

УДК 581.522.4: 57.017.55:575.2:576.3/.7

Біотичне різноманіття як основа життєздатності рослинних популяцій

Анатолій І. Опалко*, Ольга А. Опалко

Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України, м. Умань

Черкаської обл., Україна, e-mail: opalko_a@ukr.net; opalko_o@ukr.net

ORCID ID0000-0003-0664-378X; ORCID ID0000-0003-3081-0648

* opalko_a@ukr.net

Реферат.

Мета. Ретроспективний аналіз і узагальнення інформації щодо екологічних і соціальних проблем збереження різноманіття планетарної біоти, зокрема стосовно життєздатності рослинних популяцій як його базового компонента, визначено за головне завдання пропонованої статті. **Методи.** Історичні аспекти біорізноманіття і еволюцію сприйняття світовою громадськістю його значення вивчали в рамках ретроспективного дискурс-аналізу експериментальних і теоретичних досліджень, виконаних у різних країнах світу науковцями різних наукових шкіл. Використовували гіпотетико-дедуктивні методи, враховуючи, що тільки живі системи характеризуються взаємопов'язаними і здебільшого взаємозумовленими процесами індивідуального й історичного розвитку. **Результати.** Виділено ключові події та процеси, що впливають на глобальні зміни довкілля та ефективність міжнародних і національних програм збереження біорізноманіття, зокрема, стосовно рослинних популяцій. Обговорено: дискусійні питання щодо закономірностей прояву адаптивно-значимих ознак у природних популяціях; оцінювання рівнів фенотипної пластичності зумовленої реалізацією генотипу у фенотипі залежно від гомо- чи гетерозиготного стану гена(ів) та багатьох екзо- й ендегенних впливів; значення подвійного запліднення і реципрокні ефекти адаптивності гібридних особин, зокрема за реалізації потенціалу цитоплазматичної спадковості чоловічих генеративних клітин; ефекти адаптаційного синдрому як основи ефективності еволюції та взаємозумовленості стресів і адаптації до них; роль складових біотичного різноманіття як основи життєздатності рослинних популяцій, параметрів репродуктивного потенціалу, зміщення співвідношення статей у природних популяціях квіткових рослин. **Висновки.** Антропоізація довкілля, що супроводжується прогресуючою глобалізацією, істотно змінює природний екологічний стан та кардинально впливає на його рослинність. Тому тільки спеціальні заходи, спрямовані на підтримання мінливих популяцій нативних видів в усьому їхньому різноманітті зі збереженням найціннішого автохтонного ядра, науково-обґрунтованим залученням гетерохтонного поповнення та мінімізацією протиріч між екологічною цілісністю і господарчою діяльністю у кожному окремо взятому регіоні, можуть забезпечити багатство планетарної флори, як основну з цінностей людського існування.

Ключові слова: адаптаціогенез, антропоізація довкілля, антропогенний пресинг, гомеостаз, диференціація статі, довкілля, природний добір, репродуктивний потенціал, селективність, фенотипна пластичність.

Biodiversity as the fundamental of plant population viability

Anatoly I. Opalko*, Olga A. Opalko

National dendrological park «Sofyivka» of NAS of Ukraine, Uman, Cherkasy region, Ukraine,

e-mail: opalko_a@ukr.net; opalko_o@ukr.net

ORCID ID0000-0003-0664-378X; ORCID ID0000-0003-3081-0648

* opalko_a@ukr.net

Abstract.

Aim. The article is aimed at conducting the retrospective analysis and information generalization on environmental and social problems of the conservation of the planetary biota diversity, in particular regarding the viability of plant populations as its basic component. **Methods.** The historical aspects of biodiversity and the evolution of perception by the world community had been studied within the framework of a retrospective discourse analysis of experimental and theoretical research conducted in different countries by scholars from different scientific schools. We used hypothetical and deductive methods, considering that only living systems are characterized by interrelated and largely interdependent processes of individual and historical development. **Results.** Key events and processes affecting global environmental change and the effectiveness of international and national biodiversity conservation programs, in particular concerning plant populations, had been revealed. The following issues had been discussed: display regularities of adaptive and significant features in natural populations; estimation of phenotypic plasticity levels caused by the realization of the genotype in the phenotype depending on the homo- or heterozygous state of the gene(s) and many exo- and endogenous effects; the importance of double fertilization and the reciprocal effects of hybrid individuals adaptability, in particular in realizing the potential of cytoplasmic heredity of male generative cells; the effects of adaptation syndrome as a basis for the effectiveness of evolution and stress interdependence and adaptation to them; the role of biotic diversity components as a basis for the viability of plant populations, parameters of reproductive potential, shifting the sex ratio in natural populations of flowering plants. **Conclusions.** The anthropization of the environment, accompanied by progressive globalization, significantly changes the natural ecological status and dramatically affects its vegetation. Therefore, the following special measures can provide the richness of planetary flora as a core of human existence values: measures aimed at maintaining variable populations of native species in all their diversity, the preservation of the most valuable autochthonous nucleus, scientifically justified involvement of heterochthonous replenishment and minimization of contradictions between ecological integrity and economically diverse activity.

Key words: adaptogenesis, anthropization of the environment, anthropogenic pressure, homeostasis, sex differentiation, environment, natural selection, reproductive potential, selectivity, phenotypic plasticity.

Вступ/Introduction. Сучасна парадигма збереження біотичного різноманіття, закладена Конвенцією про біорізноманіття (Convention ..., 1992) прийнятою у 1992 р. на Всесвітній конференції з охорони навколишнього середовища в Ріо-де-Жанейро і ратифікованою Україною у 1994 р., була конкретизована у Загальнодержавній програмі збереження біорізноманіття України на 2005–2025 рр. (Pro skhvalennia Kontseptsii..., 2004). З того часу підписано Картахенський про біобезпеку (2000 р.) та Нагойський про регулювання доступу до генетичних ресурсів (2010 р.) протоколи; у різних країнах світу під егідою ООН проведено близько 15 міжнародних конференцій, а після 2009 р. виконується постійний моніторинг стану біорізноманіття й обізнаності світової громадськості щодо його значення для виживання людства (UEBT Biodiversity..., 2018).

Аналіз історичних аспектів проблеми збереження біорізноманіття, засвідчує, що екологічний стан довкілля перебуває під впливом живих організмів, зокрема людини, впродовж тисячоліть, а нині потерпає від постійно зростаючого антропогенного пресингу, внаслідок чого навколишнє середовище все більш істотно змінюється, що опосередковано впливає на інші організми, котрі з'являлися раніше, тобто до того, як середовище у черговий раз було змінено (Vandermeer, 2011). Це дає підстави погодитись з думкою Д.Е. Голдберга (Goldberg, 1990), котрий для осмислення міжвидової конкуренції рослин (а на нашу думку, не лише рослин, а й усіх

живих організмів), запропонував наслідки такої конкуренції поділяти на дві взаємозалежні складові — «реагування» й «ефекти». Припускається, що в рамках конкуренції між видами «ефекти» впливу одного виду проявляються в такій зміні середовища, на яке генотип іншого виду змушений «реагувати». Тобто, віртуальний вид **A** «формує» середовище, в якому новоутворений вид **B** муситиме жити, однак виду **A** згодом доведеться виживати в новому середовищі, частково «сформованому» видом **B**, а також багатьма іншими зміненими видами та/або в середовищі, що змінилось унаслідок можливого зникнення цього виду **B** (або будь-яких інших видів), а значить у відповідно змінених умовах. Наслідки надмірного впливу *Homo sapiens* L. на «сусідів» по середовищу свого існування особливо яскраво проявились і набули загрозливого характеру для виживання власне людини у третю епоху глобалізації, з початком котрої кожні двадцять хвилин зникає в середньому один вид, що в тисячу разів швидше, ніж протягом більшої частини попередньої історії нашої планети (Friedman, 2009; Opalko, 2012; Opalko & Opalko, 2015; Rowntree et al., 2017). Рівнобіжно зростають темпи руйнації атмосферних, водних, земельних, мінеральних та інших невідновних чи повільно відновлюваних природних ресурсів. Тому надзвичайно складна і вразлива екосистема, яка сформувалась і дуже повільно еволюціонувала протягом тисячоріч, нині може бути зруйнована внаслідок ірраціональних дій людини за лічені роки, місяці і навіть дні (Melnyk, 2006; Opalko, 2013).

