrosperma*), te se smatralo da se radi o istoj vrsti sve dok Pangalo (1930) nije zimsku bundevu opisao kao zasebnu vrstu i nazvao ju *C. mixta* Pang. Najraniji arheološki ostaci mogućeg udomaćenja muškatne bundeva otkriveni su državi Tamaulipas, Meksiku (4.900 g. pr. n. e.) te se u početku smatralo da bi (2) srednja Amerika mogla biti predložena kao centar udomaćenja vrste. Međutim pri ponovnoj procjeni ostataka pojedinih meksičkih spilja navedeno datiranje nije potvrđeno (najstariji ostaci datiraju 800 g. pr. n. e.) što ukazuje na to kako najstariji uzorci nisu bili točno identificirani u prvoj analizi ili su pak nestali. Ostaci muškatne bundeve su kasnije pronađeni na arheološkom nalazištu Huaca Prieta u obalnom području Perua (2.700 g. pr. n. e.) kao i u Tikalu, Gvatemala (2.000 g. pr. n. e.), te su neki autori predložili postojanje dva centra udomaćenja. Arheološki ostaci, velika raznolikost južnoameričkih tradicijskih kultivara kao i nazočnost određenih morfoloških svojstva koja se smatraju primitivnima uočena kod tradicijskih kultivara iz Kolumbije i Paname ukazuje na to da je centar udomaćenja muškatne bundeve (2a) sjever Južne Amerike (Prohens i sur., 2008).

Zimska bundeva (*C. argyrosperma* ssp. *argyrosperma*) je vjerojatno udomaćena u (2) srednjoj Americi, a najstariji arheološki ostaci pronađeni u dolini Tehuacán, Puebla, Meksiko datiraju iz 5.200 g. pr. n. e. Divlja podvrsta, ssp. *sororia*, je rasprostranjena od Meksika do srednje Amerike, te je vjerojatno i divlji predak kultivirane podvrste (Sanjur i sur., 2002).

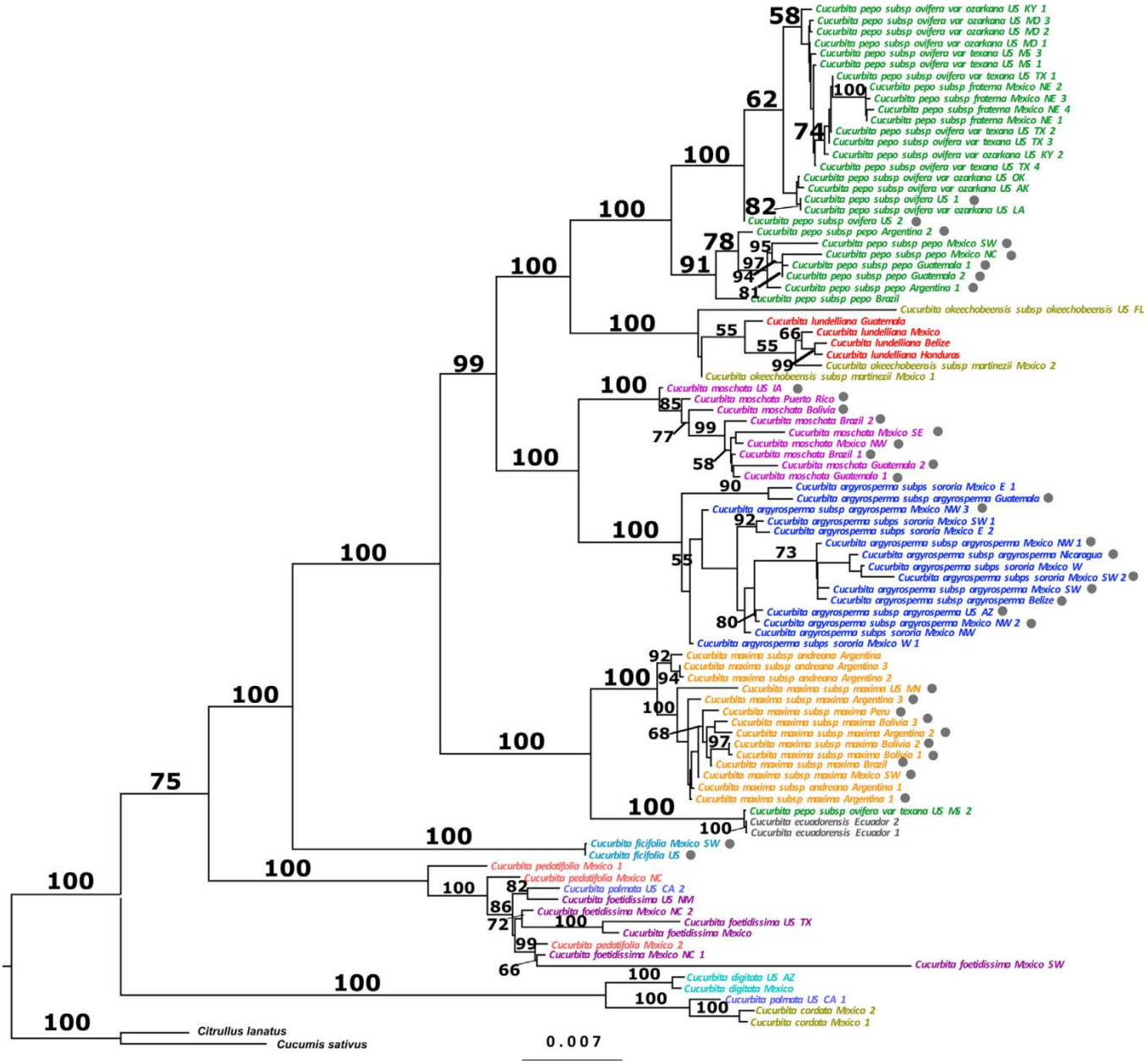
Smokvolisna bundeva (*C. ficifolia*) je na arheološkim nalazištima pronađena isključivo u Peruu, na nalazištu Huaca Prieta (2.700 pr. n. e.) kao i u dolini Casma (2.000 pr. n. e.) što ukazuje na to da je udomaćena na području (3b) Amazonije (Nee, 1990; Sanjur i sur., 2002).

