

ГИНОДИЭЦИЯ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В УСЛОВИЯХ ДЛИТЕЛЬНОЙ ИНТРОДУКЦИИ В ДОНЕЦКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ НАН УКРАИНЫ НА ПРИМЕРЕ MAJORANA HORTENSIS MOENCH.

*Изучены явление гинодиэции и изменчивость морфологических признаков вегетативных и генеративных органов у интродукционных образцов *Majorana hortensis* Moench., полученных путем семенного возобновления в течение 24 лет. Установлено, что в результате процессов адаптации к экологическим условиям юго-востока Украины и благодаря наличию гинодиэции происходит становление новой формы *M. hortensis*, которая характеризуется устойчивостью к условиям региона, морфологическими изменениями венчика и увеличением количества семян. Данные изменения рассматриваются как результат микроэволюционного процесса.*

Как известно, в условиях интродукции растения способны проявлять различные морфологические и генетические модификации, которые могут быть использованы как показатели адаптации вида в новых условиях обитания, поэтому изучение этих проявлений и оценка жизнеспособности имеет большое значение при определении успешности интродукции вида.

Одним из факторов адаптации растительного организма к новым условиям является изменчивость морфологических признаков.

В процессе изучения биологических особенностей интродукционных образцов *Majorana hortensis* Moench. в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС), в частности, биологии цветения и плодоношения, мы обратили внимание на явление гинодиэции у исследуемых особей и большую изменчивость в морфологии генеративных органов.

Гинодиэция, или женская двудомность, — это наличие в популяции обоеполых и женских особей одного и того же вида. Этому явлению часто сопутствует менее резкое разделение полов в форме гиномоноэции,

когда в соцветии одной и той же особи имеются обоеполые и женские цветки. В настоящее время имеется много публикаций, посвященных этому явлению, однако, природа гинодиэции еще не полностью изучена [2, 5, 8, 14, 22].

Влияние различных факторов внешней среды на изменение соотношения полов у гинодиэцичных растений весьма велико. По мнению С.Н. Шереметьева, разные формы раздельнополых растений в отличие от строго двудомных у покрытосеменных играют важную роль в процессе адаптивной радиации и освоении новых местообитаний. Экологический смысл разделения полов состоит в повышении адаптированности популяций к сложным условиям среды [20]. Причем строго двудомные виды менее перспективны, чем гермафродитные. В свою очередь, популяции гинодиэцичных и андромоноэцичных растений, у которых сохраняется возможность самоопыления и, следовательно, закрепления новых форм, имеют (по причине своей раздельнополости), с одной стороны, больший, чем гермафродитные виды, приспособительный потенциал, а с другой — большие эволюционные возможности для адаптивной радиации,

так как у них разделение полов не полное. Это объясняется тем, что согласно гипотезе В.А. Геодакяна [3, 4] мужские растения, являясь обладателями оперативной памяти, способны передать генетическую информацию большему числу потомков, чем женские, и, занимая новые местообитания, быстро приспосабливаются к ним и передают новые свойства следующим поколениям. Однако закрепление новых приспособительных признаков происходит также в популяциях гинодиэичных и гиномоноэичных растений, то есть большая доля функционально женских особей обеспечивает закрепление полезных параметров.

Цель исследований — изучить явление гинодиэции у образцов *M. hortensis* в условиях длительного процесса интродукции, изменчивость морфологических признаков генеративных органов, выявить закономерность и причины, вызывающие эту изменчивость, определить их значение для данного вида. Рассмотрены отдельные аспекты существования растений вида *M. hortensis* в условиях интродукции.

Исследования по изучению гинодиэции *M. hortensis* проводили на опытном участке ДБС. Семена были получены из Франции в 1985 г., и на протяжении 24 лет растения, полученные из этих семян, проходили интродукционное испытание. Растения первых лет интродукции имели невысокий рост — 10–15 см, были слабо облиственны, семенная продуктивность — очень низкая. С 1986 г. растения выращивали из семян собственной репродукции рассадным способом. В 2004 г. было начато более углубленное изучение имеющихся образцов и впервые было обращено внимание на наличие гинодиэции. Растения к этому времени отличались бóльшим ростом — 27–35 см, бóльшим количеством побегов, хорошей облиственностью и устойчивостью к кратковременным понижениям температуры. В 2007 г. было проведено изучение особенностей строения генеративных органов обое-

полых и женских особей. Растения были получены рассадным способом из семян предыдущего года в количестве 20 кустов, из которых 12 были представлены женской половой формой, 8 — обоеполой. У отдельных растений в соцветиях, наряду с обоеполыми цветками, единично присутствовали женские цветки (гиномоноэция).