У глибокій давнині завдяки невисокій щільності населення і переважно кочового, іноді напівкочового, способу життя, потреби людини майже не відрізнялись від потреб близьких за розмірами тварин. Тому тодішні механізми саморегулювання взаємопов'язаної ланки «людина–природа» відповідали принципам сталого співіснування людей з біосферою, як і решти живих організмів. Наслідки неекологічних способів господарювання, котрі завжди були властиві *Homo sapiens*, завдяки природній рекультивациі зазвичай нівелювались протягом декількох десятиріч, у гіршому випадку — впродовж двох–трьох сторіч (Opalko, 2013). Натомість з часів неоліту, коли були одомашнені основні культурні рослини й тварини (деякі ще 10–12 тисячоліть тому) сільське господарство стало набувати рис боротьби між природними силами біотичного різноманіття та необхідністю виробництва продуктів харчування у все більших кількостях, а отже, у все більш інтенсивних і не завжди екологічно-безпечних виробничих системах (Borlaug, 2007; Opalko, 2013). Саме тоді розпочався розвиток селекції, що зумовило акумуляцію в генотипах одомашнених рослин цінних для рільництва й садівництва ознак антропоадаптивності, а значить, підвищення їхньої спроможності стабільно забезпечувати все більш повне задоволення комплексу всезростаючих потреб людини (Opalko, 2013).

Уповільнення процесів руйнування природних ресурсів, а в перспективі навіть їх реверсія, можуть бути досягнені заходами екологізації світового промислового й аграрного виробництва з метою забезпечення екологічно безпечних умов для проживання людей, раціонального використання й охорони наявних ресурсів, вироблення правових та економічних засад охорони довкілля в інтересах нинішнього і майбутніх поколінь. Для цього необхідно, насамперед, послідовно проводити структурну перебудову виробничої сфери у напрямку ресурсозбереження, зокрема застосування ощадних маловідходних і безвідходних технологій (Arent, 2001; Carolan, 2018; Connor et al., 2011; Gulinchuk, 2012). Однак з огляду на вроджений егоїзм кожної людини зокрема (Berger & Luckmann, 2011), а також груповий егоїзм кожної держави, як і майже кожного національного, політичного, клерикального чи котрогось іншого угруповання, важко очікувати добровільного скільки-небудь істотного самообмеження, навіть зумовленого реальними побоюваннями виснаження, забруднення чи знищення певних природних ресурсів. Натомість досвід останніх десятиріч свідчить про планомірне культивування ірраціональних потреб жодним чином не пов'язаних ні з виживанням, ні з задоволенням фізіологічних і соціальних, духовних і матеріальних, ані інших раціональних потреб, у тім числі у забезпеченні самозбереження, самоствердження й самореалізації (Dumont, 2010; Hergenbahn, 2013; Opalko & Opalko, 2015). Спроби законодавчого обмеження споживання не були ефективними в минулому, малоефективні сьогодні, і наївно сподіватися, що вони стануть більш ефективними в доступному для огляду майбутньому. Натомість штучні потреби насаджуються на догоду комерційним інтересам обмеженого кола недобросовісних виробників, корумпованих чиновників і не усвідомлено підтримуються більшістю споживачів (Opalko, 2013).

На жаль, Україна не unikнула вищезгаданих та інших глобальних проблем, що стосуються нераціонального використання природних ресурсів і ухиляння від рекультивациі порушеного середовища. Більш того, існуюча система здійснення державного нагляду, контролю за дотриманням вимог загалом досить якісного екологічного

законодавства України наразі не забезпечує очікуваних результатів (Gavrilenko, 2008; Kaminskyi et al., 2018; Varaksina, 2016). Екологічна експертиза та оцінка впливу виробничої діяльності на довкілля виконуються переважно щодо проектів, пов'язаних зі створенням нових підприємств, а також з модернізацією і реконструкцією існуючих, тоді як контроль за ними працюючими об'єктами, здебільшого обмежується малоєфективними періодичними перевірками, виконуваними інспекціями спеціально уповноважених органів Міністерства екології та природних ресурсів України (нині Міністерство енергетики та захисту довкілля України, що нещодавно об'єднало два міністерства — енергетики та вугільної промисловості та екології і природних ресурсів). Керівники, орендарі та власники екологічно небезпечних виробництв і об'єктів не тільки не виявляють жодної ініціативи у сфері охорони навколишнього природного середовища, раціонального використання, відтворення й охорони природних ресурсів, а й усіма можливими способами, іноді за межею дозволеного, намагаються ігнорувати будь-які екологічні заходи, що потребують від них капіталовкладень. Реальні важелі стимулювання природоохоронних технологій наразі відсутні. Натомість моніторинг діяльності виробників сільськогосподарської товарної продукції свідчить про численні факти порушень, зокрема про ексцесивні ерозії, що часто призводять до повного руйнування ґрунтів, без будь-якої компенсації порушеної родючості (Gavrilenko, 2008; Medvedev & Laktionova, 2003). Окремі дослідники проблеми пов'язують свої (мабуть дещо наївні) очікування щодо вирішення екологічних негараздів зі вступом України в європейське і світове співтовариство. Передбачається, що це може мотивувати вітчизняних підприємців до залучення іноземних інвесторів для реконструкції та переоснащення своїх підприємств, щоб зробити їх більш екологічно безпечними і, головне, досягти відповідності міжнародним вимогам для подальшого забезпечення конкурентоспроможності на світових ринках (Gavrilenko, 2008; Opalko, 2013), що досить сумнівно. Більш конструктивними видаються пропозиції, висловлені в багато разів цитованій статті П. А. Метсона зі співавторами (Matson et al., 1997), в якій констатується, що розширення площі освоєних земель і інтенсифікація сільськогосподарського виробництва належать до переважаючих глобальних викликів нашого часу, з перевагами яких не можна не рахуватися. Протягом останнього п'ятдесятиріччя зростання виробництва харчових продуктів у світі забезпечене переважно внаслідок використання високоврожайних сортів сільськогосподарських культур, внесення добрив і пестицидів, іригації й інших складових інтенсифікації рослинництва. Інтенсифікація, на жаль, досить часто супроводжується диспропорціями біотичних взаємодій в екосистемі, що може мати серйозні місцеві, регіональні й глобальні екологічні наслідки. Перехід до екологічно обґрунтованої соціотехнічної стратегії управління обіцяє збільшити стійкість виробництва з одночасним зниженням допустимих меж небажаних наслідків (Coughenour & Chamala, 2007; Vandermeer, 2011).

Земельні ресурси України, на експлуатації яких формується майже 95% обсягу продовольчого фонду та 2/3 фонду товарів споживання, є основою економіки нашої країни. Частка земельних ресурсів у складі продуктивних сил держави перевищує 40%. При цьому сільськогосподарське освоєння суші становить понад 72%, а частка ріллі в загальній площі сільськогосподарських угідь сягає загрозливих 79%. Це набагато більше, ніж в аграрно-розвинених країнах світу. Частка ріллі у Великобританії, Франції й ФРН не перевищує 28–32%, за освоєння суші від 40 до 58%, тоді як в екологічно більш благополучних США рілля займає всього 15,8%, за частки сільськогосподарських угідь — 35,9% (Gavrilenko, 2008). З-поміж багатьох складових інноваційного рослинництва базисним компонентом раціонального використання природних і зокрема земельних ресурсів слід визнати селекційні досягнення. До 2050 року завдяки селекції прогнозується збільшення врожайності провідних продовольчих культур у світі в півтора рази, що дасть змогу забезпечити харчування майбутнього 9-мільярдного населення планети без істотного збільшення площі орних земель (Jaggard et al., 2010; Opalko, 2013).

