



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.03.229>

С.В. СОСНОВСЬКА

Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026, Україна

svetaizmestieva@yandex.ru

СТАТЕВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ *CAREX PAUCIFLORA* І *C. DIOICA* (CYPERACEAE) В УКРАЇНІ

Сосновська С.В. Статева структура популяцій *Carex pauciflora* і *C. dioica* (Cyperaceae) в Україні. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(3): 229—236.

З'ясовано особливості статевої структури популяцій однодомного та дводомного видів роду *Carex* L. — *C. pauciflora* Lightf. і *C. dioica* L. (Cyperaceae Juss.) флори України в різноманітних умовах природного й антропогенно зміненого середовища їхнього існування. Встановлено, що статева структура всіх досліджених популяцій *C. pauciflora* (однодомний вид) відзначається переважанням в особин жіночих квіток, що можна розглядати як морфологічно зумовлену константну особливість виду. Незначні коливання статевого співвідношення у високогірних популяціях пов'язані з їх висотним розподілом і впливом абіотичних факторів середовища існування. Внаслідок погіршення екологічних умов у поєднанні з антропопресією спостерігається менша продуктивність жіночих квіток, порівняно з чоловічими, що супроводжується відносним урівноваженням їх статевого співвідношення. Висока лабільність статевої структури *C. dioica* (дводомний вид) більшою мірою регламентується неідентичністю екологічних потреб різностатевих особин, ступенем їхньої толерантності та своєрідною стратегією виживання за несприятливих умов. Досліджені популяції цього виду за еколого-ценотичного оптимуму характеризуються переважанням жіночих особин у їх статевому співвідношенні. За умов, що обмежують вегетативну рухливість жіночих особин (задерніння ґрунту, незначне сфагнове покриття), спостерігається збільшення частки чоловічих особин. За стресових умов селективний вплив як природних, так і антропогенних чинників на різностатеві особини супроводжується кардинальною зміною їхнього співвідношення в напрямку домінування однієї зі статей.

Ключові слова: *Carex pauciflora*, *C. dioica*, популяція, статева структура

Вступ

Дослідження механізмів самопоновлення популяцій рідкісних і зникаючих видів рослин, як невід'ємна складова сучасної природоохоронної стратегії, потребує детального аналізу низки їхніх диференційних індивідуальних та інтегральних параметрів, зокрема й статевої організації (Dmytrakh, 2012; Bilonoga et al., 2014 та ін.). Слід відзначити, що більшість сучасних наукових публікацій, які присвячені вивченню статевої сфери рослин, стосуються переважно структурно-морфологічних особливостей їхніх генеративних органів, цитоембріологічних аспектів і механізмів генетичної детермінації статі, еволюційної проблематики статевого поліморфізму тощо (Charlesworth, 2002; Thompson et al., 2002; Barrett, 2003; Tanurdzic, Banks, 2004; Gorelick, 2005; Ming et al., 2007; Demyanova,

Klimenko, 2011; Kumar et al., 2012; Godin, 2014a та ін.). Водночас дослідження, в яких аналізується статева структура саме на популяційному рівні, проводяться вкрай рідко, причому здебільшого лише для дводомних видів (Wheelwright, Bruneau, 1992; Knyazeva, 2004; Efremov, 2009; Smetanina, 2012; de Cauwer et al., 2012; Godin, 2014b; Kashin et al., 2014, та ін.).

Як відомо, статеву структуру популяцій відображає кількісне співвідношення різних статевих форм, а її стабільність опосередкована як генотипом видів, так і комплексом зовнішніх факторів середовища їхнього існування (Dmytrakh, 1998, 2009). Тому залежно від селективної дії природних і антропогенних чинників статево співвідношення може істотно змінюватися, впливаючи на структурно-функціональну організацію популяцій як однодомних, так і дводомних видів. Особливості статевого розподілу зумовлюють відповідний ре-

© С.В. СОСНОВСЬКА, 2015

продуктивний потенціал популяцій, визначають їхню здатність до генеративного поновлення, а отже, й майбутню еволюційну перспективу, а відтак потребують детального та комплексного вивчення.

Мета нашої роботи — з'ясувати особливості статевої структури популяцій однодомного та дводомного видів роду *Carex* L. — *C. pauciflora* Lightf. і *C. dioica* L. (*Cyperaceae* Juss.) флори України в різноманітних умовах природного й антропогенно зміненого середовища їхнього існування.

Об'єкт і методи досліджень

Досліджені об'єкти є представниками наймалочисельнішого у флорі України підроду одноколоскових осок — *Psyllophora* (Degl.) Peterm. (Danylyk, 2012). *Carex pauciflora* — рідкісна довгокореневищна багаторічна трав'яна рослина, яка розмножується насінням і вегетативно; належить до андрогіномоецичного типу статевої форми з переважанням ксеногенного та гейтоногенного анемофільного типів запилення (Novikov, Abramova, 1980; Danylyk, Andrienko, 2009). У межах України вид відзначається диз'юнктивним ареалом, поширений він переважно в Карпатах як типовий компонент оліготрофних, рідше — мезооліготрофних болотних ценозів (Sosnovska et al., 2013). *Carex dioica* — рідкісний довгокореневищний багаторічник, для якого характерні комбінований тип розмноження (насінням і за допомогою діагеотропних пагонів розростання — кореневищ) і справжня дводомність (андрогінодієція) (Alekseev, Abramova, 1980; Andrienko, Pryadko, 2009). Наявні місцезнаходження виду приурочені переважно до мезотрофних, олігомезотрофних і мезооліготрофних боліт Західного та Малеого Полісся, Розточчя—Опілля й Карпат (Sosnovska et al., 2013).