Изучение параметров вегетативных и генеративных органов исследуемых образцов показало, что у обоеполой формы листья и цветки крупнее, чем у женской. Длина листка — $(1,7 \pm 1,2)$ см, ширина — $(1,1 \pm 0,6)$ см, длина венчика — $(4,0 \pm 1,6)$ см (от 4,5 до 4,0 см). У женских растений длина листка — $(1,3 \pm 1,1)$ см, ширина — $(0,8 \pm 0,2)$ см, длина венчика — $(3,6 \pm 1,2)$ см (от 3,7 до 3,2 см). Размеры орешка (ценобий) отличались незначительно: у обоеполой формы длина орешка — $(1,0 \pm 0,2)$ мм, у женской — $(0,9 \pm 0,2)$ мм. Семенная продуктивность особей с обоеполыми цветками была немного выше, чем женской формы [7]. Сравнительное изучение биоморфологии растений, полученных из семян собственной репродукции, и из семян, полученных из России (ГБС, Москва), показало полное отсутствие гинодиэции у московских образцов [6]. Кроме того, растения этого образца отличались слабым ветвлением и коротким периодом вегетации.

Таким образом, образцы *M. hortensis*, прошедшие длительное интродукционное испытание в условиях Донбасса, характеризовались высокой степенью адаптивности к этим условиям. А наличие гинодиэции можно рассматривать как приспособительную реакцию на засушливые условия обитания. Наличие большего количества женских половых форм мы рассматриваем как приспособительную реакцию, поскольку, как уже отмечалось выше, высокая доля функционально женских особей обеспечивает закрепление в популяции полезных признаков. Можно предположить, что образцы *M. hortensis* после длительного произрастания представляют собой новую

интродукционную форму с определенными адаптационными признаками.

В 2009 г. 85 % образцов *M. hortensis* были представлены женской половой формой. Отмечено некоторое увеличение размера венчика по сравнению с размерами в 2007 г. В среднем длина венчика женских цветков в 2009 году составляла 3,85 мм, а в 2007 г. — 3,6 мм, однако у 52 % исследованных цветков длина венчика составляла 4,0 мм, у отдельных растений — 3,0 и 3,2 мм.

Изучение морфологии цветка показало наличие отклонений от типичного цветка по форме верхней и нижней губы, а также по количеству завязей и тычинок.

Согласно описанию *M. hortensis* во «Флоре СССР» размер венчика обоеполого цветка — 4,0 мм, по форме он почти двугубый с короткой трубкой, верхняя губа почти прямая, выемчатая, нижняя — трехлопастная с почти равными лопастями, с четырьмя тычинками [19]. Плод — ценобий с апотропными семенами, синкарпный, верхний, двучленный, ложночетырёхгнездый, с оболочкой [10, 11].

Изучение морфологии цветка на растениях образца длительной интродукции показало наличие отклонений в строении как обоеполых, так и женских цветков. Эти отклонения выражались в разной степени изрезанности верхней губы, в разном количестве лепестков нижней губы, тычинок и семян. На рис. 1 показано разнообразие формы верхней и нижней губы, которое наблюдалось в равной степени как в женских, так и в обоеполых цветках. Нами обнаружено 5 вариантов формы верхней и 6 вариантов нижней губы венчика, а также 9 вариантов сочетания формы верхней и нижней губы: 1/4; 1/3; 2/5; 2/4; 2/3; 3/4; 3/3; 5/4; 4/3 (в знаменателе — количество зубцов верхней губы, в числителе — лепестков нижней губы). Встречались и другие отклонения. Так, у обоеполой формы наблюдали цветки с 5 тычинками, в одной чашечке 2 цветка, один очень маленький женский, а второй нормально развитый,

