

УДК 581.5

Р.І. Дмитрах

**СТАТЕВА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ РОСЛИН РІЗНИХ ЖИТТЄВИХ ФОРМ ТА
ОСОБЛИВОСТІ САМОПІДТРИМАННЯ ЇХ ПОПУЛЯЦІЙ В УКРАЇНСЬКИХ
КАРПАТАХ**

Дмитрах Р.И. Половая дифференциация растений разных жизненных форм и особенности самоподдержания их популяций в Украинских Карпатах // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 65-70.

На основанні аналізу флори Українських Карпат отримана загальна класифікація статевої диференціації видів різних життєвих форм. Вивчено структурно-функціональна організація різностатевих видів, співвідношення статевих форм, адаптаційний потенціал, а також особливості їх розповсюдження в різних екологічних умовах.

Dmytrakh R.I. Sexual differentiation for plants of various life forms and peculiarities of self-support their population in Ukrainian Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 65-70.

On the basis of analysis of the Ukrainian Carpathians flora the sexual differentiation for plants of various life forms has been characterized. There were studied structural and functional peculiarities of the heterosexual plants as well as their distribution in different ecological conditions. Main factors which affect the sexual differentiation have been revealed.

Статева диференціація рослин зумовлена різною структурно-функціональною організацією їх репродуктивної сфери в процесі розмноження. Різні способи запилення сприяють формуванню відповідних статевих ознак, які відображають адаптивний характер та відповідні реакції видів на дію зовнішніх факторів середовища як в межах особин (на індивідуальному рівні), так і в популяціях на груповому рівні. Морфологія квітки та способи їх запилення – два тісно взаємопов'язані процеси, а ті чи інші морфологічні характеристики квіток сприяють тому чи іншому синдрому запилення, який спрямований на відновлення популяції виду за допомогою насіння. Перехресне запилення в цьому аспекті вважається ефективним способом передачі генетичної інформації наступному поколінню. Однак, структурні пристосування до перехресного запилення можуть бути різними й в еволюційному плані постійно змінюватися.

Відомо, що рослинам властиві різні статеві типи, основу яких становлять генетично неоднорідні структури: тичинкові й маточкові. За умови різного їх поєднання формуються як двостатеві (гермафродитні) структури в межах однієї квітки, так і роздільностатеві з тичинковими й маточковими квітками на різних особинах. Різна комбінація таких структур визначається поліморфією видів, наявність якої засвідчує присутність широкої норми реакції особин на умови зовнішнього середовища. Еволюційні причини появи різностатевих видів і, зокрема, одно- і дводомних полягають не тільки у забезпеченні в них перехресного запилення, але й функціональному призначенню їх статевих структур. Різностатевість у рослин вважається однією з прогресивних форм в процесі еволюції, оскільки останні за багатьма особливостями мають певні переваги над двостатевими [2, 3, 11]. Важливою є думка про те, що різностатеві особини вирізняються за фізіолого-біохімічними

властивостями та різним відношенням до умов середовища [13, 15]. Відповідно, кожна із статей є неоднозначною за своїми функціональними особливостями та здатністю до розмноження в різних умовах середовища. Адже відомо, що формування різностатевих чоловічих і жіночих структур підтримується не окремими частинами квітки, як у гермафродитних рослин, а всім організмом в цілому. Окрім цього, умови середовища менше впливають на зміни цього процесу, оскільки буферні властивості різностатевих структур є значно стабільнішими [12]. Тому, у вирішенні проблеми статеві диференціації видів важливими є відомості щодо поширення цього процесу серед рослин різних життєвих форм, а також взаємозв'язку з конкретними екологічними умовами їх існування. Доцільним є з'ясування питань, які пов'язані зі структурно-функціональною організацією різностатевих видів, оцінкою їх адаптаційного потенціалу та специфікою самопідтримання їх популяцій.

