

УДК 6305x165

С. А. ЛОСЬ *

**МЕТОДИЧНІ ПІДХОДИ ДО ВИВЧЕННЯ ІНДИВІДУАЛЬНОЇ МІНЛИВОСТІ ДУБА
ЗВИЧАЙНОГО (*QUERCUS ROBUR* L.) ЗА МОРФОЛОГІЧНИМИ ОЗНАКАМИ
ЖІНОЧИХ РЕПРОДУКТИВНИХ СТРУКТУР**

Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького

На основі аналізу внутрішньовидового поліморфізму жіночих репродуктивних структур дуба звичайного за морфологічними показниками виявлено значну мінливість на індивідуальному рівні. Виділено групи клонів із певними морфологічними характеристиками. Запропоновано шкали для класифікації індивідуумів дуба звичайного за морфологічними ознаками жіночих репродуктивних структур, які можуть бути використані для ідентифікації клонів.

К л ю ч о в і с л о в а : жіночі репродуктивні структури, плодонос, квітка, маточка, плодолистик.

Загальновідомо [2], що в основу таксономічної класифікації рослин, зокрема деревних покладено морфологічну будову репродуктивних органів. Секції, види й різновиди дуба так само розрізняють за морфологічними ознаками квіток і плодів [1, 2]. Так, у роботі К. Ніхон [13] наведено класифікацію роду *Quercus* за морфологічною будовою квітки та розташуванням на плодоносі недорозвинених жолудів. З іншого боку, питання внутрішньовидового поліморфізму морфологічних ознак жіночих генеративних структур звичайного (*Quercus robur* L.) на індивідуальному рівні залишаються мало вивченими. Незважаючи на те, що дослідження морфологічних особливостей дуба звичайного ведуться з початку минулого сторіччя [1, 3, 4, 6, 7, 10, 13], доволі часто у цих роботах при вивченні морфології репродуктивних органів розглядають розміри та форму жолудів, іноді – довжину плодоноса, а ознакам жіночих квіток уваги не приділяється. В інших роботах, присвячених репродуктивній біології дубів [8, 11], розглядають морфологічну й анатомічну будову жіночих квіток, але на рівні виду. Так, L. C. Boavida et al. [12] аналізують розвиток жіночих квіток дуба коркового (*Quercus suber* L.) на анатомічному рівні, К. І. Мейр [8] – морфологічну й анатомічну будову жіночої квітки дуба звичайного у періоди цвітіння, запилення, запліднення та на ранніх етапах розвитку зав'язі, не беручи до уваги відмінності між індивідуумами. Зважаючи на наявність значної індивідуальної мінливості дуба звичайного за морфологічними ознаками листя і плодів, можна передбачити наявність такого самого рівня поліморфізму також за будовою жіночих репродуктивних структур – квіток і суцвіть.

Мета цієї роботи полягала у вивченні внутрішньовидового поліморфізму морфологічних ознак жіночих генеративних структур *Quercus robur* L. на індивідуальному рівні, розробці методики класифікації цих ознак і їх використання для ідентифікації його клонів.

Дослідження проведено на клонових насінних плантаціях дуба звичайного КНП № 3 та № 3а селекційного комплексу Данилівського ДДЛГ, створених у 1979 – 1981 та 1985 рр., загальною площею 4,0 га. Зразки суцвіть 33 клонів плюсових дерев, відібраних у Харківській і Сумській областях (по 20 – 25 штук), було заготовлено на початку третьої декади травня 2007 р. Свіжозаготовлені зразки вміщували у паперові пакетики і занурювали у розчин фіксатора, який складався з 70° спирту, гліцерину й дистильованої води у рівних частках. Термін заготівлі зразків через дуже короткий проміжок часу після цвітіння (після запилення, але до запліднення) обумовлений можливістю виявлення в цей період нормально розвинених і недорозвинених квіток у клонів.

При аналізі зразків було розглянуто такі параметри: довжину плодоносу, прямизну плодоносу, кількість зав'язей на плодоносі (у тому числі нормально розвинених і недорозвинених), кількість плодолистиків маточок, форму маточки.

Морфологічні ознаки суцвіть аналізували на цифрових фотознімках, зроблених фотоапаратом OLYMPUS. Квітки фотографували при збільшенні біокулярного мікроскопу 4 x 8.