Дарвінівські принципи природного добору ґрунтуються на індивідуальній спадковій мінливості, що в умовах боротьби за існування забезпечує виживання та/або переважне розмноження краще пристосованих рас (Bortz, 2014) з постійним переходом індивідуальної мінливості в популяційну і видову. На популяційному рівні відбуваються схожі процеси: спадкові відмінності і боротьба між популяціями, що за сталості видового ареалу, сприяє виживанню краще пристосованих популяцій завдяки переважанню краще пристосованих особин усередині кожної популяції. У теорії природного добору поняття пристосованості є базовим. Цей біологічний параметр пов'язує спадкове різноманіття потомства з мінливістю умов місця існування і може бути кількісно визначений як на індивідуальному, так і на популяційному рівнях (Sauchanka, 2001). Унаслідок мутаційної

і комбінаційної мінливості зростає генетичне різноманіття на всіх рівнях, хоча найбільш очевидним і доступним для добору видається саме популяційний рівень. Адже в гетерогенних популяціях, що складаються з гетерозиготних особин, впродовж багатьох поколінь можуть зберігатись у рецесивному стані резервні гени, що в майбутньому можуть стати гарантією виживання виду в непередбачувано зміненому середовищі. Варто зазначити, що ні мутаційний процес, ані спонтанна гібридизація, втім числі між рослинами різних таксонів, нові рекомбінантні і муторекомбінантні генотипи яких сформувались унаслідок розщеплення спонтанних природних гібридів попередніх років, не припинялись ніколи, не припиняються нині і не припиняться в майбутньому.

Декларуючи необхідність збереження біотичного різноманіття слід усвідомлювати, що йдеться не тільки (і не стільки) про збереження кількості видів або будь-яких інших таксонів на планеті чи в окремому регіоні, а про збереження внутривидового різноманіття, насамперед про підтримання гетерогенності популяцій.

Матеріали і методи / Materials and Methodology. Зважаючи на важливість біотичного різноманіття рослинних популяцій як основного джерела вихідного матеріалу для природного добору, завдяки чому формуються напрями й темпи еволюції щодо мінливих умов середовища, а також ґрунтується селекція, та беручи до уваги дані, отримані в експериментальних і теоретичних дослідженнях, виконаних у різних країнах світу науковцями різних наукових шкіл (Chamberlain, 1937; Chinnusamy & Zhu, 2009; Friedman, 2009; Jones, 2014; Opalko, & Opalko, 2015; Schmalhausen, 1986; Varvio et al., 1986; Wright, 1931; Zhang & Liu, 2003) зроблено теоретичний аналіз доступної інформації, зокрема порівняння й узагальнення результатів. При цьому було застосовано метод групової вибірки, що дало змогу відвіяти сумнівні публікації, застосувавши критерії цитування у фахових рецензованих виданнях та надаючи перевагу дослідженням виконуваним за міжнародними програмами. У процесі аналізу наукових публікацій використовували гіпотетико-дедуктивний метод (Porper, 1962), враховуючи, що тільки живі системи характеризуються взаємопов'язаними і взаємозумовленими процесами індивідуального й історичного розвитку (Rautian, 1993). Зв'язки між елементами структури природних популяцій та особливостями їхньої взаємодії з середовищем у нерівноважних умовах досліджували з урахуванням тенденцій синергізму (Cedergreen, 2014; Zargar & Zargar, 2018).

Результати та обговорення / Results and Discussion. Вивчення специфічності реагування живих організмів на коливання умов їхнього росту і розвитку продемонструвало наявність відповідних адаптивних реакцій (Markel', 2008), що в залежності від амплітуди цих коливань проявляються у неспадковій та/або спадковій мінливості. Фізіолого-біохімічна різноякісність чоловічих і жіночих організмів, а також чоловічих і жіночих органів розмноження, що сформувалась у процесі еволюції, також належить до пристосувальних ознак. На окремий аналіз заслуговує спроможність рослин до морфогенної і неморфогенної регенерації. З прагматичних позицій головне значення посттравматичної регенерації *in vivo* полягає у відновленні багаторічних рослин після різноманітних природних і штучних пошкоджень, що неминуче виникають впродовж вегетаційного періоду. Йдеться про спричинені морозами, вітрами й буревіями травми, а також про відновлення після травм, отримуваних під час формування крони і виконання господарчого обрізування та інших операцій догляду в садах, парках, скверах, рекреаційних зонах, бульварах тощо. Особливості відновлення багатьох рослин через насіння активно вивчаються ще з часів Ч. Дарвіна, а значення банків насіння з часів М. І. Вавилова набуло всесвітнього визнання, натомість відновлення і збереження рослинного різноманіття через вегетативні органи розмноження, зокрема створення банків зародків, актуалізуються лише в останні десятиріччя (Klimešová, J. & Klimeš, L. 2007).

Закономірності прояву адаптивно-значимих ознак у природних популяціях. Ріст і розвиток рослин, як і будь-яких інших живих організмів, відбувається у постійній взаємодії з довкіллям, до складу якого належать і вони самі. Коливання сукупності умов, у яких живуть окремі особини, популяції й угруповання місцевого походження, а також прояви абіотичних і біотичних стресів зазвичай не виходять за межі еволюційно-сформованої норми реагування. Завдяки цьому підтримується їхній гомеостаз (сталість внутрішнього середовища) на всіх рівнях — від молекулярного до організменного, популяційно-видового й ценотичного.

Реагування рослин на стреси, що можуть виникати у процесі їхнього переселення у нове незвичне середовище, відбувається значно складніше, тож доводиться ідентифікувати регуляторні вузли в складних функціональних мережах, зокрема транскрипти нуклеїнових кислот, білки й метаболіти, щоб не лише описати, а й спрогнозувати динамічну діяльність певного організму, насамперед зміни у складі популяцій тощо у різних середовищах (Zargar & Zargar, 2018).

Зумовлена природними та/або антропоїчними навантаженнями та їхніми взаємодіями мінливість середовища, векторизована сучасною доміантою антропогенного пресингу (Rosa et al., 2015), належить до стресових чинників, за дії яких виживання виду залежить від адаптивної здатності як окремих особин, так і популяцій, що входять до складу кожного виду. У зміненому середовищі, а також за перенесення рослини в іншу місцевість, де вона раніше не росла, тобто зміни ареалу існування, рівень стресовості визначається особливостями екологічних умов нової місцевості (Tuteja & Gill, 2016). Під час пристосування видів до нових, чужих їм умов підсоння, можуть відбуватись істотні зміни у складі й організації популяцій, що є головною обставиною виживання виду в умовах, що виходять за межі еволюційно-сформованої норми реагування його складових (Jones, 2014). У малоприсосованих генотипів зменшується коефіцієнт розмноження, а неприсосовані генотипи елімінуються, тобто через декілька поколінь у складі перенесеної у незвичні умови популяції залишаються тільки найбільш пристосовані форми і створюється ілюзія поступового звикання — ілюзія акліматизації виду, хоча насправді «акліматизований вид» — це вже не зовсім той самий вид, що ріс у природному ареалі. Згадані міркування стосуються також динаміки популяцій у процесі їхньої доместикиції, адже у формотворчому плінні природного і штучного добору надзвичайно багато спільного (Opalko & Opalko, 2012).

В обох випадках вихідний матеріал для добору постачають індивідуальні спадкові зміни з переважанням спонтанних мутацій над рекомбінаціями за природного добору — еволюції, на відміну від штучного добору — селекції, для успіху якої переважне значення наразі має більш передбачувана комбінаторна мінливість. Схожий і зміст природного й штучного добору: виживання та/або переважне розмноження більш пристосованих до умов природного середовища особин (у першому випадку) та збереження і розмноження більш пристосованих для задоволення потреб людини особин з ознаками антропоадаптивності у другому випадку. Внаслідок цього в природі виникають нові форми акліматизованого виду з перспективою продовження дивергенції аж до утворення нового виду, тоді як індукування мінливості задля створення нових сортів, спроможних задовольняти утилітарні та/або естетичні потреби людини, є провідною метою селекції (Opalko & Opalko, 2012).

