

Prejav pohlavného polymorfizmu v rode *Quercus*

Expression of sexual polymorphism in the genus *Quercus*

Mária Gabriela Ostrolucká

OSTROLUCKÁ M. G. (1988): Prejav pohlavného polymorfizmu v rode *Quercus* [Expression of sexual polymorphism in the genus *Quercus*]. — *Preslia*, Praha, 60 : 109—113.

Keywords: *Quercus*, hermaphrodite flowers

The occurrence of atypical inflorescence in the genus *Quercus* was found with the presence of bisexual flowers in the period of normal blooming which represent a marked divergence from standard flower organization and from the character of development of reproductive organs. Two types of hermaphrodite flowers can be founded, in female catkins stamens can differentiate and in male ones pistils. Hermaphrodite flowers founded in female catkins appeared as not only morphologically but also functionally monoecious.

Institute of Experimental Genetics of the Centre of Biological — Ecological Sciences of the Slovak Academy of Sciences, Hlohovská 2, 949 92 Nitra, ČSSR

ÚVOD

Väčšina krytosemenných rastlín vyznačuje sa obojpohlavnosťou (monoklíniou). Môžeme pozorovať i rastliny s jednopohlavnými kvetmi (androgynia) na jednom jedinci (monécia), alebo jednopohlavnými (diklínia) na rôznych jedincoch (diécia). Nie je neznámym javom polygamia, čo znamená, že súčasne s jednopohlavnými kvetmi vyskytujú sa v rámci druhu aj obojpohlavné. Problematika pohlavia je zaujímavá z hľadiska biológie a selekcie užitočných a cenných pohlavných foriem, ako i fylogenézy. Názory na prvotnosť typu pohlavných foriem nie sú vyhranené. Väčšina autorov sa prikláňa k názoru, že rôznopohlavnosť vzniká z obojpohlavnosti redukciou piestikov v samčích kvetoch a tyčínok v samičích kvetoch (TACHTADŽJAN 1970). Obojpohlavnosť javí sa výhodným pohlavným typom, čo potvrdzuje fakt, že i pri rastlinách, pri ktorých je prísne vyhranená jednopohlavnosť pozorovať prejav atavizmu, vznik obojpohlavných kvetov, alebo v jednopohlavných kvetoch prítomnosť rudimentálnych zvyškov opačného pohlavia. Tento latentný potenciál k produkcii hermafroditných kvetov, alebo iných odchýlok od obvyklého typu pohlavia môže sa uplatniť v prírode za určitých extrémnych podmienok, pri ktorých dochádza k iniciácii a diferenciacii reprodukčných orgánov, a tak i napriek tomu, že pohlavie je genotypicky determinované dochádza k indukcii zmeny pohlavia pri mnohých rastlinách. Unisexuálny i bisexuálny polymorfizmus bol zaznamenaný aj pri lesných drevinách. Napríklad v rode *Salix*, vyznačujúcim sa vyhranenou diklíniou, pozorovať sklon k monoklíni s celým radom premien reprodukčných orgánov (CHMELAŘ 1960, MALJUTINA et MALJUTIN 1972, MALJUTIN 1973), v rode *Betula* popri diklíni objavuje sa taktiež monoklínia (KOZMIN 1972, TOLSTOPJATENKO

1974). Rod *Acer* prejavuje opačnú tendenciu, prechod od monoklínie k diklíni. Väčšina druhov rodu *Acer* má kvety morfológicky obojpohlavné, ale funkčne jedнопohlavné (SVOBODOVÁ 1977).

Príklady pohlavnej mnohotvárnosti nachádzame aj v rode *Quercus*. Naše pozorovania, ako i niektorých iných autorov (SCARAMUZZI 1958, ARENA et GRAMUGLLO 1972, TUCKER 1972, TUCKER et al. 1980) potvrdzujú výskyt atypických kvetenstiev s prítomnosťou obojpohlavných kvetov.