Дослідженнями охоплено 16 популяцій *C. pauciflora* та *C. dioica* на території України. Їхні місцезнаходження й коди наводимо нижче: *C. pauciflora* — Закарпатська обл., Міжгірський р-н, болото в околицях с. Негровець (P1) (Горгани); Рахівський р-н: околиці с. Ясиня, урочище Драгобрат: локус 1 (P2), локус 2 (P3); підніжжя г. Жандарми (P4); кар Герешаський (P5) (Свидовець); Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н: смт Ворохта, котел між горами Говерла та Брескул (P6); котел під г. Мала Говерла (P7); котел між горами Пожижевська та Брескул, урочище Цибульник (P8) (Чорногора); *C. dioica* — Волинська обл., Шацький р-н: околиці с. Пулемець, болото на

північно-східному березі озера Пулемець (D1); південні околиці с. Затишшя, болото на пд.-сх. березі озера Луки (D2); околиці с. Мельники, болото Уничі (D3); болото, ~ 1,6 км на південь від с. Мельники, південно-східний берег озера Карасинець (D4); Маневицький р-н: околиці с. Замостя, болото Болітце (D5); Рівненська обл., Володимирецький р-н: околиці с. Озірці, болото Коза-Бережина (D6); Львівська обл., Сокальський р-н: болото в околицях с. Хлівчани (D7); Закарпатська обл., Рахівський р-н: болото під г. Стіг (Свидовець) (D8).

Статеву структуру популяцій ми вивчали з урахуванням традиційних підходів і класифікацій (Kordyum, Hluschenko, 1976; Levina, 1981; Frenkel, Galun, 1982, та ін.) і їх сучасного доповнення (Dmytrakh, 2013a). Дослідження проводили протягом 2010—2014 рр. на постійних трансектах (загальна площа не менше 10 м², розмір облікових квадратів — 0,25 м²) (Korchagin, 1964). Особливості статевого розподілу в популяціях визначали за чисельністю особин кожної статі на одиницю площі (для дводомного виду) та їх відсотковою часткою, а також за кількісним співвідношенням чоловічих і жіночих квіток у їхніх колосках. З огляду на морфобіологічну специфіку об'єктів (довгокореневищні види), обліковими одиницями були «фітоценотичні особини», а саме: окремі генеративні парціальні пагони (Smirnova, 1987). Отримані дані опрацьовували за стандартними методами статистичної обробки (Lapach et al., 2002).

Результати досліджень та їх обговорення

Провівши відповідні дослідження, ми не виявили кардинальних відмінностей у статевій структурі популяцій *C. pauciflora* (рис. 1). Для особин кожної з проаналізованих вибірок характерне переважання жіночої статевої форми квіток, що, очевидно,

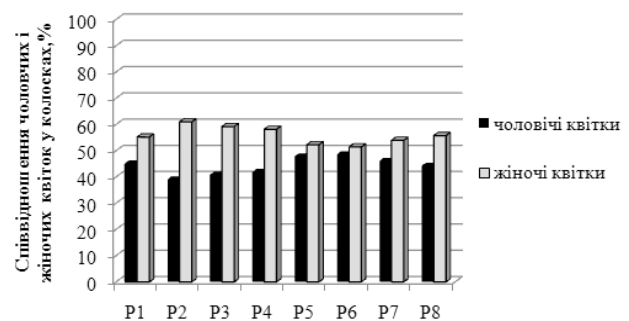


Рис. 1. Статеву структуру популяцій *Carex pauciflora*

Fig. 1. Sexual structure of populations of *Carex pauciflora*

Таблиця 1. Параметри статевої структури популяцій *Carex pauciflora*

Досліджена популяція	Кількість чоловічих квіток/пагін		Кількість жіночих квіток/пагін		Співвідношення чоловічих і жіночих квіток у колосках, ♂:♀
	M±m	Cv (%)	M±m	Cv (%)	
P1	2,08±0,10	30,78	2,56±0,12	32,05	1:1,23
P2	2,00±0,10	35,36	3,12±0,15	23,26	1:1,56
P3	1,60±0,08	40,34	2,32±0,11	32,26	1:1,45
P4	2,16±0,09	21,88	3,00±0,08	13,61	1:1,39
P5	2,16±0,10	28,91	2,36±0,11	24,09	1:1,09
P6	2,12±0,10	24,81	2,24±0,09	19,46	1:1,06
P7	1,88±0,09	31,91	2,20±0,08	18,56	1:1,17
P8	2,16±0,10	25,64	2,72±0,13	24,94	1:1,26

