

PAWEŁ MIRSKI

*Instytut Biologii
Uniwersytet w Białymstoku
Świerkowa 20B, 15-950 Białystok
E-mail: p.mirski@uwb.edu.pl*

EKOLOGICZNE I EWOLUCYJNE UWARUNKOWANIA I KONSEKWENCJE SUBDIOECJI U ROŚLIN OKRYTONASIENNYCH

WSTĘP

Subdioecja jest zjawiskiem polegającym na występowaniu w populacji osobników męskich, żeńskich i obupłciowych (DELLAPORTA i CALDERON-URREA 1993, HARDER i BARRET 2006). W znaczeniu tym może być również nazywana trioecją (DELLAPORTA i CALDERON-URREA 1993), poligamiodioecją, prawie dwupiennością (ang. near dioecy) oraz „dziurawą” dwupiennością (ang. leaky dioecy) (DELPH i WOLF 2005). Termin „subdioecja” bywa synonimizowany z pojęciem „poligamia”, choć należałoby to drugie pojęcie traktować szerzej, jako system seksualny, w którym w populacji funkcjonują struktury

męskie, żeńskie i obupłciowe (DARWIN 1877, DELLAPORTA i CALDERON-URREA 1993). Definicja ta może być rozpatrywana zarówno na poziomie osobnika, jak i populacji. Na poziomie osobnika oznacza najczęściej występowanie kwiatów męskich, żeńskich i obupłciowym na jednym osobniku, co w literaturze jest też nazywane trimonoecją (DELLAPORTA i CALDERON-URREA 1993). W szerokim znaczeniu, nie zalecanym przez niektórych autorów, termin poligamia jest czasem używany również w przypadku populacji składającej się tylko z dwóch postaci płciowości i obejmuje takie systemy seksualne jak: andromonoecja, gynomonoecja, androdioecja i gynodioecja (SAKAI i WELLER 1999).

Tabela 1. Przyjęte definicje systemów rozrodczych użytych w tekście.

System rozrodczy	Definicja
Subdioecja, syn. Trioecja	System rozrodczy obejmujący populacje roślin, składającą się z osobników męskich, żeńskich i obupłciowych.
Poligamia, syn. Trimonoecja	Zjawisko wytwarzania męskich, żeńskich i obupłciowych kwiatów na jednym osobniku
Androdioecja	System rozrodczy, obejmujący populacje roślin, w których część osobników posiada wyłącznie kwiaty męskie, a reszta posiada kwiaty obupłciowe.
Gynodioecja	System rozrodczy, obejmujący populacje roślin, w których część osobników posiada wyłącznie kwiaty żeńskie, a reszta kwiaty obupłciowe.
Andromonoecja	Zjawisko posiadania cech męskich i obupłciowych na jednym osobniku
Gynomonoecja	Zjawisko posiadania cech żeńskich i obupłciowych na jednym osobniku

Znaczenie terminów, związanych z omawianymi systemami seksualnymi zostało objaśnione w Tabeli 1.

Subdioecja występuje najczęściej u wrzosowców Ericales, goździkowców Caryophyllales, mydleńcowców Sapindales, sekerowców Apiales, arekowców Arecales, bobowców Fabales, malpigiowców Malpighiales oraz jasnotowców Lamiales (RENNER i RICKLEFS 1995). W żadnym z tych rzędów subdioecja nie stanowi jednak dominującego systemu seksualnego.

Poligamia jest zjawiskiem spotykanym u ok. 3,6 % gatunków

roślin (YAMPOLSKY i YAMPOLSKY 1922 za MORAND-PRIEUR i współaut. 2003) i stosunkowo rzadko stanowi przedmiot zainteresowania badaczy. Najczęściej problem ten był podejmowany w kontekście ewolucji systemów seksualnych roślin. Autorzy zajmujący się tym zagadnieniem podają szerszą definicję subdioecji, jako systemu pośredniego między gynodioecją i dwupiennością. W populacjach o takiej strukturze płci osobniki żeńskie stanowią ok. 50% populacji, a resztę stanowią osobniki hermafrodytyczne, produkujące głównie pyłek, a sporadycznie nasiona (BAILEY i DELPH 2007). Podobną definicję subdioecji proponują DELPH i WOLF (2005),

używając terminu subdioecja do określenia populacji, w których przynajmniej część osobników produkujących pyłek produkuje również nasiona, podczas gdy osobniki żeńskie nigdy nie produkują pyłku.

