

ЗАВДАННЯ Й МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ СТАТЕВОЇ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ ПОПУЛЯЦІЙ ТРАВ'ЯНИХ ВИДІВ РОСЛИН

РОСТИСЛАВА ІГОРІВНА ДМИТРАХ

ДМИТРАХ Р. І. Завдання й методи досліджень статевої диференціації популяцій трав'яних видів рослин // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2013. – Том 4(11), № 1. – С. 21-28. – ISSN 2220-3087.

Описано основні принципи сучасних підходів до вивчення статевої диференціації популяцій рослин. Представлено систему методів досліджень й опрацювання польових матеріалів у популяціях різностатевих видів рослин. Приведено класифікацію статевої диференціації видів, сформульовано й уточнено деякі поняття й терміни. В організації досліджень виділено два основні напрями: структурно-морфологічний і функціональний та обґрунтовано застосування комплексного підходу у вивченні статевої диференціації видів.

Ключові слова: статева диференціація видів, методи досліджень, структурно-функціональні принципи

Важливим критерієм статевої диференціації видів є індивідуальна спеціалізація генеративної сфери особин та особливості поділу їх статевих функцій як на структурному (індивідуальному), так і функціональному рівнях. У процесі еволюції квіткових рослин виробилися характерні структурно-морфологічні та генетичні ознаки, які сприяють їх перехресному запиленню й розширенню ареалів виду (Меликян, 2000). Основною функцією у відновленні популяцій є їх здатність до генеративного розмноження та поповнення особинами насінневого походження. Зважаючи на це, характерною ознакою популяцій є їх статева структура, як показник реалізації репродуктивних потенцій виду та ефективності існування в різних умовах середовища.

Механізм прояву статі квіткових рослин в основному вивчали на індивідуальному (організмовому) рівні (Розанова, 1935; Монюшко, 1937; Lewis, 1942; Джапаридзе, 1963; Kugler, 1970; Heslop-Harrison, 1972; Кордюм, Глущенко, 1976; Френкель, Галун, 1982 та ін.). Функціональний критерій зараз перебуває лише на стадії встановлення. Відбувається первинне накопичення фактичного матеріалу щодо функціонального підходу в організації цих досліджень. Окрім програми індивідуального розвитку, функціональний показник популяцій відображає їх залежність від екологічної ситуації, що потребує застосування нових методичних підходів до вивчення статевої диференціації видів.

На загал, у розвитку антекології можна виділити два етапи досліджень: класичний – структурно-морфологічний і функціональний – динамічно-екологічний. На структурно-морфологічному рівні прояв статі розглядається лише з позицій квітки та представляє монофільну концепцію розвитку. Функціональний критерій визначає специфіку репродуктивної сфери виду на кожному з етапів її організації: індивідуальному (квітка, суцвіття, генеративний пагін, особина) та популяційному (між особинами). Відтак, функціональне

визначення статі оцінюється як вклад особин різної статі в процеси запилення, формування насіння та передавання генетичної інформації наступному поколінню. Відповідно, статева диференціація в популяціях досліджуваних видів розглядається як сукупність функціонально неоднорідних за статтю структур на різних рівнях організації їх репродуктивної сфери. Структурно-морфологічний рівень відображає морфологічні особливості, розміщення та групування статево різних елементів, функціональний – динаміку їх взаємовідношення та синхронізації. Актуальним є підхід, який потребує врахування комплексного характеру вивчення статевої диференціації видів. Цілісність такого підходу на сьогодні є особливо важливою у вивченні внутрішньостатевої організації популяцій та пізнання екологічних механізмів їх диференціації в процесі адаптації видів до мінливих умов середовища.