3.3. Divlji preci ili srodnici

Filogenetska istraživanja koja uključuju kultivirane biljne vrste kao i njihove divlje srodnike predstavljaju ključan korak u analizi genetske osnove udomaćenja, te identifikaciji izravnog divljeg pretka određene kultivirane biljne vrste.

Dosad najcjelovitije filogenetsko istraživanje vrsta roda *Cucurbita* se temeljilo na analizi sekvenci 44 jezgrina lokusa, uključivalo je 92 jedinke 18 kultiviranih i divljih svojti (vrsta i podvrsta), a jedinke lubenice (*Citrullus lanatus* /Thunb./ Matsum. & Nakai) i krastavca (*Cucumis sativus* L.) su korištene kao uljezi (*outgroup*) prilikom izrade filogenetskog stabla. Istraživanje je uključivalo sve vrste i podvrste roda *Cucurbita* (navedene u Tablici 2.1.1.) osim dvije divlje kserofitne višegodišnje vrste, *C. scabridifolia* i *C. radicans*.

Na filogenetskom stablu prikazanom na Slici 3.3.1. vidljivo je monofiletsko podrijetlo skupine mezofitnih jednogodišnjih vrsta kojoj pripadaju sve kultivirane vrste kao i niz divljih vrsta. Skupina kserofitnih, višegodišnjih vrsta podijeljena je na dvije skupine od kojih niti jedna nije monofiletska jer se vrsta *C. palmata* pojavljuje u obje skupine. Unutar skupine mezofitnih jednogodišnjih vrsta, skupina koju čine jedinke smokvolisne bundeve (*C. ficifolia*) je sestrinska skupini kojoj pripadaju sve ostale svojte, a čine je šest skupina uz 100 % vrijednost pouzdanosti grananja na temelju metode *bootstrap*. Prvoj skupini pripadaju kultivirane i divlje jedinke obične bundeve (*C. pepo*). Jedinke divljih vrsta *C. okeechobeensis* i *C. lundelliana* pripadaju drugoj skupini. Treću skupinu čine jedinke kultivirane muškatne bundeve (*C. moschata*). U četvrtoj skupini nalaze se jedinke kultivirane (ssp. *argyrosperma*) kao i divlje (ssp. *sororia*) podvrste zimske bundeve (C. *argyrosperma*), a u petoj jedinke kultivirane (ssp. *maxima*) kao i divlje (ssp. andreana) podvrste velike bundeve (*C. maxima*), dok se u šestoj nalaze jedinke vrste *C. ecuadorensis* (ali i jedna jedinka *C. pepo* ssp. *ovifera* var. *texana*).



Slika 3.3.1. Filogenetsko stablo vrsta roda *Cucurbita* dobiveno metodom maksimalne vjerodostojnosti na temelju sekvenci 44 jezgrenih lokusa. Pouzdanost grananja je uspostavljena metodom bootstrap na temelju 1,000 pseudoponavljanja. Stablo je zakorijenjeno pomoću vrsta *Citrullus lanatus* i *Cucumis sativus*.

Izvor: Kates (2017)

Divlji srodnici kulturnih biljnih vrsta (*crop wild relatives*; CWR) često se koriste u oplemenjivanju bilja kao donori poželjnih gena naročito u slučaju gena otpornosti na abiotske i biotske stresove.

Velika bundeva (*C. maxima* ssp. *maxima*) je kultivirana podvrsta dok divlji tipovi navedene vrste pripadaju podvrsti ssp. *andreana*. Analiza restrikcijskih mjesta kloroplastne DNA je pokazala visoku srodnost navedenih podvrsta koje su razvrstane u istu skupinu (Wilson et al., 1992). Analiza sekvenci mitohondrijskog gena *nad1* je pokazala da ne postoje razlike između ove dvije podvrste u intronu navedenog gena (Sanjur et al., 2002). Analizom sekvenci četiriju kloroplastnih lokusa (Zheng et al., 2013) kao i analizom sekvenci 44 jezgrenih lokusa (Kates et al., 2017) uzorci divlje i kultivirane podvrste činili su zasebnu skupinu uz visoku pouzdanost na temelju analize *bootstrap*. Ova su istraživanja potvrdila tradicionalnu taksonomsku pripadnost ovih podvrsta istoj vrsti temeljenu na morfološkoj i ekološkoj sličnosti (Nee, 1990). Stoga se smatra da je divlja podvrsta ssp. *andreana* divlji predak kultivirane, ssp. *maxima* (Kates et al., 2017). Navedena istraživanja su također pokazala da je sestrinska vrsta velikoj bundevi ekvadorska bundeva (*C. ecuadorensis*).