Методика досліджень

Статева диференціація рослин різних життєвих форм проведена на основі аналізу флори Українських Карпат [1, 10] з відповідною оцінкою процентної участі в них різних статевих типів. Розподіл видів на двостатеві, однодомні й дводомні та різні статеві форми (андроецичні, гіноецичні, гермафродитні тощо) наведено за загальноприйнятою методикою досліджень генеративної сфери [4, 5, 7, 8, 9]. Загалом, у вивченні статеві диференціації видів використано такі методичні підходи, як описово-морфологічний, який пов'язаний зі зовнішньо-морфологічними особливостями генеративної сфери, та кількісно-функціональний, який ґрунтується на співвідношенні різних статевих форм та їх функціональному призначенні в популяціях [14]. Статева структура популяцій окремих видів досліджена на основі кількісного співвідношення в них особин різних статевих форм та специфіки їх адаптації в різних екологічних умовах (едафічних, геоморфологічних, мікрокліматичних тощо).

Результати досліджень

На основі проведених досліджень отримано загальну характеристику статеві диференціації видів різних життєвих форм та їх кількісного розподілу у флорі Українських Карпат. У сферу досліджень включено три групи рослин: голонасінні, покритонасінні й трав'яні. Серед них – дерева, чагарники й чагарнички, трав'яні (однодольні й дводольні) види. Основні статеві типи досліджено на рівні виду, роду й родини. Установлено, що серед видів з різними життєвими формами двостатеві становлять 70,5%, однодомні – 21,5%, дводомні – 8,0% (таблиця). На рівні родин цей показник є таким: 56% – двостатеві, 26% – однодомні, 18% – дводомні. Найбільшу частку серед родин з різностатєвою організацією генеративної сфери видів мають деревні й чагарникові голо-і покритонасінні (20%), дещо меншу – трав'яні (14%).

Різні статеві типи неоднаково представлені у видів з різними життєвими формами: серед двостатєвих 6,8% становлять дерева й чагарники, 63,7% – трав'яні рослини; серед однодомних 8,7% – дерева й чагарники, 12,8% – трав'яні рослини; серед дводомних 3,6% – дерева й чагарники, 4,4% – трав'яні рослини. У групі голо- і покритонасінних деревних і чагарникових рослин значна частка належить сучасним

хвойним, більшість з яких є однодомними видами (ялина, ялиця, модрина, тсуга, псевдотсуга, сосна, яловець, туя, туєвик, кипарисовик, біота, метасеквоя, таксодій тощо). Двodomні форми представлені реліктовими тисовими та гінкговими. До групи різностатевих одно- і двodomних покритонасінних належать дуб, бук, граб, хмелеграб, ясен, береза, вільха, верба, душекція, тополя, горіх, самшит, лох, карія, ліщина, коркове дерево, гіркокаштан, деякі кленові тощо.

Різностатевість є достатньо характерною ознакою трав'яних видів (17,2%). Сюди відносяться представники таких родин, як гречкові (*Polygonaceae: Rumex L.*), кропивні (*Urticaceae: Urtica L., Parietaria L.*), гвоздичні (*Caryophyllaceae: Dianthus L., Melandrium Roehl.*), молочайні (*Euphorbiaceae: Euphorbia L., Mercurialis L.*), валер'янові (*Valerianaceae: монтанні види Valeriana L.*), товстолисті (*Rhodiola L.*), губоцвіті (*Labiaceae: Thymus L.*), зонтичні (12 родів, 23 види), айстрові (*Asteraceae: 16 родів, 29 видів*); серед однодольних - осокові (*Cyperaceae: понад 20 видів Carex L.*), частухові (*Alismataceae: Sagittaria L.*), жабурникові (*Hydrocharitaceae: Hydrocharis L., Elodea Michx.*), рдесникові (*Potamogetonaceae: Zannichellia L.*), ароїдні (*Aracaceae: Arum L.*), їжачоголівкові (*Sparganiaceae*), рогузові (*Typhaceae*) тощо.