Методи виявлення статевої диференціації видів

Різностатевість є достатньо характерною ознакою популяцій багатьох трав'яних видів, серед яких представники родин гречкових (*Polygonaceae*: *Rumex* L.), гвоздичних (*Caryophyllaceae*: *Dianthus* L., *Melandrium* Roehl.), валер'янових (*Valerianaceae*: монтанні види роду *Valeriana* L.), товстолистих (*Crassulaceae*: *Rhodiola* L.), губоцвітих (*Lamiaceae*: *Thymus* L., *Mentha* L., *Origanum* L.), зонтичних (*Apiaceae*: *Astrantia* L., *Laserpitium* Waldst. et Kit., *Chaerophyllum* L., *Antriscus* Pers., *Ligusticum* (L.) Crantz, *Heracleum* L., *Archangelica* N.M. Wolf), осокових (*Cyperaceae*: *Carex* L.), молочайних (*Euphorbiaceae*: *Euphorbia* L., *Mercurialis* L.), (*Urticaceae*: *Urtica* L., *Parietaria* L.), айстрових (*Asteraceae*: *Antennaria* Gaerth., *Petasites* Mill., *Arnica* L., *Centaurea* L., *Leontopodium* R. Br. ex Cass., *Achillea* L., *Doronicum* L., *Senecio* L., *Solidago* L., *Leucanthemum* Mill.), черсакових (*Dipsacaceae*: *Knautia* L., *Scabiosa* L.) та інших.

Відомо, що популяціям виду властиві різні статеві форми особин, основою яких є генетично неоднорідні структури: андроецичні (тичинкові) й гіноєцичні (маточкові). За умови різного їх поєднання формуються як двостатеві (гермафродитні) в межах однієї квітки, так і роздільностатеві структури з андроецичними або гіноєцичними квітками в межах однієї або кількох особин. Через присутність різних рівнів організації в репродуктивній сфері видів (квітка, суцвіття, генеративний пагін, особина, популяція) та їх поєднання виникають різні статеві типи популяцій з властивими для них різними особливостями функціонування.

У вивченні статевої диференціації видів важливо розмежовувати такі поняття як “роздільностатевість” і “різностатевість”. Враховуючи популяційний рівень досліджень, термін “роздільностатевість” може застосовуватися лише у випадках, коли йдеться про чіткий розподіл між окремими статевими структурами – чоловічими й жіночими, як, наприклад, у випадку статевого розмежування особин у популяціях дводомних видів. Відповідно, застосування цього терміну є недоречним для популяцій однодомних видів з нерозмежованими статевими структурами на рівні особин, а також для дводомних гіно- й андродієцичних видів, у яких окрім одностатевих особин є й двостатеві. Термін

“різноставість” має значно ширше застосування й визначає присутність у популяціях особин різних статевих форм на всіх рівнях їх організації, об'єднуючи популяції як однодомних, так і дводомних видів.

За кількісною участю статевих форм визначається тип статевої організації популяції. Структурно-морфологічний статус особин характеризує сукупність морфологічних структур, які детермінують типові для них особливості статевих ознак і найкраще проявляються в генеративній фазі. Функціональний критерій статевої диференціації видів є однією з основних характеристик, яка накладає свій відбиток практично на всі їх біологічні особливості (Геодакян, 1974; Сидорский, 1979). Установлено, що стать, починаючи від фази проростків і молодого потомства зберігається незмінною й успадковується протягом усього подальшого життєвого циклу особини, охоплюючи й вегетативне потомство (Яблоков, 1987).

Відповідно до розподілу особин за статевими формами виділяють мноморфні та гетероморфні популяції (Lloyd, 1972, 1975). До мноморфних належать популяції, особини яких мають лише двостатеві квітки, до гетероморфних – особини з різностатевими квітками. Спроба класифікації різностатевості квіткових рослин зроблена різними авторами (Jampolsky С., Jampolsky Y., 1922; Розанова, 1935; Монюшко, 1937; Кожин, 1941; Джапаридзе, 1963; Кордюм, Глущенко, 1976; Сидорский, 1979; Левина, 1981; Френкель, Галун 1982; Демьянова, 1990). Однак, на сучасному етапі досліджень вона потребує відповідної уніфікації та уточнення.

