

ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ СТАТІ ДВОДОМНИХ РОСЛИН НА РАННІХ ЕТАПАХ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ

Наведено дані щодо прогнозування статі дводомних рослин до генеративної стадії їх розвитку за морфологічними ознаками вегетативних органів.

Усі рослини, в тому числі і роздільностатеві, у генетичному відношенні є бісексуальними (двостатевими) організмами, оскільки їх зиготи отримують генетичну інформацію, яка потенційно дає можливість розвинути ознаки як чоловічої, так і жіночої статі. Направленість бісексуальної потенції до розвитку статевих клітин, органів, особин під впливом різних чинників ми розуміємо як прояв статі у рослин.

У двостатевих рослин жіночі і чоловічі репродуктивні органи та статеві клітини розвиваються із генетично однакових клітин під впливом внутрішніх умов (по відношенню до окремих клітин їх можна розглядати як зовнішні). Механізм переключення клітин на розвиток в одному випадку жіночих, в іншому — чоловічих репродуктивних органів повністю не розкритий. Зафіксовано випадки, коли у роздільностатевих видів потенційно бісексуальні зиготи розвиваються в особини певної статі під впливом зовнішніх умов. Наприклад у рослин *Asparagus officinalis* L. із найтовщих підземних стебел, багатих на поживні речовини, розвиваються рослини з маточковими квітками, а із менших за товщиною підземних стебел — з тичинковими.

Диференціація прояву статі в процесі онтогенезу рослин зазнає значних коливань під впливом умов природного середовища або зовнішніх дій під час експерименту.

Прояв статі у рослин — це результат формування андроцея чи гінецея в багатьох випадках уже на ранніх етапах розвитку. Формування статі значною мірою залежить як від генетичного потенціалу, так і від умов середовища (як природних, так і штучно створених). Формування статі під впливом зовнішніх умов називається фенотипічним, або модифікаційним. Загалом розрізняють прогамне, сингамне та епігамне формування статі.

Програмне "закладання" статі відбувається до запилення і визначається диференціацією клітин за розміром. З великих клітин після запилення розвиваються особини жіночої статі, з клітин менших розмірів — особини чоловічої статі, хоча обидва види клітин генетично однакові.

Сингамне визначення статі відбувається на ранніх стадіях запилення. У деяких видів стать визначається (формується) в момент злиття ядер статевих клітин (каріогамія). Гетерозиготними реалізаторами статі є не чоловічі, а жіночі гамети. Особини чоловічої статі мають дві однакові статеві хромосоми ZZ, а особини жіночої статі — ZO або ZW. Стать потомства залежить від того, яка із статевих хромосом потрапляє в ядро яйцеклітини. Якщо в ядрі виявляється Z-хромосома, то розвинеться особина чоловічої статі, якщо W-хромосома — жіночої. Таким чином, у другому випадку стать зиготи визначається вже до каріогамії. Розвиток статі контролюється відношенням X-хромосом до набору аутосом

(X:A), умовно прийнятим у жіночої особини за одиницю ($2X : 2A = 1$), а у чоловічої — за 0,5 ($X : 2A = 0,5$). Цей показник називають статевим індексом. Збільшення його вище одиниці веде до гіперрозвитку жіночих статевих ознак, зменшення нижче 0,5 сприяє появі чоловічих особин із надто вираженими чоловічими ознаками. Особини із статевим індексом 0,67 та 0,75 мають проміжний розвиток ознак обох статей і називаються інтерсексами. Явище інтерсексуальності демонструє бісексуальну потенцію, що наслідуються з покоління в покоління.

Епігамне визначення статі спостерігається у різностатевих видів з фенотипічним визначенням статі, коли направленість розвитку в бік чоловічої чи жіночої статі зумовлюється впливом зовнішніх умов після запліднення (запилення) [1].

У кожному організмі синтезуються статеві гормони, які зумовлюють фенотипічний розвиток ознак відповідної статі. Основними фітогормонами, що контролюють прояв статі у рослин, є гібереліни і цитокініни, вони відіграють важливу роль у визначенні статі у дводомних рослин і одностатевих з різностатевими квітками.

Кожна стать має зачатки іншої, але в різних кількісних співвідношеннях, від цього співвідношення й залежить вираження статі. Гормональний баланс веде до того, що одна програма реалізується, а інша пригнічується. Рівень фітогормонів визначається кореляційними зв'язками їх вмісту у надземній частині і кореневій системі рослин [9]. У надземній частині синтезуються переважно гібереліни, а в підземній — цитокініни. Відомо, що шляхом видалення частини пагона чи листка або частини кореня можна змінити напрямок формування ознак статі у деревних і трав'янистих рослин в той чи інший бік [3]. Гормональна перебудова веде до перерозподілу речовин між органами і тканинами рослини, до зміни обміну речовин.

Формування тичинкової або маточкової квітки залежить від факторів зовнішнього середовища та від рівня фітогормонів. В.Н. Хряніну [9] вдалося встановити критичний період, в який відбувається закладання квіткових зачатків і їх статева диференціація. У багатьох трав'янистих рослин цей період настає в фазу появи 3-го листка. Апекси тичинкових рослин витягнуті і вузькі, а маточкових — укорочені та широкі.