Zjawisko poligamii, choć bardzo interesujące, nie było do tej pory przedmiotem kompleksowych badań. Istnieje natomiast szereg prac z dziedziny ekologii i ewolucji, które ten problem uwzględniają, jednak w ograniczonym zakresie. W poniższym artykule postaram się podsumować aktualną wiedzę na temat tego zjawiska, a w szczególności jego pochodzenia i konsekwencji ekologicznych.

EWOLUCJA SYTEMÓW ROZRODCZYCH A SUBDIOECJA

Poligamiczny system seksualny jest uważany za stadium bliskie dwupienności (DELPH i WOLF 2005). Uważa się, iż system ten ma szansę wyewoluować w sytuacji, gdy przez dłuższy okres w populacji pojawią się osobniki żeńskie. Wówczas osobniki hermafrodytyczne maksymalizują swoje dostosowanie poprzez alokację zasobów w kierunku produkcji pyłku (CHARLESWORTH i CHARLESWORTH 1978). Frekwencja osobników żeńskich w populacji roślin kształtuje się w tej sytuacji na poziomie 50% (LLOYD 1976), resztę stanowią osobniki hermafrodytyczne. W dłuższym okresie osobniki całkowicie męskie osiągają lepsze dostosowanie, co powoduje stopniowe wypieranie hermafrodytów z populacji i wzrost udziału osobników męskich (SCHULTZ 1994). Zanim jednak dojdzie do wycofania się osobników hermafrodytycznych i pojawienia się dwupienności, trwa (najczęściej przejściowy) stan współistnienia tych trzech płci w populacji.

Najpełniejszą analizę ewolucji subdioecji przeprowadził Ross (1982), który szczegółowo opisał potencjalne scenariusze ewolucji tego zjawiska (Ryc. 1). Według tego autora istnieje przynajmniej pięć różnych ścieżek ewolucji subdioecji. Pierwsza z nich wiedzie od hermafrodytyzmu przez gynodioecję do subdioecji. Osobniki żeńskie pochodzą od hermafrodytów, których męskie organy utraciły swoje funkcje. Pozostałe osobniki hermafrodytyczne stopniowo produkują coraz mniej żywotnych nasion, przejmując jednocześnie całkowicie lub częściowo funkcję osobników męskich.

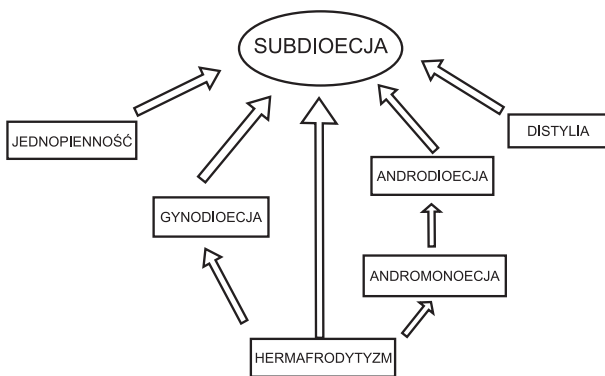
Druga ścieżka prowadzi bezpośrednio od jednopienności do subdioecji. Osobniki

męskie wyodrębniają się z osobników jednopiennych poprzez stopniowe zmniejszanie proporcji kwiatów żeńskich. Analogicznie wyodrębniają się osobniki żeńskie w populacji pierwotnie jednopiennej.

Trzecia ścieżka rozwoju subdioecji wywodzi się bezpośrednio od roślin, u których zjawisko heterostylii doprowadziło do powstania dwóch różnych form kwiatów: długoszyjkowych oraz krótkoszyjkowych (tzw. distylia). Osobniki o kwiatach długoszyjkowych pełnią funkcje żeńskie, natomiast osobniki o kwiatach krótkoszyjkowych przejmują funkcje osobników męskich. Ponadto, część osobników w populacji pozostaje hermafrodytyczna.

Czwarta możliwość prowadzi do subdioecji poprzez androdioecję i andromonoecję, wywodząc się również z linii osobników hermafrodytycznych. W populacjach roślin wpisujących się w ten scenariusz ewolucji subdioecji znajdują się osobniki męskie oraz hermafrodytyczne, które w dużej części produkują nieplodny pyłek, realizując w większości żeńskie funkcje reprodukcyjne.