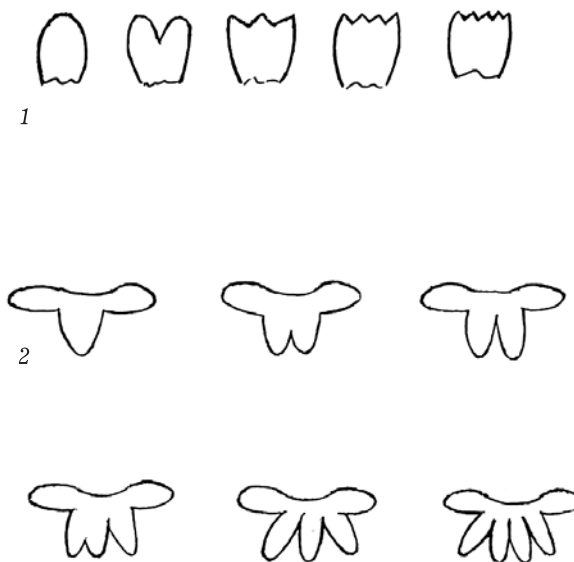


Рис. 1. Разнообразие формы нижней и верхней губы венчика *Majorana hortensis* Moench.: 1 — форма верхней губы; 2 — форма нижней губы

обоеполый. Эти отклонения более редкие. В пределах одного растения отмечено 10–20 цветков с 5 пыльниками. В литературе имеются сведения об аномалиях цветка *Lavandula vera* DC. [16]. В данном случае отмечены варианты цветков с разным количеством лепестков, многогнездная завязь, гинецей с двумя гинобазическими столбиками и т.д. Автор также наблюдал формирование двух цветков в одной чашечке. В.Д. Работягов объясняет эти отклонения генетической причиной — несбалансированностью генома, так как растение было амфидиплоидным.

Нами предпринята попытка выявить частоту встречаемости имеющихся аномалий в строении цветка *M. hortensis*, установить зависимость между типом венчика (отношение формы верхней губы к форме нижней) и количеством семян в завязи, а также какой тип венчика наиболее типичен для интродукционной формы. По таким

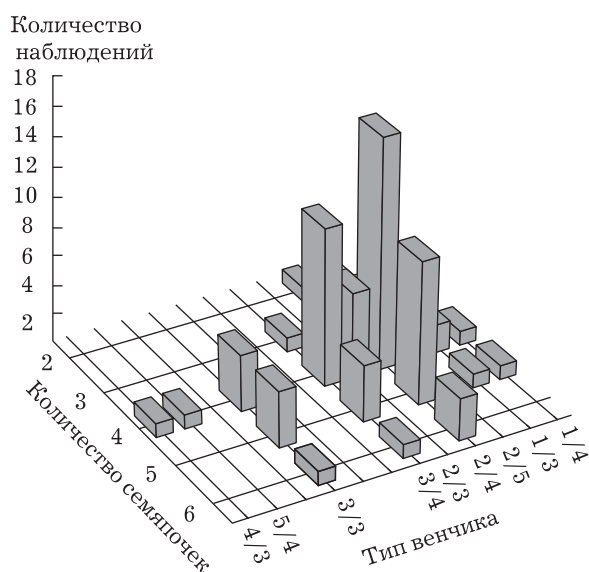


Рис. 2. Частота встречаемости определенного количества семян в зависимости от типа венчика *Majorana hortensis* Moench.

признакам, как размеры прицветника, чашечки и венчика, имеются достоверные отличия между растениями, остальные признаки изменяются одинаково как в пределах одной особи, так и между разными особями. Наиболее стабильные признаки — размер чашечки и венчика, наиболее вариабельные — количество лепестов верхней губы и семян в завязи.

При помощи метода χ^2 определяли наличие связи между парами признаков [9]. Выявлены две значимые связи — между размерами венчика и прицветника и между количеством зубцов верхней губы и размером венчика. Так, форма верхней губы с двумя и тремя зубцами характерна для большинства цветков с длиной венчика от 3,9 до 4,0 мм, то есть для самых крупных цветков.

Как указывалось выше, типичный цветок имеет двухлопастную верхнюю губу и трехлопастную нижнюю (2/3), четыре тычинки и четыре семязачки. Исследования показали, что у растений длительной интродукции чаще всего встречается венчик