Obična bundeva (*C. pepo*) se dijeli u tri podvrste (1) ssp. *pepo*, koju čine isključivo kultivirani tipovi, (2) ssp. *fraterna*, koju čine isključivo divlji tipovi, i (3) ssp. *ovifera*, u kojoj nalazimo i kultivirane i divlje tipove. Podvrsta ssp. *ovifera* se nadalje dijeli na tri varijeteta (3a) var. *ovifera*, koju čine kultivirani tipovi, (3b) var. *ozarkana*, koju čine divlje populacije koje rastu na području država Arkansas, Illinois, Louisiana, Missouri i Oklahoma, SAD, te (3c) var. *texana*, koju čine divlje populacije koje rastu na području država Louisiana, Mississippi, New Mexico i Texas, SAD. Navedenu su taksonomsku podjelu predložili Decker-Walters et al. (1993) na temelju morfoloških svojstava i rezultata izoenzimskih analiza. Wilson et al. (1992) su analizom restrikcijskih mjesta kloroplastne DNA pokazali jasnu podjelu kultivara obične bundeve na dvije rodoslovne linije (ssp. *pepo* i ssp. *ovifera*) što je potvrdila i analiza mitohondrijskog gena *nad1* (Sanjur et al., 2002) idući tako u prilog hipotezi da je obična bundeva neovisno udomaćena u najmanje dva navrata. Unutarvrsna analiza genetskih odnosa između različitih svojti pomoću biljega RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*; nasumično umnožena polimorfna DNA) ukazala je na jasne genetske razlike između tri podvrste (Decker-Walters et al., 2002). Podvrsta ssp. *pepo* je bila genetski najudaljenija, a genetski najbliži varijetet kultiviranim tipovima ssp. *ovifera* var. *ovifera* se pokazao ssp. *ovifera* var. *ozarkana*. Navedene je rezultate potvrdila i analiza biljezima AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*; polimorfizam dužine umnoženih ulomaka), SSR (*Simple Sequence Repeats*; ponavljajuće jednostavne sekvence odnosno mikrosatelitni biljezi) i ISSR (*Inter Simple Sequence Repeats*; umnažanje ulomaka omeđenih ponavljajućim jednostavnim sekvencama) (Paris et al., 2002). Analizom cjelokupnog kloroplastnog genoma pomoću tehnike sekvenciranja nove generacije (NGS; *next-generation sequencing*) definitivno je potvrđeno postojanje tri podvrste (Kistler et al., 2015). Imajući na umu rezultate genetskih istraživanja kao i arheološke ostatke koji pripadaju podvrsti ssp. *ovifera* var. *ovifera* u državi Illinois i Missouri u SAD zaključeno je da je navedeni varijetet udomaćen na (1) istoku Sjeverne Amerike, te da mu je najvjerojatniji divlji predak varijetet ssp. *ovifera* var. *ozarkana* dok je podvrsta ssp. *pepo* udomaćena znatno ranije na području (2) srednje Amerike iz dosad još neutvrđenog divljeg pretka (Smith, 2006).

Muškatna bundeva (*C. moschata*) uključuje kultivirane genotipove i nije poznat divlji tip. Uska srodnost sa zimskom bundevom (*C. argyrosperma*) s kojom je u ranijim taksonomskim radovima činila istu vrstu, dokazana je na temelju morfološke sličnosti kao i činjenice da se mogu križati (OECD, 2016). Analiza restrikcijskih mjesta kloroplastne DNA (Wilson et al., 1992) kao i analiza mitohondrijskog gena *nad1* (Sanjur et al., 2002) također je pokazala usku srodnost vrsta *C. moschata*, *C. argyrosperma* ssp. *argyrosperma* i *C. argyrosperma* ssp. *sororia* svrstavši ih u istu skupinu. Isti su rezultati dobiveni i analizom sekvenci četiriju kloroplastnih lokusa (Zheng et al., 2013) kao i analizom sekvenci 44 jezgrenih lokusa (Kates et al., 2017) pri čemu uzorci kultivirane (*C. argyrosperma* ssp. *argyrosperma*) kao i divlje (*C. argyrosperma* ssp. *sororia*) zimske bundeve čine jasnu sestrinsku skupinu uzorcima muškatne bundeve. Stoga je zaključeno da *C. argyrosperma* ssp. *sororia* nikako ne može biti divlji predak muškatne bundeve, da se u slučaju muškatne i zimske bundeve radi o dva neovisna udomaćenja, te da je muškatna bundeva najvjerojatnije udomaćena na području (2a) sjevera Južne Amerike iz dosad još neutvrđenog divljeg pretka (Kates et al., 2017).

Zimska budeva (*C. argyrosperma* ssp. *argyrosperma*) je podijeljena na četiri varijeteta od kojih tri (var. *argyrosperma*, var. *callicarpa* i var *stenosperma*) uključuju kultivirane tipove dok u var. *palmeri* spadaju divlje populacije sa sjevera Meksika. Divlja podvrsta, ssp. *sororia*, se smatra divljim pretkom kultivirane podvrste na temelju ekozemljopisnog rasprostranjenja, morfološke sličnosti i reproduktivne kompatibilnosti, a u nekim regijama Meksika zapaženi su i spontani križanci divljih i kultiviranih biljaka (OECD, 2016). Navedena je hipoteza potvrđena i analizom sekvenci 44 jezgrenih lokusa (Kates et al., 2017).