Piąta koncepcja ewolucji subdioecji zaproponowana przez Ross'a wywodzi się bezpośrednio z hermafrodytyzmu, bez stadiów pośrednich. Prawdopodobny mechanizm ewolucyjny, prowadzący do powstania hermafrodytów, zakłada połączenie recesywnych genów odpowiedzialnych za częściową sterylność kwiatów męskich z dominującymi genami odpowiedzialnymi za częściową sterylność kwiatów żeńskich. Genetyczny model tego mechanizmu opisuje szczegółowo Ross (1982). Oparty jest on na założeniu, że recesywny gen *a* odpowiada za wytwarzanie



Ryc. 1. Prawdopodobne scenariusze ewolucji subdioecji według Ross'a (1982).

dużej ilości zalążków, kosztem zmniejszenia ilości produkowanego pyłku, a gen dominujący *B* redukuje wytwarzanie zalążków. W populacji składającej się z osobników swobodnie krzyżujących się istnieje wówczas 9 możliwych genotypów: cztery z nich warunkują częściową sterylność funkcji żeńskich, jeden częściową sterylność funkcji męskich, dwa częściową sterylność obydwu płci oraz dwa prawidłowe funkcjonowanie zarówno męskich, jak i żeńskich funkcji. Udział osobników produkujących wyłącznie męskie, żeńskie, bądź obupłciowe kwiaty zależy od częstości występowania poszczególnych genotypów, możliwości krzyżowania i fitness osiąganego przez osobniki poszczególnych płci.

LABILNOŚĆ PŁCI I JEJ DETERMINACJA

Poligamiczny system seksualny może pojawiać się w populacjach gatunków roślin z dominującą dwupiennością. Przykładem może być wierzba czarniawa *Salix myrsinifolia*, która na obszarze pierwotnego zasięgu geograficznego jest regularnie dwupienna, ale w Polsce Północno-Wschodniej, gdzie osiąga kres swojego ciągłego zasięgu, praktycznie wszystkie populacje charakteryzują się poligamicznym systemem seksualnym (FALIŃSKI 1998). Podobnie szczyr roczny *Mercurialis annua* na znacznej części swojego zasięgu geograficznego w Europie charakteryzuje się dwupiennością, ale na wybrzeżach Półwyspu Iberyjskiego stwierdzono populacje charakteryzujące się jednopiennością i androdioecją (PANNELL i współaut. 2008). Kolejny przykład może stanowić klon jesionolistny *Acer negundo*, który na obszarze swojego pierwotnego zasięgu w Ameryce

Jest co najmniej kilka czynników, głównie środowiskowych, wpływających na opisane powyżej zmiany w systemach seksualnych. Najczęściej dyskutowany jest wpływ czynników stresowych, np. suszy u *Wurmbea dioica*. Populacje tego australijskiego gatunku mogą cechować się jednopiennością albo gynodioecją. Na siedliskach suchych wszystkie populacje charakteryzują się gynodioecją, co pośrednio dowodzi wpływu tego czynnika, lecz dokładny mechanizm jego działania nie został udowodniony (CASE i BARRET 2004).

Niekorzystne warunki siedliskowe wpływają ponadto na alokację zasobów w płć męską i żeńską u hermafrodytów. Koszty produkcji nasion są większe niż pyłku, co skutkuje zredukowaniem funkcji żeńskich u osobników obupłciowych w niekorzystnych warunkach środowiska i może w konsekwencji prowadzić do wyewoluowania płci męskiej (ASHMAN 2006).

Istotny wpływ na ewolucję systemów seksualnych może mieć również roślinność, która zazwyczaj silniej dotyka osobników i struktur męskich w populacji, przez co faworyzowany jest wyższy udział osobników żeńskich w warunkach silnej presji roślinożerców. W konsekwencji roślinożerność może prowadzić do ewolucji gynodioecji z hermafrodytyzmu, co szczegółowo opisuje ASHMAN (2002).

Północnej jest gatunkiem dwupiennym, ale populacje na nowo skolonizowanych siedliskach w Polsce Północno-Wschodniej są w większości poligamiczne (MĘDRZYCKI i współaut. 2006).

Przyczyny występowania poligamii lub „powrotu” tego zjawiska mogą być różne. Najczęściej wspomina się o dwóch typach uwarunkowań: genetycznych i środowiskowych.