пов'язано з морфологічними особливостями виду загалом. Генеративні особини *C. pauciflora* характеризуються наявністю андрогінного малоквіткового суцвіття, в якому зазвичай 1—3 верхні квітки є чоловічими, а 2—5 нижніх — жіночими. Для однодомного виду таке співвідношення біологічно виправдане, оскільки кількість пилку, яку продукує одна чоловіча квітка, достатня для ефективного запилення багатьох жіночих. Проте для *C. pauciflora* така особливість є, більшою мірою, видоспецифічною. Підтвердження цього — дані стосовно статевої структури популяцій деяких інших однодомних видів осок як одно-, так і багатоколоскових, зокрема *Carex limosa* L., *C. sempervirens* Vill., *C. rupestris* All. та ін., в яких виявлено стабільне переважання чоловічої статевої форми квіток (Dmytrakh, 1998; 2009; Izmet'yeva, Danylyk, 2011).

Нам удалося з'ясувати певні закономірності у формуванні статевої структури популяцій *C. pauciflora* залежно від їх висотного поширення на території Карпат. Найбільша різниця в кількості чоловічих і жіночих квіток у колосках виявлена в особин популяцій P1, P2, P3, P4, P8, поширених у діапазоні висот від 600 до 1412 м над р. м., тобто в нижньому та верхньому лісовому поясах. Частка жіночих квіток у їхньому складі становила від 55,74 % в урочищі Цибульник (P8) Чорногірського масиву до 58,14 % біля підніжжя г. Жандарми (P4) та до 59,18—60,94 % в урочищі Драгобрат на Свидовці (P2, P3), а відсоток чоловічих квіток коливався в межах 39,06—44,83 %. Подібне співвідношення виявлене в популяції P1, оселище якої міститься на нижній межі поширення виду в лісовому поясі Карпат (Горгани). Натомість у популяцій, які тяжіють до високогірних умов (P5, P6, P7), відзначено збільшення частки чоловічих квіток, порівняно з жіночими, до 47—48 %, що супроводжується відносним урівноваженням їхнього статевого співвід-

ношення (рис. 1). Незначні коливання статевого розподілу в популяціях зумовлені значною мірою впливом абіотичних факторів середовища їхнього існування (температура, кількість опадів і сонячної радіації тощо), інтенсивність дії яких істотно змінюється в разі підняття на вищі гіпсометричні рівні. Для *C. pauciflora* це має адаптивне значення. Зокрема, формування в особин незначної кількості жіночих квіток є одним із механізмів, що дає змогу оптимізувати енергетичні витрати на самовідновлення популяцій в екстремальних умовах високогір'я.

Щоб оцінити комплексний вплив як природних, так і антропогенних чинників на статево-структуру *C. pauciflora*, ми здійснили порівняльний аналіз кількості чоловічих і жіночих квіток, які формуються на одному пагоні в особин кожної з досліджених популяцій. Ці показники виявилися доволі варіабельними як на внутрішньо-, так і міжпопуляційному рівнях (табл. 1). Найменша кількість чоловічих і жіночих квіток зафіксована в особин популяцій P3 і P7, які зазнають інтенсивного антропогенного навантаження. Подібне зменшення активності функціонування генеративної сфери пов'язане з тим, що репродуктивні органи значно швидше ушкоджуються за умов випасання худоби та витоуптування, тому використання енергетичних ресурсів у разі їх інтенсивного формування стає біологічно недоцільним. Водночас потенційні можливості до вегетативного відновлення (розростання кореневищ, кушіння) механічно пошкоджених частин рослини в цьому випадку залишаються вищими.

Найбільші середні значення кількості жіночих квіток, порівняно з чоловічими, характерні для особин тих популяцій, де для їхнього формування, а відтак і успішного дозрівання плодів, необхідні такі ресурси: поживний субстрат, вологість,

світло та ін., що переважно корелює із запровадженням заповідного режиму на території їхніх оселищ (P1, P4 і P8). Виняток становить лише популяція P2, яка знаходиться в межах буферної зони Карпатського біосферного заповідника, де різні форми господарської діяльності (випасання тощо) суворо не регламентовані. Однак можна припустити, що цей негативний вплив менше виражений, аніж у популяціях P3 і P7, які зазнають постійного пасквального пресу. За умов відносно фіксованої кількості чоловічих квіток у колосках (2,12—2,16 чол. квіток/пагін) порівняно невеликим виявилось середнє значення кількості жіночих квіток особин популяцій P5 і P6, які становили 2,36 і 2,24 жіночих квіток/пагін відповідно. Це може бути лімітовано несприятливими еколого-ценотичними умовами в першому випадку (значна участь щільнодернинних видів у складі угруповання) та інтенсивним вигоптуванням — у другому (табл. 1).