Екологічні фактори (фактори зовнішнього середовища) спричиняють зміну вмісту тих фітогормонів у рослині, які регулюють прояв статі при диференціації генеративних органів. Таким чином, вплив екологічних факторів реалізується через дію на ендогенну гормональну систему, яка в свою чергу взаємодіє з генетичним апаратом і зумовлює прояв статі у рослин. Це лежить в основі еколого-гормонально-генетичної концепції прояву статі у рослин, сформульованій В.Н. Хряніним [9].

Важливе практичне значення статевої диференціації у рослин полягає в тому, що чоловічі та жіночі особини характеризуються різними у господарському відношенні ознаками і тому мають не однакову цінність. У багатьох випадках виникає необхідність розпізнати стать на початку розвитку рослини, щоб при посадці мати можливість керувати співвідношенням статей. Це особливо важливо для всіх багаторічних роздільностатевих рослин, посадка яких здійснюється сіянцями.

У літературі наведено численні приклади статевого диморфізму у рослин. Встановлено, що у *Asparagus officinalis* тичинкові особини мають тонші підземні стебла, а тому розпізнати стать можна вже під час посадки однорічних екземплярів [8]. Маточкові особини *Mercurialis annua* L. на відміну від тичинкових мають менші розміри листової пластинки [13]. Форма листка у тичинкових особин у *Rubus chamaemorus* L. більш тупа і листові пластинки менше розсічені на дворічних пагонах, а на одно-

річних розділена на три лопаті на відміну від маточкових особин [7]. У *Morus alba* L. листки за формою більш вузькі у маточкових особин [11]. Чоловічі та жіночі особини *Cannabis sativa* L. відрізняються за загальною архітектонікою та тривалістю вегетаційного періоду [2], а також за кольором листків (чоловічі особини мають більш темне забарвлення), але наприкінці цвітіння забарвлення листків набуває первинного вигляду [6, 8, 12]. У *Melandrium album* Garcke рослини з тичинковими квітками зацвітають раніше, і цвітіння триває до пізньої осені, коли у маточкових вже досягає насіння. За висотою стебел маточкові рослини *Rumex acetosa* L. перевищують тичинкові на 60% у природних умовах [4].

Таким чином, встановлено відмінності між маточковими та тичинковими особинами у деяких видів рослин за певними ознаками, але не з'ясованим є "спектр дії" цих ознак по відношенню до рослин різної систематичної категорії, тобто питання їх видоспецифічності залишається відкритим.

Мета досліджень — виявити діагностичні ознаки розподілу статей за морфологічними характеристиками вегетативних органів на ранніх етапах онтогенезу і у статевозрілих рослин.

Завдання — визначити біометричні показники різних органів дводомних рослин; шляхом візуальних спостережень виявити діагностичні ознаки статі за морфологічними характеристиками вегетативних органів у ювенільних і генеративних особин.

Відносна висота рослин є об'єктивним показником процесів росту та розвитку. Поняття про відносну висоту рослини вперше було введено дендрологом Я.С. Медведєвим. Цей показник визначається як відношення абсолютної висоти рослини до діаметра її стовбура (стебла) [5]. Він закономірно змінюється в онтогенезі особини. Визначення відносної висоти рослин свідчить, що чоловічі та жіночі особини дводомних видів чітко відрізняються за цією ознакою (табл. 1).

Таблиця 1. Середні абсолютні розміри і відносна висота тичинкових та маточкових особин у межах популяції

Вид	Маточкові особини			Тичинкові особини		
	Висота, см	Діаметр, см	Відносна висота	Висота, см	Діаметр, см	Відносна висота
<i>Fragaria moschata</i> Duch.	38	0,25	152,0	34	0,30	113,3
<i>Petasites hybridus</i> L.	58	1,03	56,3	30	0,73	41,0
<i>Urtica dioica</i> L.	118	0,76	155,2	98	0,91	107,6
<i>Aruncus vulgaris</i> Rafin	156	0,64	243,7	123	0,82	150,0
<i>Gypsophila altissima</i> L.	61	0,50	122,0	45	0,46	97,8

Аналіз даних табл. 1 показує, що у досліджуваних видів маточкові особини характеризуються більшою відносною висотою.

У дводомних рослин для тичинкових та маточкових особин різними виявилися показники співвідношення довжини і ширини листка (у перших вони вищі), ступеня розсіченості та забарвлення. Листки тичинкових екземплярів помітно товщі, грубіші та мають темніше забарвлення.