Indukcja hermafrodytyzmu poprzez warunki środowiska najczęściej wiązana jest z tzw. „labilnością” płci w czasie ontogenezy. Już w latach 20. XX w. badacze zajmujący się problematyką poligamii stwierdzili labilność płci osobników gatunków dwupiennych i poligamicznych. FREEMAN i współaut. (1980) sporządzili wykaz ponad 50 gatunków roślin dwupiennych z 25 rodzin, których osobniki zmieniały płć. Wskazali oni również wiele

czynników, które mogą wpływać na obserwowaną u tych gatunków zmianę płci. Są to m.in.: niskie temperatury, przesuszenie gleby, intensywność światła, długość fotoperiodu, szereg biogenów i fitohormonów oraz pasożyty. Za jedną z najważniejszych przyczyn zmiany płci uważa się również czynniki stresowe, takie jak defoliacja i przycinanie pędów (FREEMAN i współaut. 1980). Podobne czynniki odpowiadają też za intensywność zjawiska hermafrodytyzmu, np. w przypadku krzewu *Isomeris arborea* osobniki zgryzane przez foliofagiczne chrząszcze produkują więcej kwiatów hermafrodytycznych niż męskich (KRUPNICK i WEIS 1997).

Labilność płci częściej przypisywana jest osobnikom męskim, określanym jako owocujące osobniki męskie (ang. fruiting males), jako że produkują one zarówno pyłek, jak i w pełni płodne kwiaty z zalążkami. Pochodzenie osobników hermafrodytycznych wyłącznie od osobników męskich odnotowano np. u *Wurmbea dioica* (BARRETT i współaut. 1999). W trakcie dwuletnich obserwacji znakowanych osobników wykazano zmianę płci w kierunku hermafrodytyzmu u 15% osobników. Wśród roślin o płci labilnej nie było jednak żadnych osobników żeńskich u tego gatunku. Również EHLERS i BATAILLON (2007) zauważyli, że większość przypadków poligamii objawia się labilnością płci osobników męskich, co prawdopodobnie wynika z częstej ewolucji tego systemu seksualnego po-

przez gynodioecję. U *Salix myrsinifolia* w ciągu kilku lat obserwacji znakowanych indywidualnie osobników wykazano, że ok. 5% osobników, zarówno męskich jak i żeńskich, zmieniło swoją płć stając się obupłciowymi (FALIŃSKI 1998, Mirski niepubl.).

Genetyczne uwarunkowania poligamii nie zostały dostatecznie poznane. Tylko nieliczne gatunki posiadają morfologicznie wyróżnione chromosomy płci. Do tej pory uważano jednak, iż płć u pozostałych gatunków roślin dwupiennych może być determinowana przez geny znajdujące się na różnych chromosomach (WASILEWSKI i ZARZYCKI 1986), co zostało stosunkowo niedawno udowodnione w przypadku niektórych gatunków krzewów (SEMERIKOV i współaut. 2003). Podobnie w przypadku poligamii może istnieć kilka możliwości genetycznego uwarunkowania tego zjawiska. W przypadku wierzby czynnikiem wywołującym hermafrodytyzm może być np. hybrydyzacja z innymi spokrewnionymi gatunkami (MOSSELER i ZSUFFA 1989). Również u wspomnianego wcześniej szczyra rocznego hybrydyzacji przypisuje się ważną rolę w zróżnicowaniu struktury płci w populacjach. Hybrydyzacja u tego gatunku prowadzi do występowania trzech różnych systemów seksualnych w europejskiej części zasięgu geograficznego, różniących się stopniem ploidyzacji. Osobniki hermafrodytyczne są w tym wypadku heksaploidalne (PANNELL i współaut. 2008).

EKOLOGICZNE KONSEKWENCJE POLIGAMII

Niezwykle ciekawą cechą poligamii jest obecność osobników hermafrodytycznych w przypadku gatunków, które „osiągnęły” już etap dwupienności lub są bliskie wykształcenia tego systemu seksualnego. Przytoczone powyżej przykłady gatunków, które „powróciły” do poligamii świadczą o tym, że hermafrodytyzm, w pewnych okolicznościach, może być skuteczną strategią. Model takiej sytuacji stworzyli CHARNOV i współaut. (1976). Wynika z niego, że w warunkach określonej struktury płciowej populacji, alokacja zasobów zarówno w męskie i żeńskie gamety przez hermafrodytę zapewnia mu większą liczbę wydanego potomstwa w porównaniu do osobników całkowicie męskich lub żeńskich. Przypadki takie są jednak stosunkowo rzadkie. Twórcy tego modelu podkreślają ponadto, że jeśli hermafrodytyzm występuje u gatunków samozgodnych, to może stanowić

adaptację do sytuacji, w której prawdopodobieństwo zapylenia krzyżowego jest niskie. Sytuacja taka ma miejsce najczęściej u roślin inwazyjnych i ekspansywnych, w trakcie kolonizacji nowych obszarów. Przykładem takich roślin we florze krajowej mogą być wcześniej wspomniane: wierzba czarniawa i klon jesionolistny.