MATERIÁL A METODIKA

Počas viacročného pozorovania kvitnutia dubov a biológie ich reprodukčných orgánov zistili sme výskyt bisexuálnych kvetenstiev. Objektom ich výskytu boli jedince druhu *Quercus robur* L., a to v roku 1981 a 1983 a druhu *Q. × turneri* WILLK. var. *pseudoturneri* (SCHN.) HENRY v roku 1983. Výskyt atypických kvetenstiev sme zaznamenali pri uvedených druhoch v Arborete Mlyňany a pri jedinci druhu *Quercus robur* L. v Bratislave (pri Dunaji). Dôkazom diferenciácie monoklínických kvetov je obr. 1, ktorý sme získali prípravou cytologických preparátov. Metódou klasických parafrínových rezov (CHIRA 1971) použitím pikro-octo-sírovej fixačnej zmesi (NĚMEC et al. 1962) a bázičného fuksinu pre farbenie cytologických preparátov bola mikroskopická štúdiá zároveň overená morfológická stavba a funkčnosť tyčínok objavujúcich sa v samičích kvetenstvách. Mikrofotografie boli zhotovené mikroskopom Zeiss Lumipan a foto-kamerou Mcoopta pri použití objektivu 2×, 5× a okuláru 8×. Obrázky zhotovené na rastrovacom mikroskope (2, 3, 4) Jeol JSM-35 na Ústave technickej kybernetiky SAV v Bratislave taktiež dokumentujú existenciu monoklínických kvetov v rode *Quercus*.

VÝSLEDKY A DISKUSIA

Druhy rodu *Quercus* sú rastliny jednodomé (monécia), spravidla s kvetenstvami s jedнопohlavným typom kvetov, buď morfológicky a funkčne samičími, alebo samičími. Samčie jahňady sú prevísle, tvorené drobnými kvetmi s 4–7 členným okvetím, s 5–10–12 tyčinkami. Samičie kvety tvoria piestiky v počte 2–3–5, niekedy až 8 vsadené do stonkovej čiašky, vyrastajú na spoločnej, rôzne dlhej stonke, a to jednotlivo, alebo v skupine. Určité rozdiely v morfológickej stavbe kvetenstiev a kvetov sú dané príslušným druhom.

Niekoľkoročné štúdiá reprodukčných orgánov dokazujú, že duby sú rastliny pohlavne vyhranené. Objavenie iného pohlavia v príslušnom jedнопohlavnom kvete je dosť ojedinelým javom, ale nie úplne vzácnym ako to potvrdzujú pozorovania aj iných autorov. Neobyčejné prípady kvitnutia dubov s produkciou hermafroditných kvetov boli pozorované pri druhu *Quercus coccifera* L. (SCARAMUZZI 1958) pri druhu *Quercus pubescens* WILLD. (ARENA et GRAMUGLLO 1972), v Kalifornii pri dube *Quercus gambellii* MUTT. a *Quercus turbinella* subsp. *californica* (TUCKER 1972, TUCKER et al. 1980). Zatiaľ sa neobjavila v literatúre správa o výskyte atypických kvetov pri druhu *Quercus robur* L. a pri introdukovanom druhu *Q. × turneri* WILLD. var. *pseudoturneri* (SCHN.) HENRY, z ktorého rastie v Arborete Mlyňany väčší počet dospelých jedincov.

Bisexuálne kvetenstvo pri oboch druhoch boli roztrúsené medzi unisexuálnymi kvetenstvami. Tvorili ich samčie s obojpohlavnými (♂ + ♀), alebo samičie s obojpohlavnými (♀ + ♂) kvetmi. Zistili sme, že môžu sa zakladať dva typy obojpohlavných kvetov, a to v samičích jahňadách sa vydifferentovali tyčinky a v samičích jahňadách piestiky. Podľa našich pozorovaní, a

aj iných autorov sa javí, že obojpohlavnosť sa viac prejavuje pri kvetoch samičích, ale ich prítomnosť pozorovať i pri samčích. V roku 1981 i 1983 sme zistili pri druhu *Quercus robur* L. len v samičích kvetoch prítomnosť 4—8—10 normálne vyvinutých tyčíniek, ktoré sú umiestnené pod bliznou v oblasti čnelky. Peľnice boli rovnako veľké ako pri samčích kvetoch. Mikroskopické štúdiá cytologických preparátov potvrdili, že peľnice obsahovali normálne vyvinuté pelové zrná.