Smokvolisna budeva (*C. ficifolia*) je genetski najudaljenija od kulturnih vrsta bundeva. Analize sekvence mitohondrijskog gena *nad1* (Sanjur et al., 2002) kao i sekvenci četiriju kloroplastnih lokusa (Zheng et al., 2013) ukazivale su na genetsku srodnost smokvolisne bundeve s divljim kserofitnim višegodišnjim vrstama kao što su *C. foetidissima* i *C. pedatifola*, no analiza sekvenci 44 jezgrenih lokusa (Kates et al., 2017) jasno je pokazala da smokvolisna bundeva čini bazalnu skupinu mezofitnih jednogodišnjih vrsta roda *Cucurbita* kojima pripadaju sve kultivirane bundeve kao i dvije divlje vrste (*C. okeechobeensis* i *C. lundelliana*). Isto je istraživanje pokazalo da postoje dvije skupine kserofitnih divljih vrsta: (1) skupina Foetidissima: *C. foetidissima*, *C. pedatifolia*, *C. scabridifolia* i *C. radicans*), te (2) skupina Digitata (*C. digitata*, *C. cordata*, *C. palmata*). Skupina Foetidissima genetski je bliža smokvolisnoj bundevi od skupine Digitata. Smokvolisna je bundeva isključivo kultivirana biljna vrsta koja nema genetski srodnu divlju vrstu, Kates i sur. (2017) također ističu da je skupina koju čine vrste rasprostranjene od sjevera Južne Amerike, preko srednje Amerike do Sjeverne Amerike monofiletska (*C. pepo*, *C. okeechobeensis*, *C. lundelliana*, *C. moschata*, *C. argyrosperma*) dok izvan te skupine ostaju velika (*C. maxima*) i smokvolisna (*C. ficifolia*) bundeva kao vrste rasprostranjene u središnjoj Južnoj Americi i udomaćene na području (3b) Amazonije.

Uz poznavanje pretpostavljenih divljih predaka kultiviranih biljnih vrsta, za praktično je oplemenjivanje važno poznavati mogućnost križanja određene kulturne biljne vrste sa srodnim kultiviranim kao i divljim vrstama. Stoga su Harlan i de Wet (1971) osmislili podjelu na genske skupove (*gene pool*) koji su definirani kao ukupnost genetske raznolikosti određene kultivirane biljne vrste i skupine srodnih vrsta:

(1) Primarni genski skup (GP-1) obuhvaća raznolikost kultivirane biljne vrste koja uključuje moderne i tradicijske kultivare, oplemenjivački materijal, te divlje podvrste kultivirane biljne vrste;

(2) Sekundarni genski skup (GP-2) obuhvaća genetski materijal srodnih vrsta koje se mogu međusobno križati upotrebom klasičnih oplemenjivačkih metoda, a križanci F_1 generacije su barem donekle plodni;

(3) Tercijarni genski skup (GP-3) obuhvaća genetski materijal vrsta s kojima se određena vrsta može križati upotrebom biotehnoloških metoda (kultura in *vitro*; fuzija protoplasta; genski transfer).

U Tablici 3.3.1 su prikazane vrste koje pripadaju primarnom, sekundarnom i tercijarnom genskom skupu kultiviranih vrsta roda *Cucurbita* razvrstane na temelju uspješnosti provedbe križanja između različitih vrsta i podvrsta. U skladu sa stupnjem srodstva prikazanom na filogenetskom stablu (Slika 3.1.1.) sekundarnom genskom skupu velike bundeve (*C. maxima*) pripada ekvadorska bundeva (*C. ecuadorensis*) kao sestrinska vrsta, a sličan je odnos uočen i u slučaju muškatne (*C. moschata*) i zimske (*C. argyrosperma*) bundeve. O mogućnosti križanja obične bundeve (*C. pepo*) s drugim kultiviranim i divljim vrstama postoji malo pouzdanih podataka, a neki autori u sekundarni genski skup obične bundeve, uz sestrinsku divlju vrstu *C. okeechobeensis*, svrstavaju i muškatnu (*C. moschata*), zimsku (*C. argyrosperma*) i ekvadorsku (*C. ecuadorensis*) bundevu. Smokvolisna je bundeva (*C. ficifolia*) genetski najudaljenija od ostalih kultiviranih vrsta roda *Cucurbita* tako da se je s njima nije moguće križati. S druge strane, smokvolisna je bundeva jedina kultivirana vrsta roda *Cucurbita* u čiji su sekundarni genski skup uključene divlje kserofitne višegodišnje vrste kao što su *C. foetidissima* i *C. pedatifolia*.