Możliwość zmiany płci, bądź też plastyczność alokacji zasobów w dowolną płć, są cechami wyjątkowo korzystnymi, zwłaszcza na poziomie metapopulacji. Okazuje się, że osobniki hermafrodytyczne mogą stosunkowo szybko reagować w przypadku nierównej struktury płciowej, zwiększając alokację zasobów w gamety płci, będącej akurat w deficycie w danej populacji. Taki mechanizm zaobserwowano na drodze eksperymentalnej u *Mercurialis annua*, który charakteryzuje się androdioecją (DORKEN i PANNELL 2009).

Część osobników hermafrodytycznych była hodowana w laboratorium w obecności osobników męskich, natomiast druga część osobników była hodowana w tych samych warunkach, lecz wszystkie osobniki męskie były usuwane. Już po 3 pokoleniach osobniki hermafrodytyczne, hodowane w populacjach pozbawionych osobników męskich, wykazywały istotnie wyższy wysiłek reprodukcyjny włożony w produkcję gamet męskich. Oznacza to, że osobniki hermafrodytyczne mogą w krótkim czasie zwiększyć „fitness” poprzez pożądaną, w określonych warunkach, alokację zasobów, co nie byłoby możliwe w przypadku gatunków dwupiennych. Ponadto, osobniki hermafrodytyczne mogą inaczej alokować zasoby we wzrost i reprodukcję niż osobniki regularnie jednopłciowe. Uważa się, iż jednym z warunków do zaistnienia subdioecji jest właśnie zróżnicowanie wielkości osobników w populacji. Istnieją nawet modele optymalnej alokacji zasobów w organy reprodukcji, z których wynika, iż dostosowanie osobników męskich rośnie wraz z wielkością osobnika tylko do pewnego momentu, po którym większe dostosowanie można uzyskać wytwarzając kwiaty obu płci (ZHANG 2006). Potwierdzają to pośrednio obserwacje prowadzone na gatunkach subdioecyjnych w warunkach naturalnych. FALIŃSKI (1998) zauważył, iż osobniki hermafrodytyczne wierzby czarniawej charakteryzują się większymi rozmiarami i intensywniejszym kwitnieniem niż osobniki męskie lub żeńskie. Również w badaniach nad australijską rośliną zielną *Wurmbea dioica* wykazano, iż zazwyczaj tylko największe osobniki były hermafrodytami (BARRETT i współaut. 1999). W dodatku osobniki hermafrodytyczne tego gatunku wytwarzały więcej kwiatów niż osobniki męskie i żeńskie. Autorzy sugerują, iż już na etapie zawiązywania się kwiatów o tym czy dany osobnik jest w stanie zainwestować zarówno w męskie, jak i żeńskie gamety decyduje ilość zasobów zgromadzonych w bulwie.

Przewaga hermafrodytów objawia się nie tylko większymi rozmiarami osobników, ale też często większymi rozmiarami jego kwiatów lub kwiatostanów, dzięki czemu są one częściej odwiedzane przez zapylaczy, co potwierdzono w trakcie obserwacji *Wurmbea dioica* (RAMSEY i VAUGHTON 2001). Jednak mimo większej liczby kwiatów żeńskich u *Wurmbea dioica* na osobnikach hermafrodytycznych, liczba zawiązanych owoców oraz liczba nasion w owocach okazały się wyższe