Доволі складно з'ясувати, яке з виявлених статевих співвідношень *C. pauciflora* є оптимальним. На нашу думку, одним із таких можна вважати проміжний варіант статевої структури цього виду, характерний для популяцій P1 і P8, за якого частка жіночих квіток неістотно перевищує частку чоловічих у колосках (рис. 1; табл. 1). У цьому випадку баланс значною мірою досягається між кількістю продукованого пилку та кількістю жіночих квіток, кожна з яких потенційно може бути запилена. Дещо більше відсоткове переважання жіночих квіток в особин популяцій P2, P3, P4 (рис. 1) свідчить про збільшення їх сумарного насінневого потенціалу, але водночас шанси на ефективне запилення за невеликої частки чоловічих квіток, як і негативного впливу природних і антропогенних чинників, є нерівноцінними. Як з'ясувалося, врівноважене статеве співвідношення (~1:1) у високогірних по-

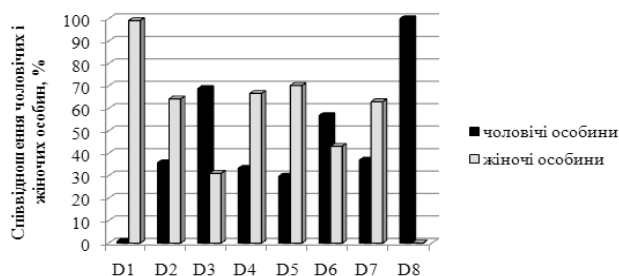


Рис. 2. Статеві структури популяцій *Carex dioica*
Fig. 2. Sexual structure of populations of *Carex dioica*

пуляціях (P5, P6) досягається за рахунок порівняно меншої продуктивності жіночих квіток, що, підсумку, може негативно вплинути на показник урожаю насіння та на ефективність генеративного поновлення загалом, а тому ідентифікуємо його як прояв екстремальних умов їхнього існування.

Лабільнішою виявилася статеві структура популяцій дводомного виду. На основі проведених досліджень ми визначили чотири можливі комбінації співвідношення різностатевих особин *C. dioica*. Найпоширенішою виявилася пропорція, за якої переважає жіноча стать (D2, D4, D5 і D7) (рис. 2; табл. 2). Як свідчать літературні дані, такий статевий розподіл доволі типовий для дводомних видів за оптимальних умов їхнього існування (Dmytrakh, 1998, 2002, 2013б; Zlobin, 2009 та ін.). Зокрема, характерними рисами досліджених оселищ є їх сприятливий гідрологічний режим, наявність потужного сфагнового покриву, відповідний трофічний ресурс. Кількісне переважання жіночих особин (62,99—70,20 %) у цьому випадку також цілком зрозуміле з огляду на клональну структуру досліджених популяцій. Як показали попередні результати, жіночі особини характеризуються більшою вегетативною рухливістю, ніж чоловічі,

Таблиця 2. Параметри статевої структури популяцій *Carex dioica*

Досліджена популяція	Щільність генеративних пагонів різностатевих особин/м ² , M±m		Кількість квіток на одному генеративному пагоні, M±m		Співвідношення статей, ♂:♀
	♂	♀	♂	♀	
D1	2,0±0,1	239,3±7,5	-	18,9±0,8	-
D2	14,4±0,7	41,2±1,5	42,6±1,6	26,7±1,0	1:1,8
D3	43,6±1,9	34,0±1,3	29,0±1,1	16,8±0,8	2,3:1
D4	32,4±1,0	95,6±2,5	24,9±1,0	16,9±0,6	1:2
D5	19,6±0,8	74,8±3,5	25,6±0,9	21,3±1,0	1:2,3
D6	31,6±1,4	23,6±1,1	17,1±0,7	17,4±0,7	1,3:1
D7	13,5±0,6	31,5±1,0	30,6±1,0	22,3±1,1	1:1,7
D8	97,2±2,7	0	32,0±1,0	0	-

тому за сприятливих умов вони формують потужніші клони з високою щільністю генеративних пагонів (Izmet'syeva, Danylyk, 2012). Проте реальний розподіл статей відображає не лише співвідношення різностатевих пагонів, а й кількість квіток у їхніх колосках. Проведені підрахунки практично для всіх популяцій показують кількісне переважання чоловічих квіток, усереднені значення яких становили 17,1—42,6 квіток/пагін. Виявлена закономірність свідчить про певну компенсацію невеликої чисельності чоловічих особин у складі досліджених популяцій та відносно вирівнювання статевого співвідношення, яке становило здебільшого 1♂:2♀ (табл. 2).

Натомість популяції виду за умов антропогенного навантаження (витоптування, випасання) та не цілком сприятливого еколого-ценотичного режиму характеризуються помітним зсувом статевого співвідношення від його оптимального варіанта (рис. 2; табл. 2). Так, істотне збільшення частки чоловічих особин спостерігалось у складі популяцій D3 і D6, приурочених до надмірно обводнених мезотрофних і мезоевтрофних ділянок боліт (переважно осоково-гіпнових), яким властиве значне задерніння ценозів. Імовірно, за цих умов формування і розвиток діагеотропних пагонів-кореневищ жіночих особин дещо пригнічується, тому їх вегетативна рухливість, а отже, й щільність, знижуються. Чоловічі особини підтримують ефективну чисельність завдяки високій спеціалізації до кушіння та формуванню компактних куртин у так званих «вікнах» (мочажини, не щільно зарослі ділянки болота), де намагаються уникнути тиску з боку більш конкурентоспроможних видів-едифікаторів.