Переважає кількість генів, що контролюють прояв адаптивно-значимих ознак у природних популяціях, успадковуються за доміантним типом, натомість майже всі новоутворені мутантні гени — рецесивні. Така закономірність сформувалась у процесі еволюції внаслідок багаторазового природного добору краще пристосованих організмів, адже добір реалізується за фенотипом конкретної особини. Завдяки механізмам стабілізаційного добору склад популяцій, що розмножуються в усталених умовах середовища, підтримується у відносно стабільному стані. Зі зміною умов середовища настає етап рушійного добору, коли гени раніше нейтральних чи навіть шкідливих (у старих умовах) ознак забезпечують у нових умовах еволюційні переваги (Schmalhausen, 1986).

Внаслідок мутаційних процесів постійно з'являються нові гени, фенотипний прояв яких може зумовлювати певні відхилення за морфологічними ознаками, а також за багатьма різними властивостями, зокрема пристосувальними. Частка особин-носіїв мутантного гена в природних популяціях залежить від доміантності/рецесивності цього гена та прояву адаптивності його носіїв (рис. 1), якщо звичайно знехтувати численними ендегенними впливами та відхиленнями від панміксії (вільного схрещування між усіма організмами, що входять до складу популяції). Частота доміантного корисного гена в популяції зростає майже так само швидко, як зменшується частота шкідливого, тоді як рецесивні алелі і корисного, і шкідливого (за даних усталених умов) гена, хоча й спроможні зберігатись у популяції у багатьох поколіннях у латентному стані протягом досить тривалого часу, однак стаючи доступними для добору також можуть змінювати чисельність своїх носіїв у залежності від адаптивного потенціалу.

Аналіз долі рецесивного корисного мутантного гена в природних популяціях засвідчив феномен конверсії доміантності/рецесивності. Виникнувши як рецесивна, корисна мутація поступово витісняє з популяції менш пристосованих носіїв колишнього корисного доміантного гена, що зі зміною клімату у своєму ареалі та/або перенесенням у новий ареал з незвичними для досліджуваної популяції умовами став шкідливим для виживання та почав перешкоджати переважному розмноженню. За такого сценарію еволюційних подій доміантний шкідливий ген швидко зникає з популяції. Однак мутаційний процес триває безперервно, і через декілька поколінь може виникнути новий мутантний ген з тим самим фенотипним проявом, але у рецесивному стані, що створює ілюзію конверсії доміантності/рецесивності. Однак, незважаючи на близький і навіть ідентичний

фенотипний прояв, у таких випадках не йдеться про справжню конверсію домінантного гена в рецесивний, а про зовсім новий мутантний ген зі знайомим фенотипним проявом.

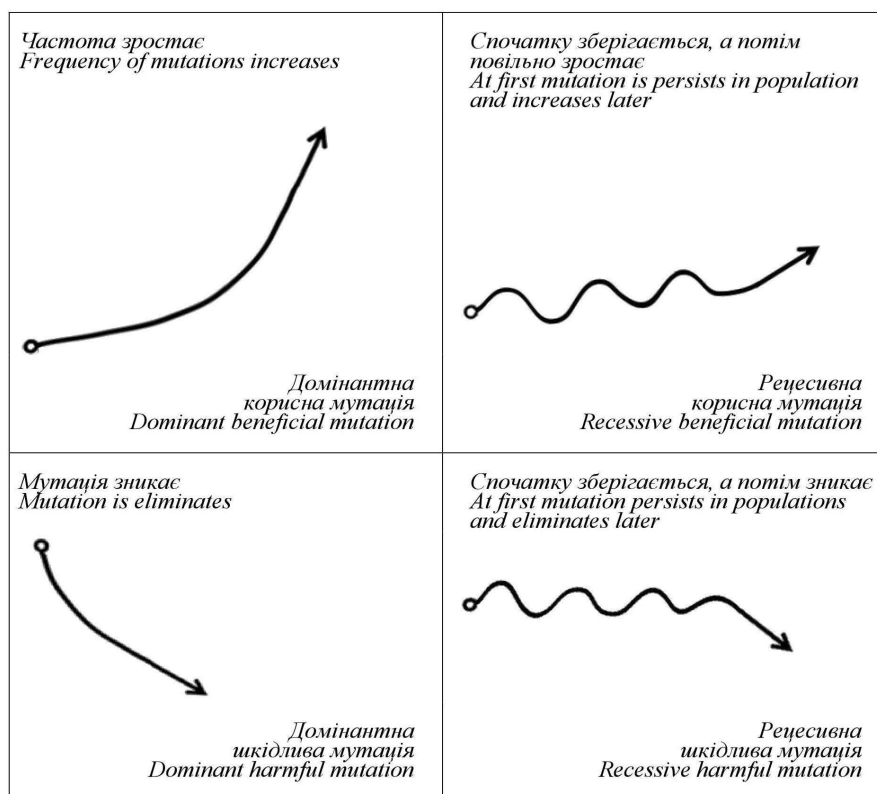


Рис. 1. Частота мутантного гена в популяції залежно від його домінантності/рецесивності та прояву адаптивності (за Opalko & Opalko, 2012, зі змінами)

Figure 1. The rate of change in frequency of the mutant allele depending on whether the allele is dominant or recessive and its adaptability effect (according to Opalko & Opalko, 2012, as amended)

Слід зауважити, що для того, щоб будь-який ген підпав під дію добору, тобто став доступним щодо його чинників, ген має реалізувати свої потенції у фенотипі. Внаслідок багатоступеневого характеру і складності процесів прояву дії гена, починаючи з молекулярного рівня, впродовж усього онтогенезу у низці проміжних фенотипів і аж до завершальних його ознак, навіть домінантні гени не завжди виявляються в фенотипі. Кожен ген постійно перебуває під дією багатьох екзо- й ендогенних впливів, від яких залежать його пенетрантність і експресивність, тобто кількісні показники проявів у фенотипі популяції та/або окремої особини (рис. 2).

Повний (100%) прояв рецесивного гена у його носіїв можливий за умови гомозиготності цього гена (або його гемізиготності — відсутності алейних партнерів, наприклад у моносомиків), а також за відсутності міжалельних взаємодій та стабільності середовища. Прояв домінантних генів, котрі априорі мають однаково виявляться у гомо- й гетерозиготному станах, також залежить від багатьох екзо- й ендогенних впливів. Так, в умовах тропіків ген, що зумовлює морозостійкість не зможе реалізувати свої потенції у фенотипі, адже його носії не матимуть жодних еволюційних переваг. Однак за відсутності побічних впливів цього гена на розвиток інших ознак, пов'язаних з адаптивністю, насамперед зі зміною коефіцієнтів розмноження чи виживання, тобто якщо ген буде адаптивно-нейтральним, він може зберігатись у популяції впродовж багатьох поколінь і проявитись лише після зміни умов або перенесення в зону, де від морозостійкості залежатиме виживання носіїв цього гена (Opalko & Opalko, 2012). Так само протягом невизначено-тривалого часу може зберігатись у популяції ген з близькою до нуля пенетрантністю. Ендогенні взаємодії аналізованого гена з іншими генами ядра (алельними й неалельними), а також генами цитоплазми, можуть загальмувати та/або спотворити

прояв гена у фенотипі. Для появи контрольованої рецесивним геном ознаки цей рецесивний ген має не лише перебувати у гомо- чи гемізиготному стані, а також у сприятливому ендогенному середовищі — вільному від комплексу гальмівних взаємодій. Такі неалельні взаємодії як епістаз, комплементарність та полімерія зазвичай модифікують дію навіть домінантного гена (Kalisz & Purugganan, 2004), що в багатьох випадках може бути корисним. Відомо, що в клітинах еукаріотів, до яких належать і рослини, молекули ДНК містяться не лише у ядрі, а й у цитоплазмі. При цьому зигота (запліднена яйцеклітина) отримує цитоплазму переважно від материнської рослини, адже на відміну від яйцеклітин спермії майже не мають цитоплазми (Kordyum, 2008), що зумовлює численні реципрокні ефекти.