* © С. А. Лось, 2009

Отримані дані оброблено методами варіаційної статистики за допомогою пакету програм MS EXCEL. Узагальнення отриманих результатів дало змогу згрупувати клони за ступенем вираженості морфологічних ознак і побудувати шкали-класифікатори для характеристики індивідуумів дуба звичайного за морфологічними ознаками жіночих генеративних структур.

Однією з найбільш вивчених морфологічних ознак репродуктивних органів, за якою відрізняють форми й види дуба, є довжина плодоноса. У минулі роки П. С. Погребняком [10] було описано три форми дуба звичайного за довжиною плодоносу: *Q. r. brevipes* (плодоноси завдовжки до 2 см), *Q. r. pseudosessilis* (плодоноси 6 – 12 см) і *Q. r. longependunculata* (плодоноси 12 – 25 см). В. Н. Андрєєвим [1] окрім форми *f. brevipes* (плодоноси до 2 см) визначено *f. typica* (довжина плодоносів дорівнює половині довжини листка). А. Н. Кривошия [3], описуючи різні фенологічні форми дуба звичайного, вказує, що довжина плодоносу у дуба ранньої форми становить 4,2 – 4,6 см.

Серед клонів, представлених на КНП № 3 та № 3а селекційного комплексу Данилівського ДДЛГ, у попередні роки за довжиною плодоносу ми виділили три групи клонів [11]: із коротким плодоносом (до 3 см) – П-21; із плодоносом середньої довжини (3 – 7 см) – Д-2, К-26, К-33, К-35, П-8, П-18, П-20, Та-7, Тр-15 і з довгим плодоносом (понад 7 см) – Д-5, Тр-2. У зразків, заготовлених у 2007 році, також було визначено довжину плодоносу. На час заготівлі зразків плодоноси досягли максимальних розмірів лише у ранніх клонів (Ш-2), а у проміжних і пізніх – лише розпочали ріст. За довжиною плодоносу обстежених клонів відмічено значну мінливість ($V = 47,2\%$). Напевне, для ідентифікації клонів цей показник слід визначати на пізніших етапах репродуктивного розвитку. З іншого боку, можна припустити, що довжина плодоносу на цьому етапі надасть можливість визначити належність клону до певної фенологічної форми. Отримані результати підтвердили цю думку. Так, найменшим середнім значенням показника характеризувався клон Тр-15 (1,0 см), який розпускається найпізніше з усіх клонів, а найбільшим – Ш-2 (9,8 см), який, навпаки, є одним із найбільш ранніх клонів. Установлено позитивний кореляційний зв'язок між довжиною плодоносу наприкінці травня та фенологічною належністю клонів ($r = 0,62$).

У нашій попередній роботі [5] було запропоновано використати таку ознаку як "колінчатість плодоноса". Тоді клони було оцінено за трибальною шкалою: 1 бал – колінчастість не виражена (плодонос прямий), 2 бали – колінчастість слабо виражена і 3 бали – колінчастість чітко виражена. Виявилось, що всі клони мали або прямий плодонос (близько до 1 балу), або колінчатість була слабо виражена. Значної мінливості за цією ознакою виявлено не було. Розглядаючи морфологію плодоносів клонів у період після цвітіння, було виявлено значну мінливість за їх прямизною ($V = 47,2\%$). Було виділено 5 груп клонів (рис. 1, А). Прямий плодонос (1 бал) мали 13 клонів (К-32, 33, 36, Л-7, М-4, П-18, 21, 23, 24, Та-11, Те-5, Тр2, 15) (рис. 2). Клони Д-3, К-31, 38, Л-8, П-20, Та-3, 7, 18, Те-4, Ш-6, 7, 8 характеризувалися майже прямим дещо вигнутим плодоносом (2 бали). Дугоподібно вигнутий плодонос мали два клони Л-5 і Ш-4 (3 бали). Прямий із слабо вираженою колінчастістю плодонос (4 бали) виявлено лише в одного клону – Ш-3. Виразено колінчастими плодоносами (5 балів) характеризувалися чотири клони – Д-2, 5, Та-13 і Ш-2. Клони, які за формою плодоносу зразків, заготовлених у вересні, належали до групи з прямим плодоносом, за зразками, заготовленими у травні, потрапили до групи клонів із вигнутим або колінчастим плодоносом. Це пояснюється тим, що у процесі розвитку зі збільшенням жолудів у розмірі плодонос також збільшується у довжину та за товщиною й випрямляється під вагою плодів. Тобто використовувати показник прямизни плодоносу для ідентифікації клонів дуба звичайного доцільно саме у період після цвітіння, а не у період дозрівання плодів. На основі розподілу клонів на групи за цим показником побудовано шкалу визначення прямизни плодоносу дуба звичайного (рис. 1, А).