u osobników żeńskich (BARRETT i współaut. 1999). Podobne wyniki obserwowano u innych gatunków o poligamicznym systemie seksualnym – *Hebe subalpina*, *Schieda globosa*, *Astilbe biternata* (EHLERS i BATAILLON 2007). Osobniki żeńskie tych gatunków produkują zazwyczaj 3-5 razy więcej nasion niż osobniki obupłciowe. Również produkcja pyłku przez osobniki hermafrodytyczne jest niższa niż u osobników męskich. EHLERS i BATAILLON (2007) podają, że osobniki męskie produkują co najmniej tyle samo lub nawet dwa razy więcej pyłku niż osobniki hermafrodytyczne. Nie zawsze więc sumaryczny potencjał reprodukcyjny hermafrodytów jest wyższy niż osobników *stricte* męskich lub żeńskich. Kolejną sytuacją, w której hermafrodytyzm wśród osobników dwupiennych może być opłacalny jest niedobór zapylaczy. Wśród rodzin, w których spotykana jest subdioecja, aż u 79% dominuje zoogeniczny sposób zapylania. Ponadto, u większości tych gatunków potwierdzono samozgodność (EHLERS i BATAILLON 2007). Dwa teoretyczne modele ewolucji dwupienności stworzone przez wyżej wymienionych autorów uwzględniają występowanie genów odpowiedzialnych za labilność płci osobników męskich oraz sytuacje niedoboru pyłku w ewolucji systemów seksualnych. W obydwu przypadkach stwierdzono, iż sytuacja niedoboru pyłku umożliwia dominację w populacji osobników obupłciowych ze względu na wyrównanie dostosowania osiąganego przez osobniki żeńskie i hermafrodytyczne w tych warunkach. Rozpowszechnieniu osobników obupłciowych w populacji towarzyszy spadek udziału osobników męskich, a w konsekwencji dalsze ograniczenie możliwości zapylenia osobników żeńskich. Autorzy modelu przewidują jednak, że efekt ten jest wyraźny tylko w warunkach niskiego lub średniego zagęszczenia populacji. Przy wyższych zagęszczeniach populacji pyłek produkowany przez osobniki hermafrodytyczne może kompensować niedobór pyłku w populacji. Podobne obserwacje poczynił OLSON (2001), który badał poligamiczny gatunek *Astilbe biternata*. Stwierdził on, iż udział zawiązanych owoców maleje wraz z odległością od najbliższego źródła pyłku. W naturze jednak zagęszczenie populacji tego gatunku było na tyle duże, iż niedobór pyłku obserwowany był jedynie na skraju populacji i w populacjach małych, odizolowanych od źródła kolonizacji.

W populacjach, które osiągnęły stan równowagi dynamicznej w stabilnych warun-

kach środowiska dochodzi do ukonstytuowania się wyrównanej struktury płciowej, prowadzącej zazwyczaj do zmniejszenia przewagi konkurencyjnej hermafrodytów. Oznacza to, iż w stabilnych warunkach środowiska i w sytuacji powszechnej dostępności partnerów płci przeciwnej oraz zapylaczy przewaga osobników jednopłciowych jest uzyskiwana dzięki optymalnej alokacji zasobów w reprodukcję oraz dzięki korzyściom wynikającym z zapłodnienia krzyżowego. Możliwe jest jednak dłuższe utrzymywanie się poligamii, np. w populacjach roślin klonalnych. W przypadku *Sagittaria latifolia* testowano genetyczny model utrzymywania się subdioecji, który wykazał wyraźną korelację długości utrzymywania się poligamii w populacji tego gatunku z intensywnością rozmnażania klonal-

nego, które opóźnia czas przejścia do stanu równowagi (BARRETT i współaut. 2010).

Subdioecja jest zjawiskiem niedostatecznie poznany. Szczególnie brakuje wiedzy na temat genetycznych przyczyn tego zjawiska. Nie wiadomo czy jest ono warunkowane przez odpowiednie geny – tak samo jak płęć męska lub żeńska innych roślin dwupiennych. Skąpe są także informacje dokumentujące zależność między czynnikami środowiska, a występowaniem lub intensywnością tego zjawiska. Ponadto jako, że subdioecja może stanowić cechę adaptatywną, charakterystyczną dla ekspansywnych gatunków roślin, warto przyrzeć się bliżej temu zjawisku w kontekście coraz liczniejszych inwazji roślin.

EKOLOGICZNE I EWOLUCYJNE UWARUNKOWANIA I KONSEKWENCJE SUBDIOECJI U ROŚLIN OKRYTONASIENNYCH

Streszczenie

Subdioecja to system seksualny, w którym populacja składa się z osobników męskich, żeńskich i hermafrodytycznych lub jednopiennych. Uważa się, iż subdioecja jest zjawiskiem bliskim dwupienności. System ten mógł wyewoluować poprzez pięć różnych ścieżek ewolucyjnych, poczynając od hermafrodytyzmu przez gynodioecję, androdioecję, monoecję i distylię. Ponadto gatunki, które osiągnęły już ewolucyjne stadium dwupienności mogą zmienić system seksualny na poligamię. Zmiany te mogą być powodowane warunkami środowiska, bądź czynnikami genetycznymi. Zjawisko to nazywane „labilnością płci” stwierdzone jest również u gatunków roślin, u których występują chromosomy płciowe. Płęć roślin może być jednak determinowana również przez czynniki takie jak temperatura, dostępność biogenów, fotoperiod, hormony roślinne i pasożyty. Takie przypadki zmiany systemów seksualnych w kierunku

subdioecji zostały odnotowane ostatnio we florze krajowej np. u wierzby czarniawej *Salix myrsinifolia* i klonu jesionolistnego *Acer negundo*.