Модифікована класифікація статевих типів і форм представлена за такою схемою:

1. Гермафродитні (hermaphrodite) – особини тільки з двостатевими квітками;
2. Однодомні (monoecia) – у межах однієї особини різні статеві типи квіток:
 - андрогіномоноєцичні (androgenomonoecey) – тичинкові й маточкові квітки на одній особині (представники *Cyperaceae*, *Alismataceae*, *Typhaceae*);
 - андромоноєцичні (andromonoecey) – тичинкові й двостатеві квітки на одній особині (*Apiaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Poaceae*);
 - гіномоноєцичні (gynomonoecey) – маточкові й двостатеві квітки на одній особині (*Asteraceae*);
 - полімоноєцичні (polymonoecey) – тичинкові, маточкові й двостатеві квітки на одній особині в різних комбінаціях (*Polygonaceae*);
3. Двodomні (dioecia) – у межах різних особин різні статеві типи квіток:
 - андрогінодієцичні (androgenodioecy) – тичинкові й маточкові квітки на різних особинах (*Antennaria*, *Aruncus* L., *Empetrum* L., *Urtica*, *Melandrium*, *Rumex*, *Rhodiola*, *Valeriana*);
 - андродієцичні (androdioecy) – тичинкові й двостатеві квітки на різних особинах (*Polygonum* L., *Veratrum* L.);
 - гінодієцичні (gynodioecy) – маточкові й двостатеві квітки на різних особинах (*Caryophyllaceae* (рід *Dianthus*), *Valerianaceae*, *Lamiaceae*, *Dipsacaceae*, *Campanulaceae*, *Plantaginaceae*, *Boraginaceae*);
 - полієцичні (polyecia) – полігамні (poligama) або поліморфні (polymorpha),

тичинкові, маточкові й двостатеві квітки на різних особинах в різних поєднаннях і комбінаціях (*Polygonaceae* (рід *Rumex*), *Asteraceae*, *Dipsacaceae*).

За співвідношенням різних статевих форм визначається статева структура популяцій – одна з базових ознак різностатевих видів. Цей показник є важливим для оцінки внутрішньопопуляційної й міжпопуляційної мінливості та ефективності генеративного розмноження в різних системах статевої диференціації видів. Одночасно, статева структура є важливим показником у вивченні процесів детермінації статі на еволюційному, таксономічному та екологічному рівнях (Старшова, 2000). Відповідно до основного генетичного закону співвідношення статей має становити 1 : 1, але це співвідношення може змінюватися, що засвідчує про неоднакову ймовірність їх внеску в процеси розмноження. Оскільки екологічна ситуація є різною, то існують різні шанси для пилкових зерен і насінневих зачатків у процесі запилення, а також формування насіння та його проростання. Статева структура в популяціях видів є показником індивідуальним і характеризує різну специфіку співвідношення між особинами за статтю (Дмитрах, 2003). Так, наприклад, у популяціях дієцичних видів *Antennaria dioica* (L.) Gaerth, *A. carpatica* (Wahlenb.) Bluff. et Fingerh, *Rhodiola rosea* L., *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath переважають андроєцичні особини (60-70%), а в *Melandrium dioicum* (L.) Cass. et Germ., *Rumex carpaticus* Zapał. – навпаки, гіноєцичні (70-80%). Серед частково дводомних видів, яким властива гінодієція, у співвідношеннях між гермафродитними й гіноєцичними особинами деяку перевагу (60%) мають гермафродитні особини.