Na základe metódy sfarbenia acetokarmínom môžeme ich považovať za fertílné, čo svedčí, že tieto kvety javia sa i funkčne monoklínnické. Ich hermafroditickú podstatu potvrdila aj skúška klíčivosti peľu in vitro, získaného z peľnice týchto kvetov. Peľ síce dosahoval nižšiu klíčivosť (30—40 %) v porovnaní s peľom z kvetov samčích — funkčne jedнопohlavných (50—65 %). Po zaschnutí a opade tyčíniek samičie kvety sa ďalej vyvíjali v plod. Obojpohlavné kvety z počtu samičích kvetov predstavovali v roku 1981 15 % a v roku 1983 boli zastúpené na 25 %.

V prípade druhu *Q. × turneri* WILLD. var. *pseudoturneri* (SCHN.) HENRY sme zistili v roku 1981) uprostred niektorých kvetov samčieho kvetenstva vydifferentované piestiky (10—15 %) s dvojramennými až štvoramennými bliznami, okom výrazne viditeľné, ktoré vyčnievali nad úroveň tyčíniek (obr. 4). Pri tomto morfológicky obojpohlavnom type kvetov nemohla byť experimentálne dokázaná ich funkčnosť vzhľadom na predčasný opad samčích súkvetí, pravidelne každoročne pozorovaný pri tomto druhu v podmienkach Arboréta Mlyňany (OSTROLUCKÁ 1984), ktorý je výrazom deštruktívnej materských buniek peľu v predmeiotickej fáze.

Hermafroditné kvety sme zistili v čase normálneho kvitnutia, vo fáze plného kvetu, čo je analogické pozorovaniu SCARAMUZZI (1958), kým TUCKER et al. (1980) zaznamenal ich produkciu v lete v auguste. Podľa jeho pozorovania tomuto neobvyklému javu predchádzalo zmrznutie samčích jahniad v máji. Avšak zistil výskyt hermafroditných kvetov i pri jedinceoch, ktoré kvitli normálne a neboli poškodené mrazom, čo je zhodné s našim pozorovaním. TUCKER (1972) usudzuje, že typické jedнопohlavné kvety, sú výrazom podmienok dosiahnutých v procese evolúcie, ktoré pravdepodobne viedli ku kumulácii mutantných génov, ktoré potlačili v kvetoch iniciáciu tyčíniek, alebo piestikov. Autor poznamenáva, že hermafroditné kvitnutie pri čeladi Fagaceae je atavistickým javom prítomným v genóme, ale potlačeným, ktorý môže byť vyvolaný neobyčajnými podmienkami prostredia. Podmienky odlišné od obvyklých pre daný druh pôsobiace v období iniciácie kvetných primordií a počas ich diferenciácie indukujú produkciu hermafroditných kvetov. Narušenie formovania jedнопohlavných kvetov charakteristických pre duby a indukcia obojpohlavných predstavuje určitú zvláštnosť, a to z toho hľadiska, že iniciácia a diferenciácia samčích a samičích kvetov je spojená s určitými rozdielnosťami. Obdobím zakladania samčích reprodukčných orgánov je polovica leta a začiatok jesene (prevažne august) predchádzajúceho roka (MINIMA 1954, OSTROLUCKÁ 1980) a ich vývin do dozretia je omnoho dlhší (asi 8—9 mesiacov), kým zakladanie a diferenciácia samičích kvetov prebieha v jarných mesiacoch v roku kvitnutia a trvá 2—3 mesiace (MINIMA 1954). Vývin samčích a samičích reprodukčných orgánov sa uskutočňuje v rôznom časovom intervale, za rôznych klimatických podmienok, z čoho možno predpokladať aj differentované nároky na faktory vonkajšieho prostredia pre ich vývin. A preto objavenie opačného typu pohlavia znamená výraznú