Рис. 2. Схема реалізації гена у фенотипі (за Opalko & Opalko, 2012, зі змінами)
 Figure 2. Scheme of expressivity of a gene in the phenotype (according to Opalko & Opalko, 2012, as amended)

Подвійне запліднення і реципрокні ефекти адаптивності гібридних особин. Після відкриття у 1998 році С. Г. Навашиним подвійного запліднення і наступних (1900–1912 рр.) публікацій щодо редукції цитоплазми в процесі формування чоловічих гамет у насінних рослинах (Batygina, 1997; Nawaschin, 1997), в яких висловлювались думки про еволюційну тенденцію такої редукції до «голоного» ядра у сперміях, а значить усунення батьківської цитоплазми від участі у статевому процесі (Batygina, 1997; Nawaschin, 1997; Kordyum, 2008), на різних рослинах було проведено чимало досліджень стосовно будови сперміїв і їхньої поведінки у процесі запліднення (Cass, 1981; Cass & Jensen, 1970; Faure, 2001; Finn, 1941; Maletskii, 2010; McCue et al., 2011; Mogensen, 1988; Mogensen & Rusche, 1985, 2000; Nawaschin, 1997; Hoefert, 1969; Jensen, 1973; Larson, 1965; Russell, 1984, 2013; Tiezzi & Crest, 2013).

У більшості насінних рослин, за винятком Ginkgoopsida Engl. та Cycadopsida Brongn., представники котрих формують спроможні до активного руху чоловічі гамети зі джгутиками, чоловічий гаметофіт зазвичай розвивається у нездатні самостійно рухатись спермії, які в процесі запліднення транспортуються до яйцеклітини пророслою пилковою трубкою. Внаслідок цього насінні рослини, розмноження котрих не залежить від наявності вільної води, набули вищої загальної адаптивності, ніж більш примітивні спорові рослини (Sautkina & Polixenova, 2015). Запропонована С. Г. Навашиним концепція щодо поступової редукції цитоплазми чоловічих гамет, які еволюціонували від рухливих сперматозоїдів до безцитоплазматичних сперміїв у процесі еволюції від голонасінних до покритонасінних рослин, невдовзі (починаючи з 1912 р.) була уточнена багатьма повідомленнями про клітини-спермії в окремих видів покритонасінних (Finn, 1941; Kordyum, 2008), зокрема в родинях Asclepiadaceae, Arocunaceae, Convolvulaceae, Cuscutaceae, Campanulaceae, Cyperaceae, Caryophyllaceae, Amaryllidaceae, Lamiaceae, Orobanchaceae, Scrophulariaceae (Kordyum, 2008). У виконаних починаючи з другої половини минулого сторіччя дослідженнях покритонасінних на субмікроскопічному рівні, зокрема ряду видів родів *Clivia*, *Gossypium*, *Beta*, *Lilium*, *Hordeum*, *Plumbago*, *Zea* та інших, було підтверджено наявність

спермій-клітин у пилкових зернах і пилкових трубках (Hoefert, 1969; Jensen, 1973; Jensen & Fisher, 1968; Larson, 1965; Mogensen, 1992; Russell & Cass, 1981; Russell, 1983; 2013; Tiezzi & Crest, 2013). Цитоплазма таких спермій-клітин розташовується дуже тонким шаром по боках ядра, розширюючись на кінцях клітини, і містить майже всі звичайні клітинні органели, однак здебільшого за винятком пластид (Dupuis, 1974; Heslop-Harrison, 1968; Hoefert, 1969; Kordyum, 2008; Larson, 1965). Отримані на світлооптичному рівні дані були уточнені з допомогою електронної мікроскопії. Зокрема у сперміях ряду видів виявлені мікротрубочки, що свідчить про наявність у них цитоскелету (Batygina, 1997; Hoefert, 1969; Kordyum, 2008). Є також досить переконливі повідомлення про наявність пластид у сперміях окремих видів, зокрема *Oenothera erythrosepala* Borbás (Meyer & Stubbe, 1974) та *Plumbago zeylanica* L. (Knox & Singh, 1987).

Оскільки носії позаядерної нехромосомної ДНК (насамперед, пластиди та мітохондрії) містять власні геноми, прояв у гібрида ознаки, контрольованої органельною ДНК спермія, міг би засвідчити про факт участі цитоплазми спермія у формуванні зиготи. Однак, незважаючи на згадані та інші дані щодо поліморфізму чоловічих гамет насінних рослин стосовно динаміки та рівнів редукованості цитоплазми і її окремих органел у сперміях, загальні тенденції прояву реципрокних ефектів, зумовлених плазмогенами, підтверджуються переконливими свідченнями матрикального успадкування. У нормі в ядрах соматичних клітин кожного диплоїдного організму половина хромосом отримані від ядра яйцеклітини. Вся цитоплазма такого організму також отримана від яйцеклітини під час запліднення (тобто від материнської особини), тоді як спермії від батьківської рослини приносять у ядра соматичних клітин лише половину хромосом ядра. Тому різниця в пенетрантності і експресивності ознак реципрокних гібридів може пояснюватись проявом генів органельної ДНК яйцеклітини, тобто цитоплазматичною спадковістю, механізми фенотипних ефектів яких були описані ще у 1909 році (Baur, 1909; Correns, 1909). Пізніше з'ясувалось, що цитоплазматична спадковість стосується не лише морфологічних ознак з видимим фенотипним проявом, а також складових комплексу адаптивності та багатьох інших властивостей (Opalko & Opalko, 2012), зокрема й гетерозису (Shapurenko & Khotyleva, 2016; Teodoro et al., 2017).

Динаміка вмісту органельної ДНК у клітинах спермій пилку була досліджена на *Pelargonium zonale* (L.) L'Hér. ex Aiton, класичному об'єкті для виявлення цитоплазматичного успадкування. Інтенсивність флуоресценції пластидних ядер, забарвлених DAPI — 4',6-діамідіно-2-феніліндолом (4',6-diamidino-2-phenylindole), була кількісно оцінена на різних стадіях розвитку спермій за допомогою відео-інтенсифікованої системи підрахунку фотонів (VIMPCS). З'ясувалось, що кількість ДНК на пластиду у генеративних клітинах під час розвитку пилку поступово зростала і досягнувши максимального значення за п'ять діб до цвітіння починала знижуватись. У день цвітіння вміст пластидної ДНК зменшився до 20% від максимальних показників. Після шестигодинного пророщування кількість ДНК на пластиду спермія не перевищувала 4% від максимальної величини, тоді як зменшення кількості ДНК на мітохондрію було неістотним. Це дало підстави вважати, що процес елімінації цитоплазми, разом з органелами, відбувається під час дозрівання спермій. Схожі результати також були отримані за допомогою електронної мікроскопії з використанням мічених колоїдним золотом ДНК-антитіл. Цільність частинок золота у пластидах під час дозрівання пилку зменшувалась, залишаючись відносно стабільною в мітохондріях. Це дало підстави припустити, що незважаючи на низький вміст позахромосомної ДНК у сперміях *P. zonale* її наявність може виявитись достатньою для біпарантального (двородительського) успадкування пластид (Nagata et al., 1997).