Tablica 3.3.1. Primarni, sekundarni i tercijarni genski skupovi kultiviranih vrsta roda *Cucurbita*

Vrsta	Primarni genski skup	Sekundarni genski skup	Tercijarni genski skup
Velika bundeva (*C. maxima*)	*C. maxima* *ssp. maxima* *ssp. andreana*	*C. ecuadorensis*	*C. lundelliana* *C. argyrosperma* *C. ficifolia*
Obična bundeva (*C. pepo*)	*C. pepo* ssp. *pepo* *C. pepo* ssp. *ovifera* *var. ovifera* var. *texana* var. *ozarkana* *C. pepo* ssp. *fraterna*	*C. okeechobeensis* *C. argyrosperma* *C. moschata* *C. ecuadorensis*	*C. lundelliana* *C. ficifolia* *C. maxima*
Muškatna bundeva (*C. moschata*)	*C. moschata*	*C. argyrosperma*	*C. lundelliana* *C. maxima* *C. pepo*
Zimska bundeva (*C. argyrosperma*)	*C. argyrosperma* ssp. *soraria* ssp. *argyrosperma*	*C. moschata*	*C. pepo* *C. maxima* *C. foetidessima*
Smokvolisna bundeva (*C. ficifolia*)	*C. ficifolia*	*C. pedatifolia* *C. foetidissima*	*C. lundelliana* *C. maxima* *C. pepo*

Izvor: OECD (2016)

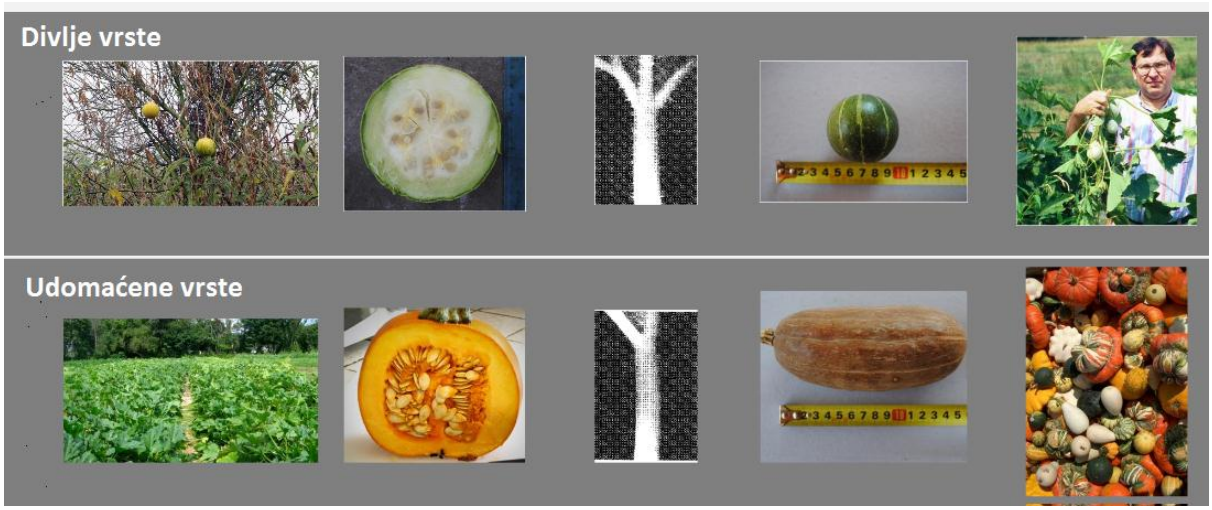
3.4. Sindrom udomaćenja

Sindrom udomaćenja uključuje skupinu biljnih svojstava koja su se promijenila tijekom udomaćenja (Hammer, 1984). Sindrom udomaćenja ovisi o kojoj se biljnoj vrsti ili skupini vrsta radi. Brojne jednogodišnje zeljaste biljne vrste koje se razmnažaju sjemenom su promijenile niz sličnih svojstava tijekom udomaćenja. Udomaćenje vrsta koje su višegodišnje i/ili se vegetativno razmnažaju (voćne vrste, gomoljaste vrste) teklo je na nešto drugačiji način pri čemu je svjestan ljudski odabir poželjnih mutanata imao presudnu ulogu. Sindrom udomaćenja ističe skupinu svojstava po kojim se udomaćeni genotipovi najviše razlikuju od divljih predaka.

Svojstva sindroma udomaćenja uključuju: ograničavanje rasprostiranja sjemena (lomljiva os klasa kod žitarica, pucanje mahuna kod mahunarki), gigantizam (povećanje vegetativnih i/ili generativnih organa, povećanje žetvenog indeksa), promjene habitusa biljke (kompaktan habitus, uspravna stabljika, smanjenje grananja, determiniran rast), smanjenje/gubitak dormantnosti sjemena (nepropusna sjemena ljuska kod mahunarki, fiziološka dormantnost: biokemijski inhibitori kod trava) kao i ujednačenje nicanja i zriobe (sjetva i žetva u određeno vrijeme potiču sinkronizaciju).

Sindrom udomaćenja bundeva (Slika 3.4.1.) najviše se očituje kao gigantizam jer kultivirane vrste imaju znatno veći plod i krupnije sjeme. Isto tako, kultivirane vrste pokazuju

manju dlakavost, smanjenu otpornost na određene bolesti (Slika 3.4.2.), te smanjenu otpornost na sušu (Slika 3.4.3.) u usporedbi s divljim vrstama.