Методи закладання пробних площ і методи обліку особин

З метою отримання даних щодо обліку різностатевих особин у популяціях і змін їх чисельності в різних умовах середовища закладають дослідні ділянки. Традиційно застосовують як стаціонарні, так і маршрутні методи (Корчагин, 1964; Грейг-Смит, 1967; Harper, 1977; Работнов, 1987). Стаціонарні методи реалізують шляхом щорічного обліку особин у генеративному стані на постійних пробних площах протягом кожного вегетаційного сезону в період масового цвітіння досліджуваних видів. Під час вибору дослідних ділянок і закладання пробних площ слід урахувати фітоценотичну й екологічну приуроченість популяцій. У системі розміщення пробних площ основна увага звертається на неоднорідність у популяціях виду еколого-ценотичних, едафічних і мікрокліматичних умов. З метою вивчення статевого співвідношення особин у популяціях достатнім є розгляд кількох варіантів закладання пробних площ у різних умовах їх існування. Розмір дослідних ділянок визначають з огляду на зайняту популяцією площу та рівень чисельності в ній особин. Найчастіше використовують облікові квадрати площею 0,25-1 м² із загальною протяжністю на трансекті до 20-25 шт. Числові співвідношення особин з різними статевими формами можуть бути представлені як в абсолютних величинах (за чисельністю особин кожної статі на одиницю площі), так і за кількісною участю особин в процентах від загальної їх кількості.

З метою уніфікації отриманих результатів важливо визначити обсяг облікової одиниці (генеративний пагін, генеративна особина, клон, тощо). Зазвичай, це пов'язано з різними життєвими формами видів та їх просторовою організацією. Облікові одиниці можуть бути морфологічними або фітоценотичними (Смирнова, 1976). У видів з відсутнім вегетативним розмноженням морфологічна й фітоценотична одиниці збігаються. Обліковою одиницею є генеративна особина або компактний клон. У довгокореневищних видів з вегетативним розростанням і невиразно виділеними особинами в просторі, підрахунок статевих форм доцільно проводити за чисельністю генеративних пагонів.

Внутрішньостатеву мінливість визначають шляхом морфометричних досліджень репрезентативного відбору в кожній популяції (25) 50 генеративних особин (Корчагин, 1964; Harper, 1977). Загальний огляд та аналіз морфологічних структур на всіх рівнях організації доцільно проводити на основі схем А. А. Федорова та З. Т. Артюшенко (1975) з використанням як лабораторних, так і польових методів досліджень у фазі цвітіння. За кількісною участю статевих форм встановлюють тип статевої структури популяції виду. Показники статевого співвідношення особин у популяціях, зокрема частоту трапляння особин тої чи іншої статі та їх типізацію за статтю, зводять у табличну форму або представляють у вигляді гістограм за допомогою графічних редакторів програми MS-Excel. Отримані дані опрацьовують стандартними методами статистики (Зайцев, 1984; Лакин, 1990).

Прояв різних ознак статі в популяціях контролюється не тільки генотипом, але й факторами зовнішнього середовища. Відповідно, це потребує проведення багаторічних досліджень щодо статевого складу популяцій, їх структури та екологічної зумовленості. Різний рівень співвідношення статей впливає на функціональні особливості популяцій, а тому, будь-які зміни статевого складу – важливий показник їх стійкості, самопідтримання та адаптацій. З метою оцінки динаміки статевого співвідношення особин та особливостей їх поведінки в різних умовах середовища, дослідження слід проводити на одних і тих самих постійних пробних площах у типових для популяцій виду умовах, що забезпечує отримання об'єктивного матеріалу, потрібного для порівняння. Як зазначає В. М. Голубев (1968), достовірний результат щодо встановлення статевого складу популяцій видів і вияву їх статевих форм можна отримати лише через три роки. Для вивчення природної динаміки статевих співвідношень у популяціях та зміні їх репродуктивної стратегії рекомендується проведення багаторічних стаціонарних досліджень – до 10 і більше років.

Одночасно, важливим є використання даних щодо метеорологічної ситуації та особливостей кліматичних умов у досліджуваному регіоні. При цьому основним завданням є аналіз і встановлення закономірних співвідношень між особинами й середовищем їх існування, оскільки останні відіграють особливу роль у статевої диференціації популяцій видів (Дмитрах, 2013). Проведення таких моніторингових досліджень дозволяє виявити й узагальнити закономірності не тільки природної, але й антропогенної динаміки

статевого співвідношення в популяціях і специфіки їх розмноження в різних умовах середовища.