с двухлопастной верхней губой и четырехлопастной нижней (2/4) — у 42 % цветков, цветков с «типичным» венчиком — всего 8 %. Чаще всего встречается верхняя губа с двумя зубцами — у 49 % цветков и немного реже — с тремя — у 38 % цветков, нижняя губа с четырьмя лопастями — у 74 % цветков. Доля остальных вариантов — незначительна. Анализируя частоту встречаемости определенного количества семян, мы установили, что 4 семязачки характерны для 62 % цветков, 5 — для 28 % и 6 — для 7 %. Доля остальных вариантов — незначительна. Однако в сумме частота встречаемости 5 и 6 завязей составляет 35 %, что немало и, очевидно, в данном случае уже нельзя говорить об аномалии. Между признаками «количество семян» и «тип венчика» значимой связи не обнаружено, однако, как видно из рис. 2, выявлены определенные закономерности. Так, чаще всего 5 и 6 семян наблюдали у венчика с двухлопастной верхней губой и четырехлопастной нижней, а также с трехлопастной верхней и четырехлопастной нижней (тип венчика 2/4 и 3/4), у «типичного» венчика (2/3) не отмечено отклонений в количестве семян. Как известно, одной из причин изменчивости у растений, которая выражается в виде аномалий или тератов, являются условия внешней среды, не соответствующие условиям, в которых исторически сложился генотип данного организма.

Многие исследователи считают, что привлечение тератологических данных имеет важное значение, во-первых, для познания изменчивости видов растений как основы формо- и видообразования, а, во-вторых, анализ тератологического материала (в сравнительно-морфологическом аспекте) необходим для решения вопросов о становлении видов, родов, семейств. Особенно это касается культурных растений, так как в данном случае возможно документально установить, как та или иная особенность структуры растительных организмов (в том числе

Количество осадков и температурный режим с марта по октябрь включительно в Донбассе (средние данные за 2004—2009 гг.)

Год	Показатель	Месяц							
		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
2004	t, °C	4,3 (21,2)	8,8 (23,0)	14,7 (26,7)	18,4 (28)	20,4 (32,8)	20,6 (32,5)	15,8 (28,9)	8,4 (21,5)
	Сумма осадков, мм	20,8	28,4	57,7	82,4	39,5	43,4	25,4	42,9
2005	t, °C	5,8 (11,5)	9,8 (24,2)	18,4 (32,2)	20,3 (33,5)	21,6 (32,5)	24,1 (35,2)	16,5 (30,8)	10,3 (25,4)
	Сумма осадков, мм	33,7	26,4	8,1	39,4	46,7	17,8	9,3	13,8
2006	t, °C	2,6 (16,4)	9,5 (20,2)	16,5 (29,4)	20,9 (34,2)	19,7 (33,4)	23,5 (36,7)	18,2 (28,6)	12,2 (27,5)
	Сумма осадков, мм	78,7	43,4	37,0	98,1	56,6	30,4	28,2	33,0
2007	t, °C	3,5 (15,5)	8,2 (19,0)	18,4 (38,0)	21,3 (36,2)	23,6 (38,2)	24,1 (40,0)	16,5 (29,2)	12,3 (25,4)
	Сумма осадков, мм	33,7	17,1	23,0	49,9	6,4	3,2	17,6	2,7
2008	t, °C	5,4 20,8	11,3 21,7	16,2 29,5	20,4 30,0	22,2 37,8	22,8 38,1	14,6 32,1	10,3 22,1
	Сумма осадков, мм	47,5	128,2	41,5	68,8	87,2	20,7	20,6	9,9
2009	t, °C	2,4 (15,4)	8,4 (26,1)	16,3 (25,7)	22,9 (36,6)	24,0 (36,8)	21,2 (30,7)	16,5 (29,0)	11,2 (23,0)
	Сумма осадков, мм	93,2	5,7	97,0	9,7	41,1	13,7	26,7	36,5

Примечание: в скобках приведена максимальная температура за месяц.

и уклонение от нормы) стала характерной чертой строения [17].

Данные многочисленных исследований по тератологии свидетельствуют о том, что аномалии не являются редкостью и поэтому должны приниматься во внимание при изучении изменчивости растений. По мнению Ал.А. Федорова, все тератологические изменения в структуре растений нельзя отрывать от «нормальной» изменчивости, возникающей в определенных условиях среды и на основе генетической природы данных растений [18]. Таким образом, аномалии и тераты представляют собой лишь крайние варианты изменений, присущие растительным организмам. И что очень важно, аномальные особенности растений, возникшие в определенных условиях среды, наследственно закрепляются естественным или искусственным отбором и впоследствии оказываются признаками, характерными для того или иного вида или

сорта [13, 15, 17, 18]. И.Т. Васильченко в работе «О скорости процесса видообразования» [1] указывает на возможность быстрого течения видообразовательного процесса при определенных резких воздействиях внешней среды.