Таблиця

Статеву диференціацію рослин у флорі Українських Карпат, %

Життєва форма рослин	Двостатеві			Однодомні			Двodomні		
	Родина	Рід	Вид	Родина	Рід	Вид	Родина	Рід	Вид
Дерева й чагарники (голонасінні)	–	–	–	2,0	7,5	4,6	3,0	1,1	0,4
Дерева, чагарники й чагарнички (покритонасінні)	15,0	9,2	6,8	11,0	5,3	4,1	4,0	1,8	3,2
Разом:	15,0	9,2	6,8	13,0	7,8	8,7	7,0	2,9	3,6
Трав'яні (дводольні)	32,0	45,0	50,7	8,0	12,4	9,4	8,0	3,2	3,8
Трав'яні (однодольні)	9,0	16,7	13,1	5,0	1,8	3,3	3,3	1,1	0,6
Разом:	41,0	61,7	63,7	13,0	14,2	12,8	11,0	4,3	4,4
Всього:	56,0	70,9	70,5	26,0	21,8	21,5	18,0	7,3	8,0

Диференціація видів за їх відношенням до конкретних екологічних умов показала, що найбільша частка різностатевих видів є представниками мезофітної (64%), мезогігрофітної (17%) та гігрофітної (19%) флори. Однодомні види найчастіше трапляються в лучних і лісових ценозах (айстрові, зонтичні, гвоздичні, кропивні), двodomні – в болотяних і водних (осокові, валеріанові, рогузові, ароїдні, жабурникові, частухові тощо). Серед різностатевих трав'яних рослин близько 20% видів є високогірними. Підвищена участь останніх зумовлена кліматичними особливостями цього регіону, які відіграють особливу роль в їх статевій диференціації. Очевидно, в процесі природного добору різностатеві види краще пристосовуються до мінливих і несприятливих умов природного середовища.

Важливим критерієм статевої диференціації видів є індивідуальна спеціалізація генеративної сфери різностатевих особин та особливості їх розподілу як на індивідуальному, так і популяційному рівнях. Диференціація видів за кількісним співвідношенням у них різних статевих форм є специфічною для кожної популяції

[6]. Наприклад, серед дводомних видів жіночі форми переважають в гінодієцичних і гіноандродієцичних популяціях, які становлять у *Dianthus compactus* Kit. – 54,3%, у *Thymus alpestris* Tausch – 57,0%, у *Valeriana tripteris* L. – 59,8%, у *Melandrium dioicum* (L.) Cass et Germ. – 69,7%, у *Rumex carpaticus* Zapal. – 78,4%. В популяціях андрогінодієцичних видів, таких як *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Rhodiola rosea* L., *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath значну перевагу (понад 60,0%) мають чоловічі форми. В однодомних (андромно- і андрогіномоецичних) видів чоловіча стать коливається від 60,0% у *Carex limosa* L. до 78,5% у *Astrantia major* L. Серед однодомних видів найменша кількість жіночих квіток є характерною для гіномоецичних популяцій (2,5-26,8%).

Поліморфність у різностатевих видів, яка пов'язана з різною функціональністю морфологічних структур, є достатньо поширеною їх особливістю. В гінодієцичних видів поряд з жіночими й двостатевими (гермафродитними) формами трапляються перехідні, які мають андроцей на різних стадіях редукції, що вказує на походження жіночих форм від гермафродитних. Редукція андроцея пов'язана зі стерильністю пилку, не розкриванням пиляків, деформацією або відсутністю тичинок, зменшенням розмірів віночка тощо. Наприклад, в популяціях *Valeriana tripteris* особини перехідної форми мають квітки середніх розмірів з невеликими тичинками й частково відсутніми в них пилковими зернами. У *Thymus alpestris* пиляки в жіночих квітках зберігаються в якості рудимента.