Poza czynnikami środowiskowymi niewątpliwie na zmianę płci u roślin mogą wpływać czynniki genetyczne takie jak hybrydyzacja i poliploidyzacja, co zostało udowodnione odpowiednio u wierzb i szczyra rocznego *Mercurialis annua*. Przypuszcza się, iż zjawisko subdioecji może być korzystne dla roślin w fazie kolonizacji, w warunkach metapopulacji oraz w innych sytuacjach związanych z niedoborem pyłku. Osobniki hermafrodytyczne osiągają wyższe dostosowanie w sytuacji niedoboru osobników płci przeciwnej, zazwyczaj w warunkach niskiego zagęszczenia populacji. Hermafrodytyzm staje się mniej konkurencyjny w miarę stabilizacji populacji i wówczas zjawisko subdioecji może nie być podtrzymywane.

ECOLOGICAL AND EVOLUTIONARY MECHANISMS AND CONSEQUENCES OF SUBDIOECY IN ANGIOSPERMS

Summary

Subdioecy (a form of polygamy) is a sexual system defined as population consisted of males, females and hermaphrodite or monoecious individuals. This phenomenon is thought to be a nearly final stage of dioecy. Five different evolutionary pathways that can lead to subdioecy have been considered, starting from hermaphroditism, gynodioecy, androdioecy, monoecy or distyly. Moreover the species that are already dioecious can also change to polygamy: due to environmental conditions and genetic factors. The phenomenon called “sex lability” is known to be working within plant species, which are known to have sex chromosomes. In those species

sex is determined by the variety of factors : temperature, biophile elements, photoperiod, fitohormones and parasites. Such sex change towards hermaphroditism have been reported recently in Polish flora in Dark-leaved Willow *Salix myrsinifolia* and Boxelder Maple *Acer negundo*. Sex change in plants, on the other hand, can be also caused via hybridization and polyploidization in example: genus *Salix* and *Mercurialis annua* respectively. It is hypothesized that polygamy can be advantageous in plants during colonization phase, in metapopulation dynamics and other situations mostly connected to pollen shortage. High fitness of hermaphrodites can be obtained, when

partners of opposite sex are lacking, mostly in cases of low population density. After population becomes

stable, hermaphrodites lose their advantage and polygamy may be no longer supported.