Зважаючи на значну різноманітність статевої диференціації видів, їх функціональні особливості потребують кількісної оцінки характеру прояву статі. Експресія статі в рослин може коливатися як серед квіток однієї особини, так і між різними особинами в популяціях протягом кожного наступного вегетаційного сезону. Це призвело до появи кількісного поняття статі (Lloyd, 1980; Lloyd, Bawa, 1984). Функціональний внесок жіночої й чоловічої статі оцінюється за співвідношенням їх часток у популяціях та ефективністю формування плодів. На цій основі, фактор еквівалентності між різною статтю та ймовірність її внеску може бути розрахований як:

$$E = \sum d_i / \sum l_i$$

де: d_i – кількість квіток або плодів, сформованих на особині i ; l_i – кількість чоловічих структур.

Якщо значення прямує до нуля, то особина передає свою генетичну інформацію через тичинкові структури і, навпаки, якщо значення прямує до 1, тоді особина передає свою генетичну інформацію через жіночі структури. Функціональний критерій – це репродуктивний успіх різностатевих особин, який визначає реальний їх вклад у процеси формування насіння та відтворення молодого покоління. Одночасно, він вказує на те, що окремі за статтю особини в популяціях є нерівнозначними, що має вплив і на загальну динаміку їх чисельності.

Загалом, статева структура популяцій оцінюється як комплекс структурно-функціональних ознак, завдяки яким забезпечується здатність популяцій до самовідновлення й виживання в різних умовах середовища. Відповідно, в динаміці статевого розподілу особин необхідно фіксувати зміщення їх співвідношень з урахуванням основних факторів впливу, які зумовлюють ці зміни. Виявлені відмінності у співвідношенні статей демонструють реакцію популяцій на конкретну ситуацію та дають можливість розкрити й узагальнити основні тенденції змін. Вивчення показників їх статевої диференціації має важливе значення для виявлення механізмів реалізації репродуктивного потенціалу різностатевих особин і прогнозу змін стану їх популяцій у різних умовах існування.

ГЕОДАКЯН В. Проблема передачи информации // Журн. общ. биол. – 1974. – № 35. – С. 256-272.

ГОЛУБЕВ В. О. О вторичном цветении растений крымской яйлы // Биолог. науки. – 1968. – № 1. – С. 87-70.

ГРЕЙГ-СМИТ П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 359 с.

ДЕМЬЯНОВА Е. И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М.: МГУ, 1990. – 36 с.

ДЖАПАРИДЗЕ Л. И. Пол у растений. – Тбилиси: Изд-во АН ГрССР, 1963. – Ч. 1. – 307 с.

ДИМИТРАХ Р. І. Структурно-функціональні особливості та статева диференціація популяцій різностатевих видів рослин Карпат // Наук. вісник Ужгород. у-ту. Сер.