Факторами, способствующими возникновению аномалии, являются температурный режим, в частности, высокая температура, и недостаток влаги. Это может стать причиной значительных морфологических отклонений у растений. Условия стадийного развития не соответствуют потребностям растений, сложившимся в процессе эволюции, и, следовательно, не обеспечивают нормальный морфогенез. Эта связь между условиями существования и морфологической изменчивостью растений осуществляется через изменение физиологических функций и лежащих в их основе процессов обмена веществ в результате приспособления растений к новым условиям [12].

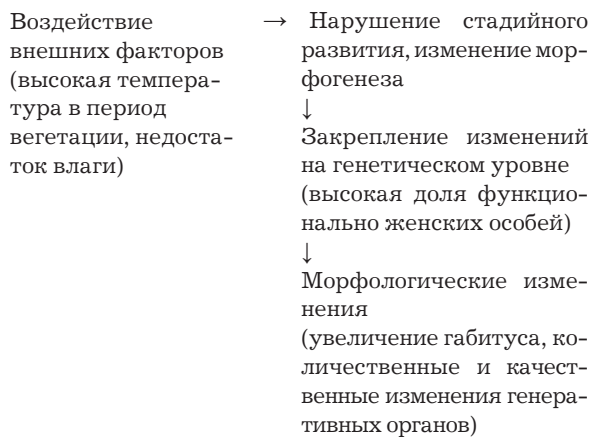


Рис. 3. Микроэволюция исследованных образцов *Majorana hortensis*

Аналогичные процессы, очевидно, происходят и у растений *M. hortensis*, прошедших длительный этап интродукции в условиях Донбасса. Сравнительный анализ температурного режима и количества осадков на территории, откуда были получены семена (Франция), и места интродукции показал, что в условиях Донбасса температура вегетационного периода (с мая по октябрь) во все месяцы превышает показатели района происхождения на 2–4 °С, а в отдельные годы разница составляет 5–8 °С. Осадки в течение месяца выпадают не регулярно. Часто на протяжении целой декады не бывает дождей, а в отдельные сутки максимальная температура достигает +30,8...43,4 °С (таблица). Таким образом, можно считать, что в результате процесса адаптации возникла новая форма *M. hortensis*, которая характеризуется относительной устойчивостью к засушливым условиям обитания. Эти изменения нашли отражение в морфологии цветка, а именно в строении венчика и количестве семян.

Как известно, высокие температуры отрицательно влияют на степень завязываемости семян и их качество [21]. Изучение семенной продуктивности *M. hortensis* в условиях Донбасса показало довольно низкий процент завязываемости семян —

10 %. В ценобии завязывалось чаще всего по одному орешку [7]. Поэтому можно предположить, что для увеличения количества завязываемых семян приспособление растений шло в направлении увеличения количества семян. В свою очередь, благодаря наличию гинодиэзии среди испытуемых образцов через женскую однодомность шло закрепление положительных признаков, способствующих повышению толерантности данного вида в сложных условиях окружающей среды.

Анализируя полученные данные, можно прийти к выводу о том, что формирование новых морфологических признаков и повышение устойчивости к засушливым условиям растений *M. hortensis*, прошедших длительную интродукцию, произошло в результате микроэволюционного процесса (рис. 3).

Процесс становления новой формы еще не завершен, о чем свидетельствует значительная вариабельность морфологических признаков.

1. Васильченко И.Т. О скорости процесса видообразования // Ботан. журн. — 1954. — 39, № 6. — С. 856–866.

2. Верещагина В.А., Маланина Л.И. О гинодиэзии душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1974. — № 6. — С. 51–56.

3. Геодакян В.А. Половой диморфизм и «отцовский эффект» // Журн. общ. биол. — 1981. — 42, № 5. — С. 657–668.

4. Геодакян В.А. Дальнейшее развитие генетико-экологической теории дифференциации полов // Математические методы в биологии: Тр. 2-й респ. конф. — К.: Наук. думка, 1983. — С. 46–61.

5. Гогина Е.Е. О некоторых особенностях цветения тимьянов // Бюл. ГБС. — 1970. — Вып. 77. — С. 64–71.

6. Горлачева З.С., Кустова О.К. Биоморфологична оцінка зразків *Majorana hortensis* L. різного походження // Матеріали XII з'їзду Укр. ботан. т-ва (Одеса, 15–18 травня 2006 р.). — Одеса, 2006. — С. 297.