LITERATURA

- ASHMAN T. L., 2002. *The role of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism*. Ecology 83, 1175-1184.
- ASHMAN T. L., 2006. *The evolution of separate sexes: a focus on the ecological context*. [W:] *Ecology and evolution of flowers*. HARDER L. D., BARRETT C. H. (red.). New York, Oxford University Press, 204-222.
- BAILEY M. F., DELPH L. F., 2007. *A field guide to models of sex-ratio evolution in gynodioecious species*. Oikos 116, 1609-1617.
- BARRET S. C. H., CASE A. L., PETERS G. B., 1999. *Gender modification and resource allocation in subdioecious *Wurmbea dioica* (Colchicaceae)*. J. Ecol. 87, 123-137.
- BARRET S. C. H., YAKIMOWSKI S. B., FIELD D. L., PICKUP M., 2010. *Ecological genetics of sex ratios in plant populations*. Phil. Trans. R. Soc. B 365, 2549-2557.
- CASE A. L., BARRETT S. C. H., 2004. *Environmental stress and the evolution of dioecy: *Wurmbea dioica* (Colchicaceae) in Western Australia*. Evol. Eco. 18, 145-164.
- CHARLESWORTH B., CHARLESWORTH D., 1978. *A model for the evolution of dioecy and gynodioecy*. Am. Nat. 112, 975-997.
- CHARNOV E. L., MAYNARD SMITH J., BULL J. J., 1976. *Why be an hermaphrodite?* Nature 263, 125-126.
- DARWIN C. R., 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, London.
- DELLAPORTA S. L., CALDERON-URREA A., 1993. *Sex determination in flowering plants*. Plant Cell 5, 1241-1251.
- DELPH L. F., WOLF D. E., 2005. *Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems*. New Phytol. 166, 119-128.
- DORKEN M. E., PANNEL J. R., 2009. *Hermaphrodite sex allocation evolves when mating opportunities change*. Current Biol. 19, 514-517.
- EHLERS B. K., BATAILLON T., 2007. *'Inconstant males' and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants*. New Phytol. 174, 194-211.
- FALIŃSKI J. B., 1998. *Androgyny of individuals and polygamy in the populations of *Salix myrsinifolia* Salisb. in the south-western part of its geographical range (NE-Poland)*. Pers. Plant Eco. Evo. Sys. 1/2, 238-266.
- FREEMAN D. C., HARPER K. T., CHARNOV E. L., 1980. *Sex change in plants: old and new observations and new hypotheses*. Oecologia 47, 222-232.
- HARDER L. D., BARRETT C. H., 2006. *Ecology and evolution of flowers*. New York, Oxford University Press.
- KRUPNICK G. A., WEIS A. E., 1997. *Floral herbivore effect on the sex expression of an andromonoecious plant, *Isomeris arborea* (Capparaceae)*. Plant Eco. 134, 151-162.
- LLOYD D. G., 1976. *The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms*. Theor. Pop. Biol. 9, 299-316.
- MĘDRZYCKI P., KOŁASZEWSKA B., BROWIŃSKI P., 2006. *Subdioecy in invasive populations of *Acer negundo* (Aceraceae) in eastern Poland*. Pol. Bot. Stud. 22, 355-364.
- MOSSELER A., ZSUFFA L., 1989. *Sex expression and sex ratios in intra- and inter-specific hybrid families of *Salix L.* Silvae Gen. 38, 12-17*.
- MORAND-PRIEUR M. E., RAQUIN C., SHYKOFF J. A., FRASCARIA-LACOSTE N., 2003. *Males outcompete hermaphrodites for seed siring success in controlled crosses in the polygamous *Fraxinus excelsior* (Oleaceae)*. Am. J. Bot. 90, 949-953.
- OLSON M. S., 2001. *Patterns of fruit production in the subdioecious plant *Astilbe biternata* (Saxifragaceae)*. J. Ecol. 89, 600-607.
- PANNEL J. R., DORKEN M. E., PUJOL B., BERJANO R., 2008. *Gender variation and transitions between sexual systems in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae)*. Int. J. Plant Sci. 169, 129-139.
- RAMSEY M., VAUGHTON G., 2001. *Sex expression and sexual dimorphism in subdioecious *Wurmbea dioica* (Colchicaceae)*. Int. J. Plant Sci. 162, 589-597.
- RENNER S. S., RICKLEFS R. E., 1995. *Dioecy and its correlates in the flowering plants*. Am. J. Bot. 82, 596-606.
- ROSS M. D., 1982. *Five evolutionary pathways to subdioecy*. Am. Nat. 119, 297-318.
- SAKAI A. K., WELLER S. G., 1999. *Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches*. [W:] *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. GEBER M. A., DAWSON T. E., DELPH L. F. (red.) Berlin, Springer, 1-31.
- SCHULTZ S. T., 1994. *Nucleo-cytoplasmic male sterility and alternative routes to dioecy*. Evol. 48, 1933-1945.
- SEMERIKOV V., LAGERCRANTZ U., TSOROUHAS V., RÖNNBERG-WÄSTLJUNG A., ALSTRÖM-RAPAPORT C., LASCOUX M., 2003. *Genetic mapping of sex-linked markers in *Salix viminalis L.** Heredity 91, 293-299.
- WASILEWSKI A., ZARZYCKI K., 1986. *Struktura płci populacji*. [W:] *Populacje roślin i zwierząt. Ekologiczne studium porównawcze*. ANDRZEJEWSKI R., FALIŃSKA K. (red.). PWN Warszawa, 49-77.
- YAMPOLSKY C., YAMPOLSKY H., 1922. *Distribution of sex forms in the phanerogamic flora*. Bibl. Gen. 3, 1-62.
- ZHANG D. Y., 2006. *Evolutionary stable reproductive investment and sex allocation in plants*. [W:] *Ecology and evolution of flowers*. HARDER L. D., BARRETT C. H. (red.). New York, Oxford University Press, 41-60.