Slika 3.4.1. Sindrom udomaćenja bundeva

(Kates, 2017b), (obrada Tea Krnjak)



Slika 3.4.2. Smanjena otpornost na bolesti kod udomaćenih vrsta

(Kates, 2017b)



Slika 3.4.3. Prikaz povećane potrebe za vodom kod udomaćenih vrsta *Cucurbita*

(Kates, 2017b)

4. ŠIRENJE UZGOJA I OPLEMENJIVANJE

4.1 Način širenja

Kulturne biljne vrste na temelju centara udomaćenja i načina širenja uzgoja klasificiramo na (Harlan, 1975): endemične kulture (jedan centar udomaćenja; nema širenja uzgoja), semiendemične kulture (jedan centar udomaćenja; ograničeno širenje uzgoja), monocentrične kulture (jedan centar udomaćenja; znatno širenje uzgoja, ali bez daljnje diverzifikacije (nema sekundarnih centara raznolikosti), oligocentrične kulture (jedan centar udomaćenja; znatno širenje uzgoja s jednim ili više sekundarnih centara raznolikosti), multicentrične kulture (više centara udomaćenja), te alocentrične kulture (kulture udomaćene izvan područja prirodnog rasprostranjenja).

Centri raznolikosti kulturne biljne vrste su regije u kojima nalazimo veliku raznolikost kultiviranih tipova određene biljne vrste. Centri raznolikosti dijele se na primarne i sekundarne centre. U primarnim centrima raznolikosti uz bogatstvo tradicijskih kultivara nalazimo i bogatstvo divljih predaka/srodnika kultivirane biljne vrste, jer se ta regija nalazi unutar područja prirodne rasprostranjenosti (divlje) biljne vrste (areali), dok sekundarni centar raznolikosti označava regiju izvan centra udomaćenja određene kulturne biljne vrste u kojoj je došlo do daljnje diverzifikacije. U sekundarnim centrima raznolikosti može se naći prvenstveno bogatstvo tradicijskih kultivara, ali ne i divljih predaka/srodnika. No, budući da su mnoge biljne vrste kozmopolitske (široko prirodno rasprostranjenje), a kultivirane biljke mogu i „pobjeći“ iz uzgoja (planta hortifuga) činjenica da se u određenoj regiji mogu naći divlji tipovi ne znači nužno da se radi o primarnom centru raznolikosti (centru udomaćenja) te biljne vrste.

Obična je bundeva (*C. pepo*) multicentrična kultura jer se pretpostavlja da je udomaćena u dva navrata i u dva zemljopisno jasno odvojena područja. Ostale kultivirane vrste roda *Cucurbita* imaju jedan centar udomaćenja. Velika (*C. maxima*) kao i muškatna (*C. moschata*) bundeva su tipične oligocentrične kulture koje su se proširile u uzgoju po cijelom svijetu, a važni sekundarni centri raznolikosti su im Srednjoameričko područje, južna Azija (Hindustran) kao i Europa. To se ogleda i u velikoj morfološkoj raznolikosti koja postoji unutar ove dvije vrste. Zimska (*C. argyrosperma*) i smokvolisna (*C. ficifolia*) bundeva su se proširile u uzgoju i izvan svog područja udomaćenja, no pritom nije došlo do znatne diverzifikacije tako da ove dvije vrste možemo smatrati monocentričnima.

4.2. Introdukcija kulturnih vrsta roda *Cucurbita* u Europi

Kultivirane vrste roda *Cucurbita* se često pojavljuju u izvješćima europskih svećenika i istraživača u 16. stoljeću u kojima opisuju starosjedilačku američku poljoprivredu. Bundeve se smatraju jednim od prvih povrtnih kultura koje su stigle u Europu te postoje mnogi prikazi različitih vrsta *Cucurbita* na povijesnim slikama i ilustracijama. Neke su vrste, poput

smokvolisne i velike bundeve do Europe došle iz Amerike preko drugih kontinenata. Dugostoljetni uzgoj u Europi doveo je do nastanka velike raznolikosti tradicijskih kultivara (Ferriol i Picó, 2008).

Vrste roda *Cucurbita* porijeklom su iz Amerike, na prijelazu 16. stoljeća prekooceanski putnici rasprostranili su ih na druge kontinente te su postale poznata i važna biljna kultura u mnogim zemljama. Prema podacima FAO preko 150.000 ha bundeve se uzgajalo u 2005. godini. Najveći prinos bio je 19.000.000 tona proizvedenih u Aziji i Europi. Tri široko rastuće vrste, *C. pepo*, *C. maxima* i *C. moschata* izrazito su polimorfne u vidu oblika ploda, brzog rast ploda, gigantizma te su izazvale oduševljenje među ljudima različitih kultura (Harry i sur., 2006).

Ikonografija biljaka nedvojbeno je sredstvo za procjenu povijesne prisutnosti botaničkih svojti u određenoj regiji; to je osobito slučaj kod *Cucurbitaceae*. Vjeruje se kako su prve poznate slike roda *Cucurbita* izvan Amerike dvije ilustracije *C. pepo* koje su se pojavile u *De Historia Stiripium*, 50 godina nakon Kolumbovog putovanja u Novi svijet. Prvi prikaz vrste roda *Cucurbita* (Slika 4.2.1.) u Europi pronađen je u ilustriranom molitveniku *Grandes Heures d'Anne de Bretagne* koji je sastavljen i ilustriran u Touraineu u Francuskoj, između 1503. i 1508. Opisi plodova sjevernoameričke vrste *C. pepo* i južnoameričke vrste *C. maxima,* slikani između 1515. i 1518. godine, prepoznati su u ukrasu u obliku cvjetnog vijenca u Villi Farnesina u Rimu. To ukazuje na postojanje *Cucurbita* vrsta u Europi (Harry i sur., 2006).