- біол. – 2003. – № 12. – С. 19-22.
- ДМИТРАХ Р. І. Внутрішньопопуляційна організація та перспективи збереження популяцій різностатевих видів рослин в Українських Карпатах // Біолог. студії / *Studia biologica*. – 2013. – Т. 7, № 3. – С. 197-204.
- ЗАЙЦЕВ Г. И. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
- КОЖИН А. Е. Вопросы выражения пола и многообразие сексуальных типов у цветковых растений // Журн. общ. биол. – 1941. – Т. 2, № 3. – С. 355-374.
- КОРДЮМ Е. Л., ГЛУЩЕНКО Г. И. Цитозембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. – К.: Наук. думка. – 1976. – 198 с.
- КОРЧАГИН А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. Полевая геоботаника. – М., Л.: Изд-во АН СРСР, 1964. – Ч. 3. – С. 63-131.
- ЛАКИН Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 325 с.
- ЛЕВИНА Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. (Обзор проблемы). – М.: Наука, 1981. – 96 с.
- МЕЛИКЯН А. П. Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – Т. 3. – С. 73-75.
- МОНЮШКО В. А. Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Л.: Изд-во ВАСХНИЗ, 1937. – Сер. 1, № 2. – С. 107-152.
- РАБОТНОВ Т. А. Экспериментальная фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 160 с.
- РОЗАНОВА М. А. Проблема пола у высших растений // Теоретические основы селекции растений. – М.: Сельхозгиз, 1935. – Т. 1. – С. 145-162.
- СИДОРСКИЙ А. Г. Современные представления о вероятных эволюционных причинах появления раздельнополых форм у покрытосеменных растений // Успехи соврем. биол. – 1979. – № 3 (6). – С. 445-456.
- СМИРНОВА О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций различных биоморф // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 72-80.
- СТАРШОВА Н. П. Популяционные аспекты детерминации пола // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – Т. 3. – С. 88-93.
- ФЕДОРОВ А. А., АРТЮШЕНКО З. Т. Атлас описательной морфологии высших растений. Цветок. – Л.: Наука, 1975. – 351 с.
- ФРЕНКЕЛЬ Р., ГАЛУН Э. Механизмы опыления, размножения и селекции растений. – М.: Колос, 1982. – 383 с.
- ЯБЛОКОВ А. В. Популяционная биология. – М.: Высш. школа, 1987. – 303 с.
- HARPER J. Population Biology of Plants. – L.; N. Y.: Acad. Press, 1977. – 892 p.
- HESLOP-HARRISON J. Plant physiology / Physiology of development: from seeds to sexuality. – Ed. Steward., N. Y.; L. – 1972. – Vol. VI. – P. 14-29.
- JAMPOLSKY C., JAMPOLSKY H. Distribution of sex forms in the phanerogamic Flora // *Bibl. Genetica*. – 1922. – P. 1-62.
- KUGLER H. Blütenökologie. – Stuttgart: Fischer Verl., 1970. – 255 S.
- LEWIS D. The evolution of sex in flowering plants // *Biological Reviews*. – 1942. – Vol. 17, Issue 1. – P. 46-67.
- LLOYD D. G. Breeding systems in *Cotula* L. (Compositae, Anthemideae). I. The array of monoiclinous and diiclinous systems // *New Phytol.* – 1972. – Vol. 72. – P. 1181-1194.
- LLOYD D. G. Breeding systems in *Cotula* L. (Compositae, Anthemideae). Reversion from dioecy to monoecy // *New Phytol.* – 1975. – Vol. 74. – P. 125-145.

LLOYD D. G. The distribution of gender in Four angiosperm species illustrating two evolutionary pathways to dioecy // *Evolution*. – 1980. – Vol. 34. – P. 123-134.

LLOYD D. G., BAWA K. Modification of the gender of seed plants in varying conditions // *Evol. Biol.* – 1984. – Vol. 17. – P. 255-388.

ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ТРАВЯНИСТЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Р. И. ДМИТРАХ

Описаны основные принципы современных подходов к изучению половой дифференциации видов. Представлена система методов исследований и обработки полевых данных в популяциях разнополых видов растений. Приведена классификация половой дифференциации видов, сформулированы и уточнены некоторые понятия и термины. В организации исследований выделено два основных направления: структурно-морфологический и функциональный, а также обосновано применение комплексного подхода в изучении половой дифференциации видов.

Ключевые слова: половая дифференциация видов, методы исследования, структурно-функциональные принципы

TASKS AND METHODS OF INVESTIGATION OF SEXUAL DIFFERENTIATION OF POPULATIONS OF HERBAL PLANT SPECIES

R. I. DMYTRAKH

The basic principles of modern approaches for the investigation of sexual differentiation of the species are described. The system of research methods and study of field materials in the populations of heterosexal plant species are presented. The classification of sexual differentiation of species is given, as well as some concepts and terms are formulated and specified. According to the research two basic directions are determined: structure-morphological and functional ones; application of the complex (integrated) approach for the study of sexual differentiation of species is substantiated.

Key words: sexual differentiation of species, methods of research, structure-functional principles

Надійшла 02.04.2013

Прийнята до друку 09.05.2013

ДМИТРАХ Р. І. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026, Україна; e-mail: ecotusika@gmail.com

DMYTRAKH R. I. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ecotusika@gmail.com