odchýlku od normálneho vývinu. Z toho usudzujeme, že zakladanie a vývin tyčínok v samičích súkvetiach bol vyprovokovaný v jarnom období toho istého roku, teda sa skoncentroval do jednej sezóny. Vychádzajúc z predpokladu rozdielnych nárokov na faktory vonkajšieho prostredia počas vývinu, ale i z rozdielnosti fyziologicko-biochemickej podstaty samčích a samičích reprodukčných orgánov možno analogicky uvažovať, že samičie reprodukčné orgány v samčom kvete sa zakladali v predchádzajúcom roku, alebo sa nevyvíjali súčasne v kvetných pupeňoch. Vysvetlenie by mohli podať detailnejšie cytologické štúdiá zakladajúcich sa pupeňov.

Akékoľvek odchýlky od normálnej kvetnej organizácie zrejme odrážajú neobyčajné zmeny vonkajších faktorov v prirodzených podmienkach, z ktorých najdôležitejšími sú teplota, vlhkosť a osvetlenie. Je známe, že práve zmenou týchto faktorov, ako i ďalších (výživa, dĺžka vegetačného dňa, X-lúče a pod.) môže byť normálny sexuálny výraz určitých kvetov experimentálne zmenený (PODDBUNAJA-ARNOLDI 1976, McARTHUR 1977).

Zriedkavý výskyt obojpohlavných kvetov pri duboch, ich nepravidelná produkcia pri tých istých jedinecoch, t.j. opakujúci sa iba v určitých rokoch potvrdzuje, že ich vznik je podmienený len určitými, zriedka vyskytujúcimi sa podmienkami prostredia, ktoré môžu indukovať tieto zmeny, čo si vyžaduje komplexnejšie a hlbšie štúdium ich vzájomných asociácií. Ani doterajšie poznatky neodkrývajú úplne mechanizmus vzniku vývinu a premeny pohlavia pri rastlinách a nedostatočne, ba často kontraverzné sú názory na podmienky, ktoré indukujú zmenu pohlavia, ktorá je známa pri mnohých rastlinách (HESLOP-HARRISON 1959, KORDJUM et GLUŠČENKO 1976 a iní). Podľa mnohých experimentálnych prác je pripisovaná okrem vplyvu rôznych vonkajších faktorov aj produkciu fyziologicky aktívnych látok, ktoré vplyvajú na reprodukčnú sféru a vyvolávajú zmeny vo formovaní pohlavných znakov (NEGI et OLMO 1966, KORDJUM et GLUŠČENKO 1976).

V prípade dubov pozorovaných v Kalifornii Tucker et al. (1980) považuje za vhodnú príležitosť pre tvorbu hermafroditných kvetov oneskorený čas zakladania kvetov, neobvyklý čas kvitnutia — oneskorený po jarných mrazoch, alebo keď jarné kvitnutie úplne chýba a taktiež neobvyklý náhly vývin v lete, ktorý môže nastať vplyvom nepriaznivých klimatických podmienok, ktoré presahujú normál. Podarilo sa aj experimentálne vyvolať tvorbu obojpohlavných kvetov pri duboch, a to umelým ochladením aplikovaným pred založením samčích kvetov (MINIMA 1954). Podobne KOZMIN (1982) potvrdil pri rode *Betula*, že obojpohlavné jahňady často možno stretnúť v extrémnych podmienkach, ako i pri introdukcii. Prípadový výskyt pri introdukcii jsme zaevidovali pri *Q. × turneri* WILLD. var. *pseudoturneri* (SCHN.) HENRY. Druh *Q. robur* L. je príkladom ilustrujúcim možnosť atypického kvitnutia i pri našich domácich druhoch. Potvrdilo sa, že typické jednopohlavné kvety dubov majú schopnosť vyvinúť sa v obojpohlavné, prípadne plniť funkciu druhého pohlavia.