7. Горлачева З.С. Особенности генеративной сферы обоеполюх и женских особей *Majorana*

hortensis L. // Пром. ботан.— 2007.— Вып. 7. — С. 199–203.

8. Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодизичных и двудомных растений Зауралья // Ботан. журн. — 1979. — **64**, № 7. — С. 1017–1024.

9. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных.— М.: Наука, 1991. — 184 с.

10. Каден Н.Н. К вопросу о дробных плодах // Ботан. журн. — 1964. — **49**, № 7. — С. 966–973.

11. Каден Н.Н. Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР // Там же. — 1965. — **50**, № 6. — С. 775–787.

12. Лейсле Ф.Ф. Влияние внешних условий (длины дня) на изменчивость растений и вопрос о природе цветка // Там же. — 1962. — **47**, № 12. — С. 1742–1760.

13. Любимова В.Ф. О наследовании тератологических изменений у пшенично-пырейных гибридов // Бюл. ГБС. — 1958. — Вып. 32. — С. 53–59.

14. Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодизии у растений // Ботан. журн. — 1975. — **60**, № 1. — С. 3–14.

15. Попов М.Г. Флора пестроцветных толщ (краснопесчаниковых нагорий) Бухары // Тр. Туркест. науч. о-ва. — 1923. — Т. 1. — С. 32.

16. Работягов В.Д. Аномалия цветка и соцветия *Lavandula vera* DC. (Lamiaceae) // Ботан. журн. — 1980. — **65**, № 2. — С. 219–222.

17. Федоров Ал.А. Тератология и формирование у растений.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. — 27 с.

18. Федоров Ал.А. Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений // Проблемы вида в ботанике. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. — С. 213–292.

19. Флора СССР.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — Т. 21. — 703 с.

20. Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботан. журн. — 1983. — **68**, № 5. — С. 561–571.

21. McKee Juno, Richard A.J. The effect of temperature on reproduction in five *Primula* species // Ann. Bot. — 1998. — **82**, N 3. — P. 359–374.

22. Plack R.W. Sexual dimorphism in Labiatae // Nature. — 1957. — **180**. — P. 45–96.

Рекомендовал к печати Д.Б. Рахметов

З.С. Горлачова

Донецкий ботанический сад НАН Украины,
Украина, м. Донецк

ГІНОДІЄЦІЯ, МІНЛИВІСТЬ ТА
МІКРОЕВОЛЮЦІЙНІ ПРОЦЕСИ В УМОВАХ
ТРИВАЛОЇ ІНТРОДУКЦІЇ В ДОНЕЦЬКОМУ
БОТАНІЧНОМУ САДУ НАН УКРАЇНИ НА
ПРИКЛАДІ MAJORANA HORTENSIS MOENCH.

Вивчено явище гинодизії та мінливість морфологічних ознак вегетативних і генеративних органів в інтродукційних зразків *Majorana hortensis* Moench., отриманих шляхом насінневого поновлення протягом 24 років. Установлено, що в результаті процесів адаптації до екологічних умов південного сходу України та завдяки наявності гинодизії відбувається становлення нової форми *M. hortensis*, яка характеризується стійкістю до умов регіону, морфологічними змінами віночка та збільшенням кількості насінних зачатків. Ці зміни розглядаються як результат мікроеволюційного процесу.

Z.S. Gorlacheva

Donetsk Botanical Garden, National Academy
of Sciences of Ukraine, Ukraine, Donetsk

GYNODIOECY, VARIABILITY
AND MICROEVOLUTIONAL PROCESSES
IN UNDER CONDITIONS OF LONG
INTRODUCTION IN DONETSK BOTANICAL
GARDEN OF THE NAS OF UKRAINE
BY THE EXAMPLE OF MAJORANA
HORTENSIS MOENCH.

The phenomenon gynodioecy and variability in morphological characters, vegetative and generative organs in the introduced samples *Majorana hortensis* Moench., obtained by seed reproduction during 24 years, have been studied. It has been determined that as a result of adaptation processes to environmental conditions the south-east of Ukraine and the availability of gynodioecy take place formation of a new form of *M. hortensis*, which is characterized by sustainability to the conditions of the region, morphological changes in the corolla and increase the number of ovules. These changes are considered as the result of microevolutionary process.