Режим запилення й зав'язування насіння в популяціях одно- і дводомних видів залежить від кількісного розподілу й співвідношення в них особин різних статевих форм. Структурна організація їх статевих елементів, як правило, виключає можливість самозапилення, тому зав'язування насіння в популяціях цих видів є в певній залежності від активності агентів запилення. Потенціальна насіннева продуктивність жіночих особин у порівнянні з гермафродитними є вищою за рахунок не тільки більшої кількості в них квіток (65,7% проти 54,2% у гермафродитних), але й більшої їх ваги та кращої схожості. Окрім цього, жіночі особини дають насіння тільки в результаті перехресного запилення, а гермафродитні – як при самозапиленні, так і при перехресному. Відповідно, гетерозиготність жіночих особин та їх потомства є вищою. Ефективність запилення в популяціях різностатевих видів визначається за особливостями розподілу їх особин. Характерною ознакою популяцій різностатевих видів є достатньо виражена мозаїчність в них окремих статевих форм, унаслідок чого, особини розподіляються за групами з певною статевою формою.

Різностатевий розподіл особин в популяціях видів зумовлює своєрідність не тільки систем схрещування, а й різні потенційні їх можливості та здатність адаптуватися до конкретних екологічних умов. Статева структура популяцій виду є лабільним показником, який може змінюватися в неоднорідних екологічних умовах. Найвиразніше ця особливість виявляється в різних за висотною поясністю районах Карпат. Вплив різних екологічних умов має важливе значення у формуванні статевих співвідношень особин в популяціях одного й того ж виду. Наприклад, у дводомного виду *Valeriana simplicifolia*, популяції якого трапляються як в рівнинних, так і в гірських районах, кількість андроецичних (чоловічих) особин збільшується (68%) у високогірних районах (1350-1500 м н. р. м.) і зменшується (54%) у передгірських (300-700 м). Кожній статевій формі властивий відповідний екологічний диференціал, який відображає різні їх потреби до умов середовища. Різностатевість зумовлюється

не тільки індивідуальною спеціалізацією генеративної сфери видів, але й їх функціональним призначенням. Будь-які зміни у співвідношенні статевих форм визначаються різною їх адаптацією до існуючих умов, зокрема кліматичних, едафічних, ценотичних тощо. Останні безпосередньо впливають на формування в популяціях видів різних статевих співвідношень та відображають характерну закономірність розподілу в них різних статевих форм. Такий адаптивний потенціал визначається сукупністю генетично детермінованих ознак їх поведінки, набутої в процесі онтогенезу при взаємодії з факторами навколишнього середовища. Зокрема, несприятливі кліматичні умови високогір'я (тривале залягання снігу, рясні дощі та повені, повільне прогрівання схилів тощо) зумовлюють короткий період вегетації та прискорений розвиток рослин. Вплив різних екологічних умов є, очевидно, визначальним в інтенсивності переходу видів із гермафродитного стану в різностатевий. Водночас, статеве співвідношення особин є важливим показником, який характеризує особливості існування виду та здатність до адаптації в конкретних умовах середовища. Відповідно до специфіки існуючих умов, як наприклад, у популяціях *Valeriana simplicifolia* на сфагново-мохових болотах і вологих луках, *Rhodiola rosea* на скелях і різнотравних луках, *Valeriana tripteris* L. на гірських високотравних і чагарниково-лісових луках, *Thymus alpestris* в субальпійському різнотрав'ї та рідколіссі, формується характерний для кожного конкретного виду комплекс адаптивних змін: болотний і лучний, субальпійський і лісовий, скельний і різнотравний, високотравний і чагарниково-лісовий тощо.