Крайніми виявами адаптації різностатевих особин *C. dioica* до антропогенно змінених умов середовища є майже цілковите переважання жіночих особин у складі популяції D1 на території Західного Полісся (околиці с. Пулемець) і формування одностатевої популяції — D8, сформованої виключно чоловічими особинами у високогір'ї Свидовця (рис. 2; табл. 2). Кардинально протилежні статеві співвідношення, зафіксовані для цих популяцій, є свідченням неповної ідентичності екологічних оптимумів і толерантності різностатевих особин за стресових умов їхнього існування, про що неодноразово у своїх дослідженнях наголошувала Р.І. Дмитрах (Dmytrakh, 2002, 2008, 2009, 2013в, та ін.). Зокрема, яскраво виражена екологічна та мор-

фологічна пластичність чоловічих особин *C. dioica* в поєднанні з мінімальними енергетичними потребами зумовлюють їхню здатність освоювати недоступні та малоприсадибні для ефективного функціонування особин жіночої статі екотопи у високогір'ї Карпат, що супроводжується формуванням ізольованої одностатевої популяції на верхній межі поширення виду (Danylyk et al., 2014).

Жіночі особини *C. dioica*, порівняно з чоловічими, мають вищі абсолютні морфометричні показники, розвинуту генеративну та вегетативну сфери, а тому на початкових етапах sukcesії на підсушеному мезоевтрофному болоті в околицях с. Пулемець (D1) виявляються стійкішими. З огляду на незначну площу оптимальних для колонізації еколого-ценотичних локусів (1,5 м²) (ділянок з розвиненим моховим покривом) жіночі особини забезпечують їхнє максимальне заселення завдяки формуванню довгих діагеотропних пагонів-кореневищ. Чоловічі особини за цих умов не здатні конкурувати з ними за показниками вегетативного відновлення, а водночас — і з видами болотного різнотрав'я, а тому витісняються зі складу популяції. Яскраво виражена гетерогенність і пластичність чоловічої статі в цьому випадку проявляється у формуванні в особин гібридних колосків із 1—2 мішечками при основі. Їх частка в популяції є дуже незначною — виявлено лише два такі колоски в усіх обстежених особин. З одного боку, це вияв рудиментарної ознаки (наявність зачатків додаткового колоска), що є наслідком дигресивної редукції суцвіть у групі *Psyllophora* та вказує на її вторинне походження від багатоколоскового типу (Alekseev, 1978; Egorova, 2009). З іншого боку — подібне явище підтверджує притаманну цьому виду схильність до утворення андрогіномоноєцичної статевої форми, яку цілком можна розглядати як своєрідну адаптацію до існування в умовах стресу, що спрямована на збереження мобілізаційного резерву і насінного відтворення в популяції з порушеною статевою структурою.

Висновки

Статева структура всіх досліджених популяцій одностатевих особин *C. pauciflora* характеризується переважанням жіночих квіток, що можна розглядати як характерну та константну особливість виду. Незначні коливання статевого співвідношення у високогірних популяціях зумовлені їх висотним розподілом і впливом абіотичних факторів середовища існування.

Внаслідок погіршення екологічних умов, у поєднанні з антропопресією, спостерігається менша продуктивність жіночих квіток, порівняно з чоловічими, що супроводжується відносним урівноваженням їх статевого співвідношення.