SÚHRN

Narušenie diferenciacie jednopohlavných kvetov typických pre duby a indukcia vzniku obojpohlavných kvetov predstavuje určitú zvláštnosť. Prípady atypického kvitnutia s výskytom hermafroditných kvetov sme zaznamenali pri druhu *Quercus robur* L. a pri introdukovanom druhu *Q. × turneri* WILLD. var. *pseudoturneri* (SCHN.) HENRY. Vydiferencovali sa dva typy hermafroditných kvetov — v samičích kvetoch tyčinky a v samčích piestiky. Hermafroditné kvety zalo-

žené v samičích jahňadách se javili nielen morfoloigicky, ale i funkčne monoklinické. Peľ z týchto kvetov bol životaschopný. Výskyt hermafroditných kvetov pozorovaný zriedka pri duboch môžeme považovať za prejav atavizmu podmienený určitými neobvyklými podmienkami prostredia.

SUMMARY

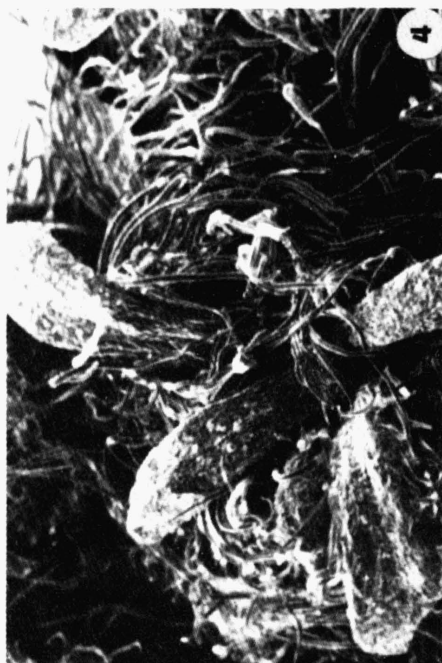
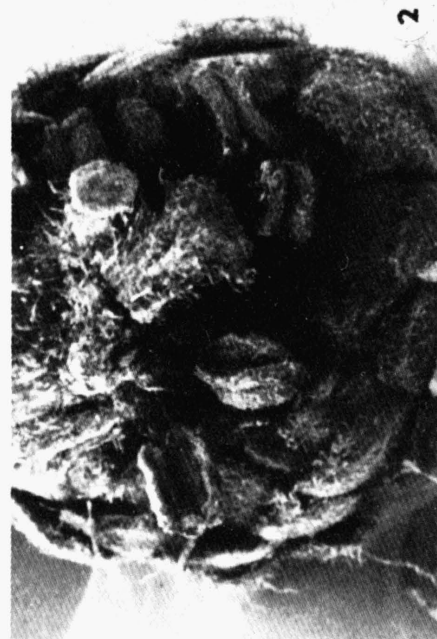
Disturbances in the differentiation of monosexual flowers typical for oaks and the induction of rise of bisexual flowers stands for a certain peculiarity. Cases of atypical blooming with the occurrence of hermaphrodite flowers have been noted in *Quercus robur* L. and in the introduced species *Q. × turneri* WILLD. var. *pseudoturneri* (SCHN.) HENRY. Two types of hermaphrodite flowers have been differentiated — stamens in female catkins and pistils in male catkins. Hermaphrodite flowers founded in female catkins appeared not only morphologically but also functionally monoecious. Pollen of these flowers was viable. The occurrence of hermaphrodite flowers observed seldom in oaks can be considered as manifestation of atavism undrlaid by some unusual environmental conditions.