Важливою є думка про те, що особливості самопідтримання різних за статтю особин зумовлені різним розподілом їх енергетичного потенціалу та затратами на репродуктивне відтворення [16]. Багаторічні спостереження за змінами морфологічних показників в різних еколого-ценотичних умовах показали значні розбіжності в розвитку й формуванні різностатевих особин. Насамперед, це стосується таких ознак, як розміри особин, форма й будова окремих структур. Характерною особливістю жіночих особин у порівнянні з іншими є малі розміри квіток, що пояснюється редуцією андроцея й стерильністю пилку. Внаслідок цього, окремі групи особин в популяціях вирізняються за дрібноквітковою жіночою й великоквітковою чоловічою формами, як наприклад, у *Valeriana simplicifolia*, *Rumex carpathicus*, або дрібноквітковою жіночою й великоквітковою двостатевою формами у *Valeriana tripteris*, *Thymus alpestris*, *Dianthus compactus* і т. д. Такі відмінності визначаються індивідуальною спеціалізацією статевих структур та особливостями їх пристосування до реалізації конкретних функцій. Установлено, що жіночі особини в порівнянні з чоловічими вирізняються за висотою й товщиною основи стебла, числом вузлів і міжвузль, кількістю й площею листків, кількістю квіток у суцвіттях, товщиною кореневища тощо. Отримані дані в різних еколого-ценотичних умовах підтвердили цю особливість і показали, що така морфологічна диференціація є характерною ознакою різностатевих видів.

Висновки

В результаті проведеного аналізу встановлено, що у флорі Українських Карпат близько 30% видів належать до різностатевих. Останні вирізняються за різними статевими типами та характеризуються різним співвідношенням в них статевих

форм. На основі статеві диференціації видів встановлено, що різні статеві типи неоднаково представлені серед різних життєвих форм: 12,3% становлять дерева й чагарники, 17,2% – трав'яні рослини. Потенційна адаптивна здатність останніх зумовлюється комплексним поєднанням як морфологічних, так і функціональних особливостей, що дає їм можливість по-різному пристосовуватись до умов навколишнього середовища. Очевидно, в процесі еволюції екологічні умови є визначальними в статевій диференціації видів та характері розподілу в них різностатевих форм. Диференціація видів за кількісним співвідношенням статевих форм є специфічною для кожної популяції та характеризує неоднакову їх адаптивну здатність в різних умовах середовища.

1. Визначник рослин Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1977. – 434 с.
2. Геодакян В.А. Проблемы передачи информации // Журн. общ. биол. – 1974, № 35. – С. 256-272.
3. Грант В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
4. Демьянова Е.И. Гинодиэзия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 78-82.
5. Джапаридзе Л.И. Пол у растений. – Тбилиси: Изд-во АН ГрССР, 1963. – Ч. 1. – 307 с.
6. Дмитрах Р.І. Внутрішньопопуляційний поліморфізм різностатевих видів рослин // Наук. вісник УкрДЛТУ. – Львів, 2000. – Вип. 10.3. – С. 226-232.
7. Кожин А.Е. Вопросы выражения пола и многообразия сексуальных типов у цветковых растений // Журн. общ. биол. – 1941. – Т. 2, № 3. – С. 355-374.
8. Кордюм Е.Л., Глушенко Г.И. Цитозмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. – К.: Наук. думка, 1976. – 198 с.
9. Меликьян А.П. Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 73-75.
10. Определитель высших растений Украины. – К.: Наук. думка, 1987. – 547 с.
11. Северцов А.С. Основы теории эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 320с.
12. Сидорский А.Г. Современные представления о вероятных эволюционных причинах появления раздельнополых форм у покрытосеменных растений // Усп. совр. биол. – 1979. – № 3 (6). – С. 445-456.
13. Шереметьев С.Н. Интенсивность транспирации и ее временная организация у мужских и женских особей *Pictacia vera* (Anacardiaceae) // Ботан. журн. – 1981. – Т. 66, № 4. – С. 565-572.
14. Gender and sexual dimorphism in flowering plants. – Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. – 306 p.
15. Connor H.E. Dreding system in *Cortaderia* (Graminea) // Evolution. – 1973. – Vol. 27, № 4. – P. 633-678.
16. Harper J. Population biology of plants. – New-York – London: Acad. Press, 1977. – 592 p.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: ecotusika@gmail.com