Більш широкі дослідження позахромосомної ДНК у зрілих пилових зернах 295 видів 98 родин *Angiosperms* (Zhang et al., 2003) були проведені з використанням DNA флюорохрому (DAPI). За наявністю/відсутністю флуоресценції цитоплазматичної ДНК у чоловічих генеративних клітинах судили про потенціал цитоплазматичної спадковості. Флуоресценцію цитоплазматичної ДНК спостерігали у 57 видів (19% від кількості вивчених видів), з 43 родів (17%), котрі належали до 25 досліджуваних родин (26%), що вказує на віртуальну можливість біпарантального успадкування контрольованих плазмогенами ознак. Отримані результати засвідчили, що потенції розвитку і матрикального, і біпарантального потомства були у 14 родин, зокрема у *Aizoaceae*, *Agaceae*, *Bignoniaceae*, *Caprifoliaceae*, *Cornaceae*, *Cruciferae*, *Leguminosae*, *Liliaceae*, *Musaceae*, *Oleaceae*, *Paravogaceae*, *Portulacaceae*, *Solanaceae* та *Zingiberaceae*. Види з лише біпарантальним потенціалом були ідентифіковані в 11 родин, серед яких: *Actinidiaceae* (один вид), *Cactaceae* (один вид), *Campanulaceae* (чотири види в двох родах), *Syringaceae* (один вид), *Dipsacaceae* (три види в трьох родах),

Hydrocharitaceae (один вид), Linaceae (два види одного роду), Plumbaginaceae (один вид), Tiliaceae (два види в двох родах), Turneraceae (один вид) і Valerianaceae (три види в двох родах). У родині Oleaceae один вид (*Jasminum polyanthum*) мав подвійні риси. Флуоресценція цитоплазматичної ДНК була виявлена у приблизно 50% пилоквих зерен, що дає підстави припускати проміжний (матрикальний і біпарантальний) потенціал цього виду, реалізація одного з варіантів якого залежатиме від селективного запліднення, тобто від того яке пилокве зерно швидше проросте до яйцеклітини.

Розуміючи еволюцію як адаптаціогенез (Sawada et al., 2003), тобто морфологічно видиму чи фізіолого-біохімічну (досить часто морфологічно-невидиму) зміну організації окремих особин і всієї популяції, що зменшує смертність від несприятливих чинників середовища та/або суттєво збільшує коефіцієнти розмноження, не слід переоцінювати досить неоднозначне поняття корисності/шкідливості. Окрім того, виникнення корисної мутації у окремої особини зовсім не гарантує швидкого поширення цієї мутації в популяції, а тим більше в екосистемі, навіть за відносно великої кількості носіїв такої мутації. Ідеальних панміктичних популяцій не існує, а збалансованість будь-якої популяції забезпечується взаємодією мутаційних процесів, популяційних хвиль, ізоляції, дрейфу генів тощо на тлі мінливих умов середовища, що детермінують ефективність природного добору. Спонтанні схрещування носіїв новоутворених корисних мутантних генів з носіями алелей дикого типу здебільшого спричинюють блокування процесів накопичення нових генів у популяції внаслідок численних ядерних (алельних і неалельних) взаємодій, а також у не менш численних взаємодіях з генами цитоплазми, що здебільшого робить мутантні гени недоступними для добору. Тому реальна адаптація до чинників середовища, експресивність проявів яких виходить за межі сформованої в процесі попередньої еволюції норми реагування генотипу, можлива не на рівні окремого організму-носія мутантного гену, а лише на популяційному, видовому та більш високих рівнях (аж до ценотичного) і за обов'язкової умови достатнього біорізноманіття.

Диференціація статі у рослин. Внаслідок адаптивного еволюційного процесу у квіткових рослин сформувалось надзвичайне різноманіття щодо будови, розмірів, кольору квіток, особливостей розташування чоловічих і жіночих статевих клітин всередині квітки, а також на рослині і в популяції (Busch & Delph, 2012). До недавнього часу кількісні дослідження систем розмноження виконувались переважно на культивованих рослинах та деяких модельних об'єктах. Однак, нещодавнє зростання інтересу до популяційної біології та впровадження електрофоретичних методів дали поштовх для дослідження особливостей статевого розмноження в природних рослинних популяціях з вимірювання параметрів систем запилення й запліднення, зокрема рівнів авто- та алогамії. Переважна більшість покритонасінних рослин мають «ідеальні» квітки, в яких пилок і яйцеклітини однієї особини містяться в просторово-часовій близькості. Завдяки такому розташуванню чоловічих і жіночих генеративних органів забезпечується віртуальна можливість відтворення через само- чи перехресне запилення або через певні поєднання цих способів запліднення (Barrett & Eckert, 1990). Відповідно виникло питання про еволюційні переваги кожного зі способів, а також частку відносного внеску, який окремі особини роблять у генотип наступного покоління через чоловічі та жіночі гамети, що стимулювало низку теоретичних та емпіричних досліджень еволюції систем запліднення у рослин (Lande & Schemske, 1985; Goodwillie et al., 2005).

Репродуктивний потенціал популяції зумовлюється способом розмноження. Розрізняють рослини, що відтворюються статевим способом (насінням), а також рослини, що розмножуються вегетативними органами — живцями, бульбами, цибулинами, втім числі повітряними, тощо. Крім того, є види рослин, здатні розмножуватись як статевим, так і нестатевим способами, а також види, що на додачу до вищезгаданих способів можуть розмножуватись незаплідненим (апоміктичним) насінням. Окремі вегетативно-розмножувані рослини повністю втратили здатність до насінного розмноження. В україномовних джерелах 20–30-х років термін «розмноження» вживався, щоб позначити збільшення кількості особин вегетативним (нестатевим) способом. Для визначення статевого розмноження, щоб підкреслити неідентичність насінного потомства, використовували термін «відтворення», тобто розмноження насінням, одержаним внаслідок розвитку заплідненої яйцеклітини (зиготи) та зародкового міхурця із заплідненим центральним ядром. Саме термін «відтворення» підкреслено вказує на неідентичність потомства. Однак у сучасній селекційно-генетичній літературі допускається використання терміну «розмноження» без застережень, однак з уточненнями: статеве, нестатеве, вегетативне, апоміксис, мікроклональне тощо (Opalko & Opalko, 2012).

Вживання і стабільність чисельності популяції забезпечується відповідним балансом між рівнями її генетичної гетерогенності та структурної цілісності. У стабільно-сприятливих умовах найбільші переваги мають вегетативно-розмножувані рослини, коефіцієнт розмноження яких не залежить ні від умов формування спеціальних органів статевого розмноження (квітки), ані умов для запилення, запліднення й формування насіння тощо. Однак вегетативне розмноження призводить до зменшення генетичної мінливості, а значить, до збільшення гомогенності популяцій, що суттєво обмежує можливості еволюції в популяціях клонів (Cousens et al., 2008; Opalko & Opalko, 2012). Близькими до вегетативно-розмножуваних рослин за рівнями генетичної гомогенності вважаються види й популяції схильні до апоміксису, нестатевого розмноження, за якого насіння утворюється без запліднення. Натомість статеве розмноження сприяє збільшенню генетичної мінливості, внаслідок чого зростає гетерогенність популяцій і можливості рушійного добору. Можна спостерігати неперервні ряди від облігаційних (обов'язкових) самозапильних рослин до форм, здатних лише до перехресного запилення. Деякі самозапильні рослини за певних умов можуть зав'язувати до 50% насіння від перехресного запилення. Частка самозапилення найвища у рослин з клейстогамними квітками, які не розкриваються до запліднення. Популяції самозапильних рослин складаються із суміші гомозиготних ліній. Навіть якщо між ними й відбувається спонтанна гібридизація і внаслідок цього утворюється певна кількість гетерозиготних особин, то гомозиготність відновлюється через декілька поколінь самозапліднення. Однак це не означає, що популяції самозапильних рослин високостабільні. В них постійно виникають мутації, а склад популяції змінюється під дією природного і штучного добору. Цьому сприяє відносно швидкий перехід рецесивних генів у гомозиготний стан.

Певні еволюційні переваги самозапліднення можуть проявлятися і підхоплюватись добром як механізм компенсування негативних наслідків невдалого перехресного запилення, спричинених відсутністю ефективних векторів чи умов для перенесення пику від андроцею до гінецею. Однак користь самозапилення у мінливому середовищі залежить від відносної адаптивності потомства від само- й перехресного запилення. Властива потомству від самозапліднення інbredна депресія найбільше нівелює переваги репродуктивного забезпечення самозапилення, протидіє еволюції на автогамію (Delmas et al., 2014), котра зумовлює особливо негативні наслідки для генетичного різноманіття, життєздатності та диверсифікації потомства дикорослих рослин (Goldberg et al., 2010).