LITERATÚRA

- ARENA M. et GRAMUGLLO G. (1972): Atypical flowering in *Q. pubescens*. — Atti Soc. Pelor. Sci. Fis. Mat. Natur., Roma, 18 : 91—96.
- HESLOP-HARRISON J. (1959): Growth substances and flower morphogenesis. — J. Linn. Soc. London, Bot., 56 : 269—281.
- CHIRA E. (1971): Metódy cytogenetiky v šľachtení lesných drevín. — Bratislava.
- CHMELÁŘ J. (1960): Pozoruhodný príklad pohlavní mnohotvárnosti u vrby slezské (*Salix silesiaca* Willd.). — Zpr. DS ČSBS, Praha, 4 : 35—37.
- KORDJUM E. L. et GLUŠČENKO G. J. (1976): Citoembriologičeskije aspekty problemy pola u pokrytosemennych rastenij. — Kiev.
- KOZMIN A. V. (1982): Obojepolye cvetenija u *Betula pendula* (Betulaceae) v jestvennych usloviach. — Bot. Ž., Moskva, 67 : 1248—1256.
- MALJUTINA E. T. et MALJUTIN K. G. (1972): O poligamnosti i morfoložičeskoj prirode častej cvetka u nekotorych vidov *Salix*. — Bot. Ž., Moskva, 57 : 623—631.
- MALJUTINA E. T. (1973): O germafroditizme u iv sekoii *Vetrix*. — Les. Ž., Archangelsk, 1 : 170—178.
- MCARTHUR E. D. (1977): Environmentally induced changes of sex expression in *Atriplex canescens*. — Heredity, Edinburgh, 38 : 97—103.
- MININA E. G. (1954): Biologičeskije osnovy cvetenija i plodonošeniya duba. — Trudy Inst. Lesa AN SSSR, Moskva, 17 : 5—97.
- NEGI S. S. et OLMO H. P. (1966): Sex conversion in a male *Vitis vinifera* L. by a kinin. — Science, Washington, 152 : 1624—1625.
- NĚMEC B. et al. (1962): Botanická mikrotechnika. — Praha.
- OSTROLUCKÁ M. G. (1980): Štúdium biológie peľu vybraných druhov rodu *Quercus*. — Ms. [Záverenná výskumná správa; depon. in: Knížnica Arborétum Mlyňany-Ústav dendrobiológie eBEV SAV.]
- (1984): Osobitost vývinu samčích reprodukčných orgánov duba Turnerovho v Arboréte Mlyňany. — Biológia, Bratislava, 39 : 525—530.
- PODDUBNAJA-ARNOLDI V. A. (1976): Citoembriologija pokrytosemennych rastenij. — Moskva.
- SCARAMUZZI F. (1958): Osservazioni su anomalie dei fiori in *Quercus coccifera* L.. — Nuovo Giorn. Bot. Ital., Roma, 45 : 380—388.
- SVOBODOVÁ D. (1977): Morfoložická proměnlivost a květní ekologie rodu *Acer* L.. — Praha.
- TAGHTADŽJAN A. L. (1970): Proischoždenije i rasselenije cvetkovych rastenij L.. — Moskva.
- TOIŠTOPIATENKO A. I. (1974): Obepolye sovetija vidov *Betula*. — Bot. Ž., Moskva, 59 : 1834—1844
- TUCKER J. M. (1972): Hermafroditic flowers in Californian oaks. — Madroño, Berkeley, 21 : 482—486.
- TUCKER J. M., NEILSON R. P., WULLSTEIN L. H. (1980): Hermafroditic flowering in Gambel oak. — Amer. J. Bot., Baltimore, 67 : 1265—1267.

Došlo 11. novembra 1986

Vid Tab. XI v Prílohe



Obr. 1. — Prierez peľnice v samičom kvete duba letného (*Quercus robur* L.) morfológicky s normálne sformovanými peľovými zrnami. — Obr. 2. — Hermafroditný kvet pri dube letnom vy-diferencovaný v samičej jahňade. Tyčinky sú umiestnené pod ramenami blizny. — Obr. 3. Detail zrelej, prasknutej peľnice v samičom kvete duba letného vo fáze uvoľňovania peľových zfn. — Obr. 4. — Pohľad na bliznu piestika vy-diferencovanom v samčej jahňade pri dube Turn-erovom (*Q. × turneri* WILLD. var. *pseudoturneri*).