Важливою ознакою, яка характеризує репродуктивну здатність клону та прямо пов'язана з його урожайністю, є кількість квіток на плодоносі. Відомо, що не з усіх квіток формуються

плоди. Причинами цього, крім недозапилення або відсутності запліднення, часто можуть бути порушення у процесі морфогенезу генеративних структур. З іншого боку, кількість квіток на плодоносі у будь-якого виду є як генетично обумовленою, так і залежить від умов довкілля, зокрема від погодних умов року.

Ба-ли (гру-пи)	А) Пря-мизна пло-до-носу	Фото типових прикладів	Б) Кіль-кість квіток на пло-доно-сі, шт.	Фото типових прикладів	В) Кіль-кість недо-розви-нених квіток, шт.	Фото типових прикладів (5x)
1	пря-мий		< 2,5		< 1	
2	де-що ви-гну-тий		2,6 – 3,5		1,1 – 2,0	
3	із сла-бо вира-же-ною колін-часті-стю		3,6 – 5,0		2,1 – 3,0	
4	ви-гну-тий		5,1 – 6,5		3,1 – 4,0	
5	голін-частий		> 6,5		> 4	

Рис. 1 – Шкали визначення прямизни плодоносу (А) та кількості квіток (Б), у т.ч. недорозвинених (В) на плодоносі

Найменшу кількість квіток на плодоносі (1 шт.) було виявлено у клонів П-20 і Ш-6, а найбільшу (12 шт.) у клона Л-5. Середні показники клонів сягали від 2,3 (К-38) до 7,0 (К-36,

Л-5) шт. (див. рис. 1, Б). Виявлено значну мінливість за середньою кількістю квіток на плодоносі ($V = 28,5\%$). Шкалу для ідентифікації клонів за цією ознакою наведено на рис. 1, Б.

Наявність недорозвинених плодів на плодоносі було нами виявлено раніше майже в усіх клонів [5]. За зразками врожаю 1996 року кількість плодоносів із недорозвиненими зав'язями у різних клонів сягала від 3,4 % (П-20) до 37,9 % (Тр-18(23)).