Переваги перехресного запліднення, або алогамії, полягають у перекомбінуванні генів материнського і батьківського родителів у потомстві, що забезпечує гетерогенність гібридної популяції і відповідно підвищення її адаптивності щодо коливань умов середовища. Перенесення пику з квітки на квітку та запилення здебільшого відбувається за допомогою комах або вітру. Ще Чарльз Дарвін, вивчаючи будову квіток різних рослин, звернув увагу на різноманіття пристосувань, що сприяють перехресному запиленню. Найбільш надійним із них є роз'єднання жіночих і чоловічих генеративних органів. У дводомних рослин жіночі й чоловічі квітки розвиваються на різних рослинах, наприклад у фінікової пальми, конопель, шпинату, хмелю, обліпихи, деяких горіхоплідних. Чоловічі й жіночі квітки однодомних рослин розташовані на тій самій рослині, але на певній відстані, наприклад у кукурудзи, гарбузових, кокосової пальми, волоського горіха, фундука та ін. Частка однодомних роздільностатевих видів досить велика. Їх налічується близько 10% від усіх одно- і 4% двосім'ядольних рослин. Переважна більшість рослин має гермафродитні (двостатеві) квітки. Однак і у них існує чимало різних запобіжників самозапліднення. Це, насамперед, протандрія, за якої пилок досягає швидше, ніж приймочка маточки здатна його прийняти, та протогінія, коли пиляки досягають із запізненням, після того, як запліднення вже відбулося пилом іншої рослини, та різні форми самонесумісності, зокрема спорофітної й гаметофітної (Opalko & Opalko, 2012).

На популяційному рівні адаптація полягає у переважному збереженні насамперед індивідуумів з широким діапазоном реагування на екстремальні чинники котрі, виявившись генетично більш успішними, спроможні дати численне потомство. Більшими коефіцієнтами розмноження характеризуються краще пристосовані організми. З новоутворених унаслідок розмноження носіїв спонтанних мутацій чи рекомбінацій можуть з'являтися нові дочірні популяції, а з них оновлені (або й нові) форми і види (Markel', 2008). Одним з проявів адаптивного потенціалу є посттравматична регенерація, ефективність якої залежить від умов середовища і фітогормонального статусу травмованої рослини, що тісно взаємодіють (Opalko et al., 2015). При цьому поєднання зумовленого

регенерацією підвищення виживання більш адаптованих особин (як прояв індивідуальної пристосованості) з рівнобіжним підвищенням коефіцієнтів розмноження більш пристосованих генотипів забезпечує кількісний ріст дочірніх популяцій з вищими адаптивними потенціями, з наступними тенденціями щодо видоутворення.

Селективність за гендерними відмінностями щодо адаптивного потенціалу зумовлює зміни співвідношення кількостей жіночих і чоловічих особин у природних популяціях роздільностатевих квіткових рослин і перехід багатьох видів від гермафродитизму до роздільностатевості, спочатку однодомної, а потім дводомної (Munné-Bosch, 2015).

Результати досліджень щодо визначення статі у багатьох видів засвідчили велику кількість різних проявів статі у квіткових рослин, що підтверджує слушність міркувань стосовно альтернативних шляхів еволюції статевої диференціації (Dellaporta & Calderon-Urrea, 1993), однак усі прояви статевої диференціації можна об'єднати за експресією статі в окремих квітках, окремих рослинах і популяціях (табл. 1).

Причини зміщення співвідношення статей у природних популяціях все ще вивчені недостатньо, однак наявні факти дають підстави припускати зв'язок статевої диференціації з філогенезом конкретних таксонів, а також стратегією адаптації кожного виду в природному середовищі його існування. Розділення статі у квіткових рослин, статеві відмінності в гормонах жіночих і чоловічих особин можуть неоднаково впливати на їхній вегетативний ріст і стійкість проти абіотичних, а іноді й біотичних, стресів. Це, в свою чергу, не може не впливати на еволюцію статевої диференціації. Вивчення механізмів адаптації роздільностатевих рослин нині набуває особливого значення для розуміння еволюції цих видів у рамках зміни клімату, зокрема глобального потепління (Munné-Bosch, 2015; Parmesan & Hanley, 2015; Renner & Zohner, 2018). Адже відомо, що рослини на зміну умов існування часто відповідають зміною стратегії розмноження — переходом від статевого до вегетативного розмноження, або навіть зміною статевої організації (Minina, 1952; Shirokova & Kharitonova, 2014).

Еволюція статевої організації квіткових рослин триває й дотепер, так само тривають спроби остаточного вирішення питання щодо закономірностей супресії жіночих чи чоловічих органів у гермафродитних рослин незалежно від тенденцій до моно- чи диеційності або полігамії (Sidorskiy, 1991). Постійний інтерес до пізнання фундаментальних біологічних процесів статевого розмноження в цілому, а також прояву статі і статевого диморфізму в рослинах, і зокрема пошуку відповіді на питання, поставлене ще у 1877 році Ч. Дарвіном (Charles Robert Darwin), чому “гермафродитні рослини мають тенденцію ставати дводомними” (Darwin, 2010), щороку зростає. Залучення філогенетичних підходів сприяє інтерпретуванню ефектів екологічних і морфологічних корелятив дієцїї, а також оцінюванню гіпотез щодо походження гендерних ознак та визначенню причинно-наслідкових зв'язків адаптивного потенціалу з гендерними відмінностями. Філогенетичний аналіз дає змогу відвіювати спекулятивні гіпотези щодо причинно-наслідкових зв'язків статевого диморфізму у конкретних випадках. Для цього рекомендується на філогенетичному дереві визначити точку появи нової ознаки, і якщо вона еволюціонувала ще до того, як середовище існування суттєво змінилося, слід шукати інші причини-рушії еволюції цієї ознаки (Sakai & Weller, 1999).

Двodomність загалом суттєво ускладнює запилення, що здавалося б, мало зменшувати пристосовуваність популяцій дводомних рослин. Однак ґрунтовний аналіз динаміки популяцій 30 видів дерев і чагарників, що належать до 26 родів з 18 родин засвідчив, що дводомні рослини можуть зберігати свою чисельність у рослинних співтовариствах разом з косексуальними рослинами (з різноманітними поєднаннями морфо-функціонального прояву обох статей) без істотної різниці в темпах росту між дводомними та косексуальними популяціями (Ohya et al., 2017). Щоправда, цитовані дослідження були проведені в стабільно-сприятливих для деревних і чагарникових рослин умовах захищеного від лісозаготівлі понад 1000 років Касугайського лісового заповідника (м. Нара, Японія), що обмежило частоту еволюційно-значимих антропоічних стресів.

Адаптаційний синдром як основа ефективності еволюції. Вживання представників тваринного світу у стресових умовах забезпечується комплексом захисних реакцій кожного організму, які видатний канадський вчений-фізіолог Ганс Сельє назвав адаптаційним синдромом (Selye, 1952). Послідовники Ганса Сельє поширили це поняття на рослини. Тож нині загально визнано, що адаптаційний синдром проявляється як відповідь на стрес в усіх організмів, однак, на відміну від тварин, рослини мають значно менше можливостей для уникнення небажаних стресових зовнішніх впливів зміною місця свого перебування, адже більшості рослин властивий

Таблиця 1. Класифікація проявів статі у Angiospermae=Magnoliophyta (за Dellaporta & Calderon-Urrea, 1993, зі змінами)

Table 1. Classification of sexexpression in Angiospermae=Magnoliophyta (according to Dellaporta & Calderon-Urrea, 1993, as amended)