У популяціях *C. dioica* (дводомний вид) існує багаторівнева регуляція статевої структури, завдяки якій забезпечуються процеси їхнього самовідновлення та самопідтримання. Висока лабільність статевої структури цього виду значною мірою регламентується неідентичністю екологічних потреб різностатевих особин, ступенем їх толерантності та своєрідною стратегією виживання за несприятливих умов. Досліджені популяції *C. dioica* в близьких до еколого-ценотичного оптимуму екотопах відзначаються переважанням жіночих особин у їх статевому співвідношенні. За умов, які обмежують вегетативну рухливість жіночих особин (задерніння ґрунту, незначне сфагнове покриття), спостерігається збільшення частки чоловічих особин. За стресових умов селективний вплив як природних, так і антропогенних чинників на різностатеві особини супроводжується кардинальною зміною їхнього співвідношення в напрямку домінування однієї зі статей.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Alekseev Yu.E., 1978. — Byull. MOIP. Otd. biol. — **83**, вып. 5. — P. 84—93 [Алексеев Ю.Е. Элементы морфологии соцветий и вопросы эволюции осок из подродов *Primocarex* Kük. и *Vignea* (Beauv.) Peterm. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1978. — **83**, вып. 5. — С. 84—93].
- Alekseev Yu.E., Abramova L.I., 1980. — Biol. flora Moskov. obl. / Ed. T.A. Rabotnov. — M.: Izd-vo MGU, T. 6. — P. 177—180 [Алексеев Ю.Е., Абрамова Л.И. Осока двудомная // Биол. флора Москов. обл. / Ред. Т.А. Работнов. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — Т. 6. — С. 177—180].
- Andrienko T.L., Pryadko O.I., 2009. — Chervona kniga Ukrainy. Roslinnyy svit / Ed. Ya.P. Didukh. — K.: Globalkonsalting. — P. 88 [Андрієнко Т.Л., Прядко О.І. *Carex dioica* L. — осока дводомна // Червона книга України. Рослинний світ / Ред. Я.П. Дідух. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 88].
- Barrett S.C.H. The evolution of plant sexual diversity // Nature Reviews. Genetics. — 2003. — **3**. — P. 274—284.
- Bilonoga V.M., Ginda L.V., Daniluk I.M. et al., 2014. — Mekhanizmy samovidnovlennya populyatsiy / Ed. Y.V. Tsarik. — Lviv: Spolom. — 190 p. [Білонога В.М., Гинда Л.В., Данилик І.М. та ін. Механізми самовідновлення популяцій / Ред. Й.В. Царик. — Львів: Сполон, 2014. — 190 с.].
- Cauwer de I., Dufay M., Hornoy B., Courseaux A., Arnaud J.-F. Gynodioecy in structured populations: understanding fine-scale sex ratio variation in *Beta vulgaris* ssp. *maritima* // Mol. Ecol. — 2012. — **21**. — P. 834—850.
- Charlesworth D. Plant sex determination and sex chromosomes // Heredity. — 2002. — **88**. — P. 94—101.
- Danylyk I.M., 2012. — Ukr. botan. zhurn. — **69**(3). — P. 337—352 [Данилик І.М. Система родини *Syperaceae* Juss. флори України // Укр. ботан. журн. — 2012. — **69**(3). — С. 337—352].
- Danylyk I.M., Andrienko T.L., 2009. — Chervona kniga Ukrainy. Roslinnyy svit / Ed. Ya.P. Didukh. — K.: Globalkonsalting. — P. 97 [Данилик І.М., Андрієнко Т.Л. *Carex pauciflora* Lightf. — осока малокувіткова // Червона книга України. Рослинний світ / Ред. Я.П. Дідух. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 97].
- Danylyk I.M., Borsukevych L.M., Sosnovska S.V., 2014. — Ukr. botan. zhurn. — **71**(2). — P. 209—213 [Данилик І.М., Борсукевич Л.М., Сосновська С.В. Унікальна популяція *Carex dioica* (*Syperaceae*) у високогір'ї Свидовця (Українські Карпати) // Укр. ботан. журн. — 2014. — **71**(2). — С. 209—213].
- Demjanova E.I., Klimenko E.V., 2011. — Vestn. Perm. un-ta. Biol. — Вып. 1. — P. 4—13 [Дем'янова Е.И., Клименко Е.В. О половом полиморфизме *Filipendula vulgaris* и *F. ulmaria* (*Rosaceae*) в Приуралье // Вестн. Перм. ун-та. Биол. — 2011. — Вып. 1. — С. 4—13].
- Dmytrakh R.I., 1998. — Struktura populyatsiy rідkisnykh vydiv flory Karpat / Ed. K.A. Malinovskyi. — K.: Nauk. dumka. — P. 92—100 [Дмитрах Р.І. Статева структура // Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / За ред. К.А. Малиновського. — К.: Наук. думка, 1998. — С. 92—100].
- Dmytrakh R.I., 2002. — Visn. Lviv. un-tu. Ser. biol. — Вып. 31. — P. 95—99 [Дмитрах Р.І. Еколого-популяційна різноманітність *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath в Карпатах // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2002. — Вип. 31. — С. 95—99].
- Dmytrakh R.I., 2008. — Nauk. visn. UkrDLTU: Zb. nauk.-tekhn. prats. — **18**(7). — P. 157—164 [Дмитрах Р.І. Статева та екологічна диференціація рослин в Українських Карпатах // Наук. вісн. УкрДЛТУ: Зб. наук.-техн. праць. — 2008. — **18**(7). — С. 157—164].
- Dmytrakh R.I., 2009. — Nauk. zap. Derzh. prirod. muzeyu. — Lviv. — Вып. 25. — P. 65—70 [Дмитрах Р.І. Статева диференціація рослин різних життєвих форм та особливості самопідтримання їх популяцій в Українських Карпатах // Наук. зап. Держ. природ. музею. — Львів, 2009. — Вип. 25. — С. 65—70].
- Dmytrakh R.I., 2012. — Nauk. visn. NLTU Ukrainy. — **22**(13). — P. 76—81 [Дмитрах Р.І. Самовідновлення популяцій різностатевих видів рослин у мінливих умовах природного та антропогенно зміненого середовища // Наук. вісн. НЛТУ України. — 2012. — **22**(13). — С. 76—81].
- Dmytrakh R.I., 2013 a. — Nauk. osnovy zberezh. Biotych. rіznomanit. — **4**(1). — P. 21—28 [Дмитрах Р.І. Завдання і методи досліджень статевої диференціації популяцій трав'яних видів рослин // Наук. основи збереж. біотич. різноманіт. — 2013а. — **4**(1). — С. 21—28].