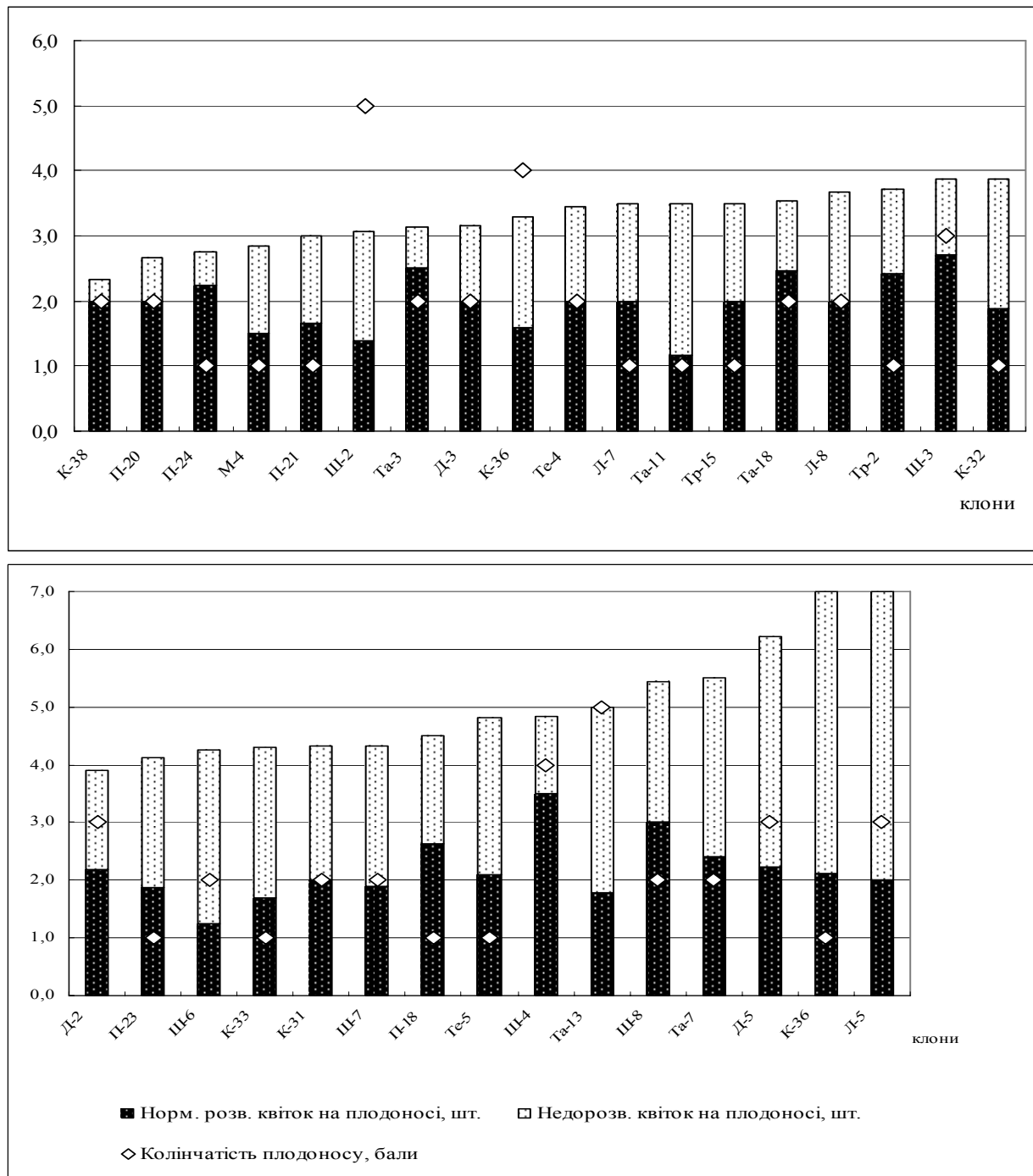


Рис. 2 – Середні показники кількості квіток на плодоносі та прямизни плодоносів клонів дуба звичайного

У більшості випадків на плодonoсах виявляли одну недорозвинену зав'язь, іноді – дві, дуже рідко – три. Такі недорозвинені зав'язі формуються з нормально розвинених квіток, у яких або не відбулося запліднення, або насінний зачаток пошкоджено. За результатами аналізу зразків 2007 року можна стверджувати, що у більшості клонів не всі квітки на плодonoсах є нормально сформованими. Найбільшу кількість недорозвинених квіток (10 шт.) було зафіксовано у клону Л-5. Цей показник виявив високу мінливість ($V = 56,0\%$) і

становив у середньому від 0,3 (К-38) до 5,0 шт. (Л-5) (див. рис. 1, В). Мінливість за середньою кількістю нормально розвинених квіток на плодоносі була нижчою ($V = 23,1\%$). Цей показник становив у середньому від 1,2 (Та-11) до 3,5 (Ш-4) шт. Тобто клони мають найбільшу мінливість за кількістю недорозвинених квіток, і для ідентифікації клонів доцільно використовувати саме цей показник. Згідно з розподілом клонів на 5 груп побудовано шкалу (рис. 1В).

Відомо, що жіночі квітки дуба звичайного мають добре виражені 3 короткі стовпчики (або плодолистки) з м'ясистими валикоподібними рильцями [2, 8, 9, 11]. Стовпчики у основі з'єднані один з одним. Аналіз зразків квіток свідчить, що у 20 клонів (60 % від обстежених) усі зразки було представлено квітками з трьох плодолистиків. Квітки з нетиповою кількістю плодолистиків було відмічено у 13 клонів (К-31, 38; Л-5; М-4; П-18, 20, 21; Та-3; Те-4, 5; Ш-2, 3, 4) із 33, тобто у 40 % обстежених. Квітки, що мали 2, 4, 5 або 6 плодолистиків (рис. 3), становили у цих клонів від 6 до 50 % (рис. 4). Окремо слід виділити клон Ш-4, половина квіток якого мають по 6 плодолистиків. Можливо, що у цьому випадку плодолистки роздвоєні. Тому остаточних висновків щодо цього клону робити не можна. Це питання потребує подальшого детальнішого вивчення.