Slika 4.2.1. Prvi prikaz vrste roda Cucurbita u Europi u ilustriranom molitveniku Grandes Heures d'Anne de Bretagne

(Harry i sur., 2006)

4.3. Ciljevi modernog oplemenjivanja

Oplemenjivanje bundeva započelo je prilikom njihovog udomaćenja u Americi, a do 20. stoljeća oplemenjivački programi bili su uspostavljeni u Europi, sjevernoj Americi i Aziji. Glavni ciljevi oplemenjivanja bundeva su povećanje prinosa te otpornost na štetočinje i bolesti. Identificirani su mnogi izvori otpornosti na štetočine, iako se relativno malo njih koristi u modernim kultivarima. Nadalje, u bilo kojoj regiji, jačina infekcije različitih štetnika i bolesti često varira iz godine u godinu, a novi patotipovi virusa, bakterija i gljiva mogu se iznenada pojaviti. Stoga je slaganje otpornih gena u piramidu također cilj budućeg oplemenjivanja. Osim na biotske stresove, potrebno je oplemenjivati i na otpornost na abiotske stresove. Smatra se da će istraživanja mehanizma otpornosti kod smokvolisne bundeve na edafske stresove, kao što su niske temperature i salinitet tla, poslužiti u oplemenjivačkim programima i svih ostalih kultiviranih vrsta (Ferriol i Picó, 2008).

Kvaliteta plodova je trenutno glavni cilj oplemenjivanja bundeva. Viskoprinosni kultivari smanjene kvalitete često su poželjni od strane proizvođača. Međutim, zahtjevi potrošača za kvalitetnim proizvodom se povećavaju i postoji velika potreba za pružanjem dosljedno dobrog proizvoda. Standardi kvalitete razlikuju se po vrstama i skupinama kultivara, ako i cilju proizvodnje (svježi plod, konzerviranje, dječja hrana, sjeme itd.) (Ferriol i Picó, 2008).

Pored kvalitete plodova i kvaliteta sjemena te raznolikost uporabe jedni su od ciljeva oplemenjivanja bundeva. Gospodarska važnost proizvodnje bundeve u Srednjoj Europi povećala je interes za povećanjem svoje prehrambene i farmaceutske vrijednosti. Jedan od trenutnih ciljeva oplemenjivanja bundeva jest izbor kultivara bundeve čije sjeme sadrži dobar kemijski sastav, poput povećane nezasićene masne kiseline i sadržaj tokoferola. Tokoferoli su antioksidanti i imaju potencijal smanjenja rizika od bolesti raka i kardiovaskularnih bolesti. Mnoge studije o kemijskom sastavu sjemena bundeve otkrivaju nove spojeve koji upućuju na nove primjene ili koji objašnjavaju molekularnu osnovu za drevne namjene. Na primjer, različiti proizvodi sjemena muškatne bundeve (sirovi, pečeni, fermentirani, koncentrati bjelančevina bundeve i izolirani bjelančevinski proteini) ispitani su kao način poboljšanja prehrambene kvalitete kruha. Dokazano je kako dodavanje proizvoda od bundeve u pšenično brašno povećava udio proteina, lizina i mineralni. Sjeme bundeve također je važno u tradicionalnoj medicini u Kini i Latinskoj Americi, isto tako sjeme je bogati izvor fitosterola (spojeva za koje se pokazalo kako smanjuju razinu kolesterola u krvi, smanjuju rizik od određenih vrsta raka i poboljšavaju imunološki sustav (Ferriol i Picó, 2008).

Zbog uspješnog uzgoja određenih zimskih tikvica i bundeva pri lošim uvjetima, one se testiraju kao podloge za ostale kulture, ponajprije za različite vrste bundeva, lubenica i krastavaca. Snažan korijenov sustav vrsta *Cucurbita* povećava učinkovitost apsorpcije vode i hranjivih tvari, otpornosti na biotički stres (uglavnom patogeni tla) i također može poslužiti kao izvor endogenih hormona, što dovodi do povećanja prinosa (Ferriol i Picó, 2008).

5. ZAKLJUČAK

Udomaćenje vrsta roda *Cucurbita* spada među najranije zapise i najranija arheološka nalazišta koja ukazuju na uzgoj navedenih vrsta. Uz nevjerojatno dugu i bogatu povijest udomaćenja i uzgoja, vrste roda *Cucurbita* su bez premca u morfološkoj raznolikosti. U usporedbi s ostalim kultiviranim biljkama, tijekom udomaćenja vrsta roda *Cucurbita* došlo je do najvećeg povećanja ploda (gigantizam). Biljni genetski izvori vrsta roda *Cucurbita* koji obuhvaćaju brojne tradicijske kultivare kao i morfološki vrlo različite samonikle populacije još uvijek nisu dovoljno prikupljeni niti analizirani na morfološkoj, genetskoj, biokemijskoj i agronomskoj razini. Opis i procjena svojstava prikupljenih biljnih genetskih izvora vrsta roda *Cucurbita* olakšat će njihovu upotrebu u oplemenjivačkim programima usmjerenim na povećanje kvalitete kao i otpornosti na biotske i abiotske stresove.