- Dmytrakh R.I.*, 2013b. — Biol. studiyi / Stud. Biol. — 7(3). — P. 197—204 [*Дмитрах Р.І.* Внутрішньо-популяційна організація та перспективи збереження популяцій різностатевих видів рослин в Українських Карпатах // Біол. студії / Stud. Biol. — 2013b. — 7(3). — С. 197—204].
- Efremov A.N.*, 2009. — Vestn. Tomsk. gos. un-ta. — 323. — P. 351—354 [*Ефремов А.Н.* Возобновление и половая структура ценопопуляций *Stratiotes aloides* L. (*Hydrocharitaceae*) // Вестн. Томск. гос. ун-та. — 2009. — 323. — С. 351—354].
- Egorova T.V.*, 1999. — Osoki (*Carex* L.) Rossii i sopredelnykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) / Ed. A.L. Takhtadzhyan. — SPb.: Sankt-Peterburg. gos. khimiko-farmatsevticheskaya akad.; Sent-Luis: Missur. botan. sad. — 772 p. [*Егорова Т.В.* Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / Ред. А.Л. Тахтаджян. — СПб.: Санкт-Петербург. гос. хим.-фармацевт. акад.; Сент-Луис: Миссур. ботан. сад, 1999. — 772 с.].
- Frenkel R., Galun E.*, 1982. — Mekhanizmy opyleniya, razmnzheniya i selektsii rasteniy. — M.: Kolos. — 383 p. [*Френкель Р., Галун Э.* Механизмы опыления, размножения и селекции растений. — М.: Колос, 1982. — 383 с.].
- Godin V.N.*, 2014a. — Sibir. ekol. zhurn. — 5. — P. 679—688 [*Годин В.Н.* Половой полиморфизм двудольных растений в Сибири // Сибир. экол. журн. — 2014а. — 5. — С. 679—688].
- Godin V.N.*, 2014b. — Rastit. mir Aziat. Rossii. — 3(15). — P. 39—43 [*Годин В.Н.* Половая структура ценопопуляций *Schizonepeta multifida* (*Lamiaceae*) в Кузнецком нагорье // Растит. мир Азиат. России. — 2014б. — 3(15). — С. 39—43].
- Gorelick R.* Theory for why dioecious plants have equal length sex chromosomes // Amer. J. Bot. — 2005. — 92(6). — P. 979—984.
- Izmest'eva S.V., Danylyk I.M.*, 2011. — Nauk. visn. Chernivetsk. un-tu. Biol. (Biol. systemy). — 3, vup. 4. — P. 384—389 [*Ізмест'єва С.В., Данилик І.М.* Популяційна організація видів роду *Carex* L., підроду *Psyllophora* (Degl.) Peterm. (*Cyperaceae* Juss.) на території Карпатського національного природного парку // Наук. вісн. Чернівецьк. ун-ту. Біол. (Біол. системи). — 2011. — 3, вип. 4. — С. 384—389].
- Izmest'eva S.V., Danylyk I.M.*, 2012. — Nauk. visn. NLTU Ukraini. — Vup. 22(12). — P. 19—24 [*Ізмест'єва С.В., Данилик І.М.* Особливості розмноження *Carex dioica* L. (*Cyperaceae*) у природних популяціях за різних умов росту // Наук. вісн. НЛТУ України. — 2012. — Вип. 22(12). — С. 19—24].
- Kashin A.S., Kochanova I.S., Lisitskaya N.M., Ugolnikova E.V.*, 2014. — Faktory eksperymentalnoyi evolyutsiyi organizmiv. — 14. — P. 26—30 [*Кашин А.С., Кочанова И.С., Лисицкая Н.М., Угольников Е.В.* Изменчивость частоты апомиксиса и половой структуры в популяциях *Antennaria dioica* европейской части России // Факторы экспериментальной эволюции организмов. — 2014. — 14. — С. 26—30].
- Knyazeva S.G.*, 2004. — Lesoved. — № 6. — P. 73—75 [*Князева С.Г.* Половая изменчивость можжевельника обыкновенного // Лесовед. — 2004. — № 6. — С. 73—75].
- Korchagin A.A.*, 1964. — Polevaya geobotanika / Eds A.A. Korchagin, E.M. Lavrenko, V.M. Ponyatovska. — M.; L.: Izd-vo AN SSSR. — Vol. 3. — P. 63—131 [*Корчагин А.А.* Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника / Под ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовской. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. — Т. 3. — С. 63—131].
- Kordyum E.L., Glushchenko G.I.*, 1976. — Tsitoembriologicheskie aspekty problemy pola pokrytosemennykh. — Kiev: Nauk. dumka. — 198 p. [*Кордюм Е.Л., Глущенко Г.И.* Цитозембриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. — Киев: Наука, 1976. — 198 с.].
- Kumar S., Singh B.D., Sincha D.P.* RAPD markers for identification of sex in pointed gourd (*Trichosanthes dioica* Roxb.) // Indian J. Biotechnol. — 2012. — 11. — P. 251—256.
- Lapach S.N., Chubenko A.V., Babich P.N.*, 2001. — Statisticheskie metody v mediko-biologicheskikh isledovaniyakh s ispolzovaniem Excel. — Kiev: Morion, 2001. — 408 p. [*Ланач С.Н., Чубенко А.В., Бабич П.Н.* Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel. — 2-е изд., перераб. и доп. — Киев: Морион, 2001. — 408 с.].
- Levina R.E.*, 1981. — Reproduktyvnaya biologiya semennykh rasteniy (Obzor problemy). — M.: Nauka. — 96 p. [*Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). — М.: Наука, 1981. — 96 с.].
- Ming R., Wang J., Moore P.H., Paterson A.H.* Sex chromosomes in flowering plants // Amer. J. Bot. — 2007. — 94(2). — P. 141—150.
- Novikov V.S., Abramova L.I.*, 1980. — Biol. fl. Moskov. obl. / Ed. T.A. Rabotnov. — M.: Izd-vo MGU. — Vol. 6. — P. 24—28 [*Новиков В.С., Абрамова Л.И.* Осока малочетковая // Биол. фл. Москов. обл. / Ред. Т.А. Работнов. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — Т. 6. — С. 24—28].
- Smetanina O.V.*, 2012. — Vestn. Odes. gos. un-ta. — 6(142). — P. 72—77 [*Сметанина О.В.* К вопросу о половой дифференциации популяций эндемичного вида Среднего Поволжья *Dianthus volgicus* Juz. (*Caryophyllaceae*) // Вестн. Одес. гос. ун-та. — 2012. — 6(142). — С. 72—77].
- Smirnova O.V.*, 1976. — Tsenoporul. rast. — M.: Nauka. — P. 72—80 [*Смирнова О.В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопул. раст. — М.: Наука, 1976. — С. 72—80].
- Sosnovska S., Danylyk I., Serednytska S.* Distribution of the subgenus *Psyllophora* (Degl.) Peterm. (*Carex* L.) in Ukraine // Biodiv. Res. Conserv. — 2013. — 29. — P. 35—42.
- Tanurdzic M., Banks J.A.* Sex-Determining Mechanisms in Land Plants // The Plant Cell. — 2004. — 16. — P. 61—72.