Рис. 3 – Квітки дуба звичайного з нетиповою кількістю плодолистків

Цікавою ознакою, яку виявлено під час аналізу зразків, є форма маточки і плодолистків у квітках. Відмічено подібність цих ознак у квіток окремих індивідуумів (клонів) і помітні відмінності між клонами (рис. 5).

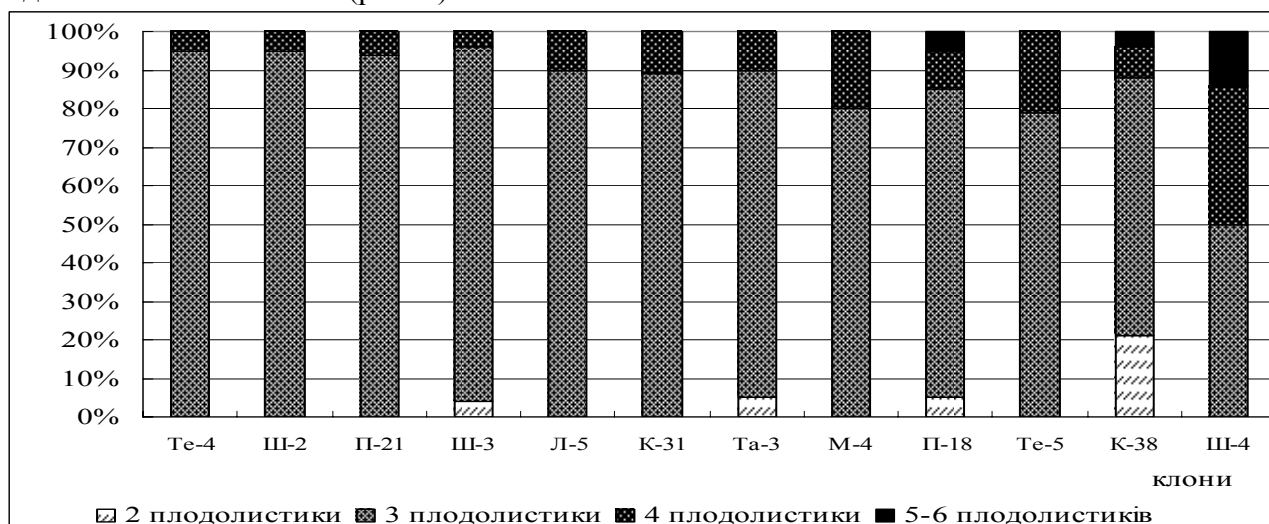


Рис. 4 – Розподіл квіток клонів дуба за кількістю плодолистків

Так у клону П-20 маточки мали трубчасту форму, тобто плодолистки майже не були розділені (див. рис. 5). Клони Д-2, 3; П-20, 21, 23 і Ш-7 мали також маточки трубчастої форми, але плодолистки їх були розділені до 1/5 їх висоти й дещо закручені. Маточки клонів Д-5, П-24 і Ш-2 мали плодолистки, розділені приблизно на 1/5 – 1/3 висоти і

закручені більшою мірою. Більшість клонів мали маточки з розділеними приблизно на 2/3 висоти і помітно закрученими плодолистиками. Клони Те-4, Те-5 і Ш-4 мали максимально розділені, але прямі й закручені лише у верхній частині плодолистика, клони К-38, П-18 – також максимально розділені, але сильно закручені плодолистиками. Таким чином, досліджувані клони розподілено за формою маточки на 5 груп, на основі яких побудовано шкалу для визначення форми маточки (див. рис. 5).






Бали (групи):	Розрізаність маточки	Довжина плодолистиків	Закрученість плодолистиків	Клони	Фото типових прикладів (10х)
1	Трубчаста (нерозділена або розділена на 1/5 висоти)	Слабо виражені майже не виступають	Прямі або слабо закручені (90°)	Д-2, 3; П-20, 21, 23; Ш-7	
2	Слабко розділена (на 1/5 – 1/3 висоти)	Плодолистки виражені, середньої довжини	Середньо закручені (90 – 110°)	Д-5; П-24; Ш-2, 8	
3	Розділена (на 1/3 – 2/3 висоти)	Плодолистки виражені, середньої довжини	Закручені (110 – 130°)	К-31, 32, 33, 36; Л-5, 7, 8; М-4; Та-3, 7, 11, 13, 18; Тр-2, 15; Ш-3, 6	
4	Дуже розділена (< 2/3 висоти)	Плодолистки виражені, довгі	Закручені лише у верхній частині (130 – 140°)	Те-4, 5, Ш-4	
5	Дуже розділена (< 2/3 висоти)	Плодолистки виражені, довгі	Дуже сильно закручені (130 – 140°)	К-38, П-18	