6. POPIS LITERATURE

D.T. Walters, C. W. Cowan, B.D. Smith (1993) Isozyme characterization of wild populations of Cucurbita pepo. Journal of Ethnobiology 13: 55-72

Decker-Walters, Jack E. Staub, Sang-Min Chung, Eijiro Nakata and Hector D. Quemada (2002). "Diversity in Free-living Populations of Cucurbita pepo (Cucurbitaceae) as Assessed by Random Amplified Polymorphic DNA," Systematic Botany 27(1): 19-28

Ferriol i Picó U: Prohens J., Nuez F. (2008), Handbook of pland breeding, Vegetables 1, Asteraceae, Brassicaceae, Chenopodicaceae, and Cucurbitaceae, Springer Science+Business Media, LLC 317-380

Hammer, K. 1984. Das Domestikationssyndrom. Kulturpflanze 32: 11-34 (doi: 10.1007/BF02098682)

Hancock, J. C. 2004. Plant Evolution and the Origin of Crop Species, CAB International, Wallingford, UK.

Harlan J.R. and de Wet, J.M.J (1971). Toward a rational classification of cultivated plants, Taxon 20, 509-517

Harlan, J.R. 1975. Space, time and variation. In: Harlan, J.R. Crops and man. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America. Madison, WI, SAD

Harry Paris i sur., First Known Image od Cucurbita in Europe, 1503-1508, Annals of Botany 98 (2006): 46

Kates H. R., Soltis P. S., Soltis D. E. (2017). Evolutionary and domestication history of Cucurbita (pumpkin and squash) species inferred from 44 nuclear loci, ScienceDirect

Kates H. R., Soltis P. S., Soltis D. E. (2017b). Determining genetic relationships among wild and domesticated pumpkin species, Univ Florida, Genet Inst, Gainesville, Florida Museum Nat Hist, Gainesville, DeptBiol, Gainesville

Kistler L., Newsom L. A., Ryan T.M., Clarke A. C., Smith B. D., Perry G. H. (2015), Gourds and squashes (*Cucurbita* spp.) adapted tomegafaunal extinction and ecological anachronismthrough domestication, 112 (49) 15107-15112

Lira R., Eguiarte L., Montes S., Zizumbo-Villarreal, D, Colunga-Garcíamarin P., Quesada M. (2016). Homo Sapiens-Cucurbita Interaction in Mesoamerica: Domestication, Dissemination, and Diversification. U: Ethnobotany of Mexico: Interactions of People and Plants in Mesoamerica (Lira R., Casas A., Blancas J., Ur.). Springer, New York 389-400.

Nee M. (1990). The Domestication of Cucurbita (Cucurbitaceae), Economic Botany, Vol. 44, No. 3, Supplement: New Perspectives on the Origin and Evolution of New World Domesticated Plants (Jul. - Sep., 1990), Springer, New York 56-68

OECD (2016), “Squashes, pumkins, zucchinis and gourds (Cucurbita species)”, in Safety Assessment ofTransgenic Organisms in the Environment, Volume 5: OECD Consensus Documents, OECD Publishing,Paris.

Paris, H. S., Yonash, N., Portnoy, V., Mozes-Daube, N., Tzuri, G. & Katzir, N. (2002) Theor.Appl. Genet.106, 971–978

Purugganan, M.D., Fuller, D.Q. 2009. The nature of selection during plant domestication. Nature 457(12): 843-848 (doi:10.1038/nature07895)
Sanjur O. I., Piperno D. R., Andres T. C., Wessel- Beaver L. (2002). Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of Cucurbita (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: Implications for crop plant evolution and areas of origin. Proc.Natl. Acad. Sci. 99: (1) 535-540
Smith B. D. (2006) Eastern North America as an independent center of plant domestication. Archaeobiology Program, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC 20560. vol 103, no. 33.
Wilson H.D., Doebley J., Duvall M. (1992) Chloroplast DNA diversity among wild and cultivated members of *Cucurbita* (*Cucurbitaceae*), Theor Appl Genet 84: 859-865
Zheng Y-H., Alverson A. J., Wang Q-F., Palmer J. D. (2013). Chloroplast phylogeny of Cucurbita: Evolution of the domesticated and wild species. Journal of Systematics and Evolution. 51(3), 326-334.

MREŽNI IZVORI:
https://www.hort.purdue.edu/newcrop/1492/cucurbits.html

7. ŽIVOTOPIS

Tea Krnjak rođena je 20. kolovoza 1991. godine u Čakovcu. Osnovnoškolsko obrazovanje završila je u Osnovnoj školi Podturen, a srednju školu u Srednjoj školi Prelog, smjer opća gimnazija. Tijekom osnovnoškolskog obrazovanja intenzivno uči engleski jezik u privatnoj školi „Mirjana Sever“. Po završetku srednje škole upisuje Agronomski fakultet u Zagrebu smjer Zaštita bilja, gdje 2016. godine stječe titulu univ. bacc. ing. agr. Nakon toga nastavlja svoje akademsko obrazovanje na diplomskom studiju Biljne znanosti koje završava 2019. godine.