Статевий диморфізм чітко виявляється і щодо квіткових бруньок, які відрізняються вже восени (спостереження за особинами інтродукційної популяції *Hipporhaë rhamnoides* L.): у чоловічих екземплярів вони переважають за розміром жіночі, мають кулеподібну форму, на верхівці злегка зігнуті, вкриті коричневими лусочками, впродовж зими ростуть, змінюються і навесні у них формується конус із 4—5 квіточок. Жіночі квіткові бруньки дрібні, вкриті лусочками, стрілоподібної форми, дещо притиснуті до осі пагона, на якому вони розташовані. Квітки на особині чоловічої статі зібрані в

колоски бурого кольору, у жіночих вони дуже дрібні, малопомітні, жовтого кольору. У *Salix carnea* L. формування жіночих суцвіть відбувається на десять днів пізніше порівняно з тичинковими суцвіттями.

Неоднакове забарвлення листків, що лише розгортаються, осіннє забарвлення листків, колір кори пагонів і стовбура, структура кори та загальний габітус рослин є ознаками статевого диморфізму. Так, маточкові особини *Populus tremula* L., *Acer negundo* L., *Quercus robur* L. var. *puberula* Beck. відрізняються від тичинкових грубо-скелетною кроною, темним забарвленням кори стовбура, масивними скелетними гілками, забарвленням листків у період їх розпускання (у тичинкових особин бувають з оранжево-червоним відтінком, у маточкових — салатого кольору) та під час листопаду.

На особливу увагу заслуговує характер розташування пагонів та листків на стеблі (у рослин з почерговим листорозміщенням), що є досить чіткою ознакою визначення статі у рослин. У маточкових особин *Rhamnus catartica* L., *Phyllodendron amurense* Rupr., *Acer negundo* L., *Ptelea trifoliata* L. скелетні гілки розташовані на стовбурі по спіралі, що закручується вліво (за ходом годинникової стрілки), а тичинкові — по спіралі, що закручується вправо.

Отже, діагностувати стать на ранніх етапах індивідуального розвитку можна за морфологічними ознаками вегетативних органів роздільностатевих особин дводомних видів ще до генеративної стадії розвитку. Встановлено, що статеві відмінності виявляються у показниках відносної висоти рослин та довжини деяких їх органів, характер і розташування пагонів та листків на стеблі, забарвленні листків, що лише розгортаються, осінньому забарвленні листків, забарвленні кори пагонів і стовбура, структурі кори, особливостях спірального розташування пагонів на стеблі (стовбурі) та загальному габітусі рослин, розмірах та формі квітко-

вих бруньок, товщині підземних стебел. Ці ознаки є діагностичними, оскільки вони достовірно характеризують розподіл статі у дводомних покритонасінних рослин. Питання щодо видоспецифічності чи узагальненості діагностичних ознак по відношенню до дводомних рослин залишається відкритим і потребує детальніших досліджень.

1. *Брецлавец Л.П.* Определение и наследственность пола у высших растений // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. Сер. 2. — 1934. — № 6. — С. 218—253.

2. *Гришко Н.Н., Делоне Л.Н.* Курс генетики. — М.: Сельхозгиз, 1938. — 246 с.

3. *Минина Е.Г.* Смещение пола у растений под воздействием факторов внешней среды / Под ред. Н.А. Максимова и П.А. Генкеля. — М.: АН СССР. — 1952. — 198 с.

4. *Наугольных В.Н.* О стойкости листьев двудомных растений к ядовитым веществам // Докл. АН СССР. — 1947. — 57, № 4. — С. 403—406.

5. *Нестеров В.Г.* Общее лесоводство. — М.; Л.: Гослесбуиздат, 1949.

6. *Плотников С.И.* Конопля. — М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. — 123 с.

7. *Розанова М.А.* О половом диморфизме у *Rubus chamaemorus* L. // Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции. — 1928. — Т. 19, № 2. — С. 318—324.

8. *Розанова М.А.* Проблема пола у высших растений // Теоретические основы селекции растений. — М.; Л., 1935. — С. 145—162.

9. *Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н.* Пол растений и его гормональная регуляция. — М.: Наука, 1982. — 176 с.

10. *Шелл А. Ф.* Общая биология. — М.; Л.: Медгиз, 1933. — 362 с.

11. *Coulter J., Barnes C., Cowles H.A.* Textbook of Botany. — 1911. — Vol. 2. — P. 485—964.

12. *Heyer G.* Untersuchungen über das Verhalten der Geschlechter // Ber. phys. Lab. Landw. Inst. Un. Halle. — 1984. — 172 S.

13. *Souville J.* Observations sur le dimorphisme sexual du *Mercurialis annua* L. // Rev.gen. Bot. — 1925. — Vol. 47. — P. 49—62.

Рекомендувала до друку
С.В. Клименко

Н.И. Попиль

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко
НАН Украины,
Украина, г. Киев

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЛА
ДВУДОМНЫХ РАСТЕНИЙ НА РАННИХ
ЭТАПАХ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Приведены данные о прогнозировании пола двудомных растений до генеративной стадии их развития по морфологическим признакам вегетативных органов.

N.I. Popil

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

DIFFERENTIATION OF DIOECIOUS PLANTS
SEX ON EARLY STAGES OF THE INDIVIDUAL
DEVELOPMENT

Data about forecasting a dioecious plants sex by morphological characters of plant vegetative parts before sexual reproduction stage are presented.