Рис. 5 – Шкала для визначення форми маточки

Висновки

1. Виявлено значну індивідуальну мінливість жіночих репродуктивних структур клонів дуба звичайного за їх морфологічними ознаками, зокрема прямизною плодоносу ($V = 47,2\%$), кількістю зав'язей на плодоносі ($V = 28,5\%$), у тому числі нормально розвинених ($V = 23,1\%$) і недорозвинених ($V = 56,0\%$), та формою маточки ($V = 73,7\%$).

2. За формою плодоносу виділено 5 груп клонів, на основі яких запропоновано шкалу визначення прямизни плодоносу:

- прямий плодонос (К-32, 33, 36, Л-7, М-4, П-18, 21, 23, 24, Та-11, Те-5, Тр-2, 15).
- дещо вигнутий плодонос (Д-3, К-31, 38, Л-8, П-20, Та-3, 7, 18, Те-4, Ш-6, 7, 8)
- дугоподібно вигнутий плодонос (Л-5, Ш-4)
- прямий з слабо вираженою колінчастістю плодонос (Ш-3);
- колінчастий плодонос (Д-2, 5, Та-13 і Ш-2).

3. Найменшу кількість квіток на плодоносі (1 шт.) було відмічено у клонів П-20 і Ш-6, а найбільшу (12 шт.) у клону Л-5. Середні значення показника коливалися від 2,3 (К-38) до 7,0 (К-36, Л-5) шт. У більшості клонів не всі квітки є нормально сформованими. Середня кількість недорозвинених квіток на плодоносах становила у клонів у середньому від 0,3 (К-38) до 5,0 (Л-5) шт. Середня кількість нормально розвинених квіток на плодоносі сягала від 1,2 (Та-11) до 3,5 (Ш-4) шт. ($V = 23,1\%$). Виділено 5 груп клонів за середньою кількістю квіток на плодоносі:

- усього $< 2,5$ квітки, з них недорозвинених < 1 (К-38);
- усього 2,6 – 3,5 квітки, з них недорозвинених 1,1 – 2,0 (Д-3; К-36; Л-7; М-4; П-20, 21, 24; Та-3, 11; Ер-15; Ш-2);
- усього 3,6 – 5,0 квітки, з них недорозвинених 2,1 – 3,0 (Д-2; К-31, 32, 33; Л-8; П-18, 23; Та-13; Те-5; Тр-2; Ш-3, 4, 6, 7);
- усього 5,1 – 6,5 квітки, з них недорозвинених 3,1 – 4,0 шт. (Д-5; Та-7; Ш-8);
- усього $> 6,5$ квітки, з них недорозвинених > 4 (Л-5; К-36).

4. У більшості клонів (60 % від обстежених) усі зразки було представлено квітками із трьох плодолистиків. Квітки з нетиповою кількістю плодолистиків (у кількості від 6 до 50 %) було відмічено у 13 клонів (К-31, 38; Л-5; М-4; П-18, 20, 21; Та-3; Те-4, 5; Ш-2, 3, 4) із 33, тобто у 40 % обстежених.

5. Відмічено подібність форми маточки у квіток окремих індивідуумів і помітні відмінності між ними. Досліджувані клони розподілено за формою маточки на 5 груп, на основі яких запропоновано шкалу визначення форми маточки:

- трубчаста маточка, плодолистки $< 1/5$ їх довжини й дещо закручені (П-20; Д-2, 3; П-20, 21, 23, Ш-7);
- плодолистки розділені приблизно на $1/5 - 1/3$ висоти і закручені на $90 - 110^\circ$ (Д-5, П-24, Ш-2, 8)
- плодолистки розділені приблизно на $1/3 - 2/3$ висоти і закручені на $110 - 130^\circ$ (К-31, 32, 33, 36; Л-5, 7, 8; М-4; Та-3, 7, 11, 13, 18; Тр-2, 15; Ш-3, 6);
- плодолистки розділені приблизно на $> 2/3$ висоти, закручені лише у верхній частині на $130 - 140^\circ$ (Те-4, 5, Ш-4);
- плодолистки розділені приблизно $> 2/3$ висоти і дуже сильно закручені ($130 - 140^\circ$) (К-38, П-18).