Thompson J.D., Rolland A.-G., Prugnolle F. Genetic variation for sexual dimorphism in flower size within and between populations of gynodioecious *Thymus vulgaris* // J. Evol. Biol. — 2002. — 15. — P. 362—372.

Wheelwright N.T., Bruneau A. Population sex ratios and spatial distribution of *Ocotea tenera* (*Lauraceae*) trees in a tropical forest // J. Ecol. — 1992. — 83. — P. 425—432.

Zlobin Yu. A., 2009. — Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta. — Sumy: Univer. kn. — P. 96—71 [Злобин Ю. А. Половая структура // Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. — Сумы: Универ. кн., 2009. — С. 96—71].

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 24.03.2015 р.

Сосновская С.В. Половая структура популяций *Carex pauciflora* и *C. dioica* (*Cyperaceae*) в Украине. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(3): 229—236.

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

Определена половая структура популяций однодомного и двудомного видов рода *Carex* L.: *C. pauciflora* Lightf. и *C. dioica* L. (*Cyperaceae* Juss.) флоры Украины в различных условиях природной и антропогенно измененной среды их обитания. Половая структура всех исследованных популяций *C. pauciflora* отличается преобладанием у особей женских цветков, что целесообразно рассматривать как морфологически обусловленную константную особенность вида. Для популяций *C. dioica* при эколого-ценотическом оптимуме характерно преобладание женских особей по сравнению с мужскими, а в случае стрессовых условий — происходит кардинальное изменение их соотношения в направлении доминирования одного из полов.

Ключевые слова: *Carex pauciflora*, *C. dioica*, популяция, половая структура.

Sosnovska S.V. Sexual structure of populations of *Carex pauciflora* and *Carex dioica* (*Cyperaceae*) in Ukraine. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(3):229—236.

Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine, Lviv

Sexual structure of populations of monoecious and dioecious species of genus *Carex* L.: *C. pauciflora* Lightf. and *C. dioica* L. (*Cyperaceae* Juss.) of the flora of Ukraine under different growth conditions was established. The sexual structure of investigated populations of *C. pauciflora* (monoecious species) is characterized by the prevalence of female flowers in individuals, that should be considered as morphologically stipulated and constant feature of the species. Minor fluctuations in the sexual ratio of some populations located in the highland of the Ukrainian Carpathians are caused by their high-altitude distribution and influence of abiotic factors. Under the unfavourable environmental conditions combined with anthropogenic pressure, the lesser productivity of female flowers, comparatively to male ones, is observed, which is accompanied by the relative balancing of their sexual ratio. In the populations of *C. dioica* (dioecious species) a multi-level regulation of their sexual structure is observed, providing their self-maintenance and self-renewal. A high lability of the sexual structure of this species is mainly regulated by different ecological needs of heterosexual individuals, as well as their tolerance and the type of survival strategy under unfavourable conditions. For *C. dioica* populations under ecological and coenotic optimum, the prevalence of female individuals, comparatively to male ones, is observed. Under conditions limiting the vegetative reproduction of female individuals (little moss cover and great part of dense sods in the plant cover, etc.), there is an increase of the male ones in the sexual structure of the species. Under the stress conditions, the selective effect of both natural and anthropogenic factors on heterosexual individuals causes a cardinal change in their ratio towards the domination of one of the genders.

Key words: *Carex pauciflora*, *C. dioica*, population, sexual structure.