6. Дослідження мінливості дуба звичайного за морфологічними ознаками жіночих генеративних структур необхідно продовжити з метою охоплення більшої кількості індивідуумів, можливого доопрацювання запропонованих шкал, а також виявлення мінливості на популяційному рівні.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Андреев В. Н. Гомологические ряды некоторых дубов /В. Н. Андреев // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1927 – 1928. – Т. XVIII, в. 2. – С. 371 – 454.
2. Гроздов Б. В. Дендрология. – М.–Л.: Гослесбумиздат, 1952. – 436 с.
3. Кривошея А. Н. Фенологические формы и изменчивость морфологических признаков дуба обыкновенного / А. Н. Кривошея // Тр. Харьковского с.-х. ин-та им. В. В. Докучаева. – Т. 86(123). – Х., 1969. – С. 111 – 117.
4. Кучеревский В. В. Внутривидовая изменчивость и формовое разнообразие дуба обыкновенного в условиях юго-востока Украины: дис. ... кандидата с.-х. наук : 03.00.05 / Кучеревский В. В. – Донецк, 1988. – 19 с.
5. Лось С. А. Методичні підходи до вивчення мінливості дуба звичайного за морфологічними ознаками / С. А. Лось, В. В. Борисова // Вісник ХНАУ. –2002. – № 2. – С. 74 – 79
6. Лукьянец В. Б. Внутривидовая изменчивость дуба черешчатого в Центральной лесостепи.– Воронеж: Изд. Воронежского университета, 1979. – 215 с.
7. Мачинский А. С. О расах дуба // Лесоведение и лесоводство. – 1927. – Вып. 4.– С. 34 – 66.
8. Мейр К. И. Пестик дуба (*Quercus robur* L.) // Бюлетень М. Об-ва исп. природы, отд. Биологии. – 1953. – Т. LVIII (21). – С. 57 – 65.
9. Минина Е. Г. Определение пола у лесных древесных растений / Е. Г. Минина //Труды института леса. – 1960. – Т. XLVII.– С. 76 – 163.
10. Погребняк П. С. Опыт исследования расового состава *Quercus robur* L. (обыкновенного дуба) в Тростянецком лесничестве на Украине / П. С. Погребняк // Лесоведение и лесоводство. – 1926. – Вып. 3.– С. 40 – 45.
11. Раскатов П. Б. Анатомическое строение жолудя / П. Б. Раскатов // Лесн. хоз-во. – 1951. – № 9 (36). – С. 75 – 78.
12. Boavida L. C. Sexual reproduction in the cork oak (*Quercus suber* L.). I. The progamic phase / L. C. Boavida, M. C. Varela // Sex Plant Reprod. – 1999. – № 11. – P. 347 – 353.
13. Nixon K. S. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of section names / K. S. Nixon // ASF. – 1993. – P. 50.

Los S.

METHODIC APPROACH TO INVESTIGATION OF ENGLISH OAK (*QUERCUS ROBUR* L.) INDIVIDUAL VARIABILITY BY MORPHOLOGY OF FEMALE REPRODUCTIVE STRUCTURES

Ukrainian Research Institute of Forestry & Forest Melioration named after G. M. Vysotsky

Analysis of intraspecific polymorphism of female reproductive structures of English oak (*Quercus robur* L.) by morphological characteristics shows significant variability on individual level. Groups of clones with certain morphological characteristics are determined. Scales for classification of English oak individuals by morphological characteristics of female reproductive structures are suggested for clones identification.

K e y w o r d s : female reproductive structures, pedicel, flower, pestyle, style.

Лось С. А.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДУБА ЧРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR* L.) ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ ЖЕНСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР

Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г. Н. Высоцкого

На основе анализа внутривидового полиморфизма женских репродуктивных структур дуба черешчатого по морфологическим показателям обнаружена значительная изменчивость на индивидуальном уровне. Выделены группы клонов с определенными морфологическими характеристиками. Предложены шкалы для классификации индивидуумов дуба черешчатого по морфологическим признакам женских репродуктивных структур, которые могут быть использованы для идентификации клонов.

К л ю ч е в ы е с л о в а : женские репродуктивные структуры, плодонос, цветок, пестик, плодолистик.

Одержано редколегією 12.12.2008 р.