Статевий тип/Sexuality	Фенотип Phenotype	Характеристика/Description
Окремі квітки/Individual flowers		
Гермафродитні (двостатеві) Hermaphrodite (bisexual)	♂ ♀	Бісексуальні квітки з тичинками і маточкою Bisexual flower with both stamens and pistil
Одностатеві Diclinous (unisexual)	♀ або ♂ ♀ or ♂	Одностатеві квітки з маточкою або з тичинками Unisexual flowers with only pistil or only stamens
- маточкові - pistillate (carpillate)	♀	Одностатеві квітки тільки з маточкою (жіночі квітки) Unisexual flower with pistil only (female flowers)
- тичинкові - staminate	♂	Одностатеві квітки тільки з тичинками (чоловічі квітки) Unisexual flower with stamens only (male flowers)
Окремі рослини/Individual plants		
Гермафродитні (двостатеві) Hermaphrodite (bisexual)	♂ ♀	Рослини тільки з гермафродитними квітками Plants bears only hermaphrodite flowers
Моноєційні (однодомні роздільностатеві) Monoecious	♀ та ♂ ♀ & ♂	Рослини з маточковими і тичинковими квітками на тій самій рослині Both pistillate and staminate flowers separated on the single plant
Диеційні Dioecious	♀ або ♂ ♀ or ♂	Маточкові і тичинкові квітки на різних рослинах Pistillate and staminate flowers borne on different plants
Гіноєційні Gynoecious	♀	Рослини тільки з маточковими квітками Plant bears only pistillate flowers
Андроеційні Androecious	♂	Рослини тільки з тичинковими квітками Plant bears only staminate flowers
Гіномоноєційні Gynomonoecious	♂ та ♀ ♂ & ♀	Рослини з гермафродитними і маточковими квітками Plant bears both hermaphrodite and pistillate flowers
Андромоноєційні Andromonoecious	♂ та ♂ ♂ & ♂	Рослини з гермафродитними і тичинковими квітками Plant bears both hermaphrodite and staminate flowers
Тримonoєційні Trimonoecious	♂ та ♀ і ♂ ♂; ♀ & ♂	Рослини з гермафродитними, маточковими і тичинковими квітками на тій самій рослині Hermaphrodite, pistillate, and staminate flowers on the same plant
Популяції рослин/Plant populations		
Гермафродитні (двостатеві) Hermaphrodite (bisexual)	♂ ♀	Тільки з гермафродитних рослин Only hermaphrodites plants
Моноєційні Monoecious	♀ або ♂ ♀ or ♂	Тільки з моноєційних (однодомних роздільностатевих) рослин Only monoecious plants
Диеційні Dioecious	♀ та ♂ ♀ & ♂	Тільки з диеційних (двodomних роздільностатевих) рослин Only dioecious plants
Гінодиеційні Gynodioecious	♂ та ♀ ♂ & ♀	З гермафродитними і маточковими квітками Both hermaphrodite and gynoecious individuals
Андродиеційні Androdioecious	♂ та ♂ ♂ & ♂	З гермафродитними і тичинковими квітками Both hermaphrodite and androecious individuals
Триєційні Triecious (subdioecious)	♂ та ♀ і ♂ ♂; ♀ & ♂	З гермафродитними, маточковими і тичинковими квітками Hermaphrodite, pistillate, and staminate individuals

прикріплений спосіб життя, внаслідок чого вони опинилися у своєрідній пастці мінливих умов середовища. Тому на популяційному й організовому рівнях рослини спроможні реагувати на екологічний стрес переважно варіюванням окремих морфологічних ознак, оптимальні параметри яких стають вирішальними як матеріал для природного та/або штучного добору. Через антистресові адаптивні реакції розкривається розвинений протягом попередньої еволюції генетично зумовлений резервний потенціал, так звана генетична пам'ять, за рахунок чого рослини здатні виживати й підтримувати стабільність у динамічних умовах довкілля. Організми з вузькою нормою реагування та/або ті, норма реагування яких не збігається з бажаною адаптаційною відповіддю, насамперед зі збільшенням коефіцієнта розмноження (дикорослі) чи збільшенням кількості і якості врожаю (культивовані рослини), а також неспроможні до морфогенної і неморфогенної регенерації відвіюються внаслідок природного й штучного добору (Gehring & Irving, 2012; Guex, 2001; Wheeler & Irving, 2012).

Прояв адаптаційного синдрому визначається потенціями щодо збереження однотипності реагування на однакові коливання умов середовища як сукупність адаптаційних механізмів, котрі забезпечують стабільність внутрішнього середовища біосистеми. Завдяки процесам адаптації, що супроводжуються оптимізацією функцій кожного окремого організму як компонента біосистеми, досягається не лише повніше освоєння існуючих ніш, а формування нових, що сприяє утворенню нових трофічних ланцюгів, зумовлює зміни просторового розподілу, сезонного розвитку життєвих форм (біоморф), зокрема у різних фенологічних станах (фенобіоморфах) тощо (Thomas & Packham, 2007).

До відомих пристосувальних особливостей, що сформувались у процесі еволюції, належить статевий диморфізм, пов'язаний з фізіолого-біохімічною різноманітністю чоловічих і жіночих організмів. На цій підставі ґрунтується концепція щодо тісного зв'язку сексуалізації рослин з їхніми фізіологічними, зокрема адаптаційними властивостями. Відомо, що у перші періоди онтогенезу у деяких дводомних рослин (конопля, шпинат та ін.) фотосинтетична активність зазвичай вища у чоловічих особин, які швидше закінчують свій розвиток, аніж жіночі, хоча починаючи з цвітіння зростає фотосинтетична активність саме у жіночих рослин (Khryanin, 2002).

Досліджена нами нерівноцінність деревини чоловічих і жіночих рослин, наприклад такого інвазійного в Україні виду як *Acer negundo* L., зокрема більша довговічність і суттєво краща якість деревини чоловічих особин цього виду, також свідчить про відмінності плинну фізіолого-біохімічних процесів у рослин різних статевих типів. Питання причинно-наслідкового взаємозв'язку між фізіолого-біохімічними властивостями тканин і сексуалізацією рослин залишається відкритим дотепер. Тобто наразі не з'ясовано: чи відповідний рівень біохімічних і фізіологічних процесів зумовлюється сексуалізацією, чи саме рівень біохімічних і фізіологічних процесів є причиною статевого диморфізму, що видається більш ймовірним. Ще більше складнощів виникає при намаганнях з'ясування адаптаційних властивостей моноєційних та гермафродитних рослин, а також чоловічих і жіночих особин у диеційних популяціях, зокрема їхньої спроможності щодо посттравматичної і морфогенної регенерації.

До неспецифічних реакцій рослин на абіотичний стрес належить зміна ендогенних рівнів фітогормонів, насамперед ауксинів, гіберелінів, а також абсцизової (АБК), жасмонової та саліцилової кислот, від балансу яких залежать особливості росту і розвитку рослин (Egamberdieva et al., 2017; Khan et al., 2014). Зокрема АБК регулює різні фізіологічні процеси, починаючи від гальмування росту у рослин, ступеня відкриття порохів до нейтралізації токсичної дії надмірних концентрацій ріст-активуючих речовин, завдяки чому може стимулювати розвиток плодів, регенерацію коренів і забезпечувати адаптацію до багатьох стресів, таких як посуха, сольові та температурні стреси (Sah et al., 2016). Зважаючи на те, що загальна адаптивність рослин щодо несприятливих чинників середовища зумовлюється здебільшого балансом фітогормонів, як і процеси регенерації (Krenke, 1950; Opalko & Balabak, 1999), а також враховуючи свідчення про участь фітогормонів у регулюванні проявів статі (Khryanin, 2002, 2007), зокрема взаємодії гіберелінів і цитокінінів на тлі загального гормонального балансу як важливого чинника формування статевого статусу рослин, питання спряженості проявів регенераційного потенціалу, неморфогенного й морфогенного (*in vivo*) і власне морфогенного (*in vitro*) моноєційних та гермафродитних рослин набуває великого значення.

Селективність може реалізовуватись на молекулярному, генному, гаплонтному, диплонтному, зокрема зиготному й організовому, та популяційно-ценотичному рівнях, однак будь-яке новоутворення спроможне виокремитись і стати як одиниця еволюції та/або селекції доступним для добору (природного чи штучного)

лише за фенотипного прояву нової ознаки, межі якого залежать від множинних зовнішніх чинників і багатьох внутрішніх, зокрема аельних і міжалельних взаємодій. Крім того слід зважати, що наявність нової ознаки зумовлює прояви рушійного добору лише за умови зміни адаптивного потенціалу носія нової ознаки. Адаптивно-нейтральні мутації, рекомбінації чи муторекомбінації можуть зберігатися в популяції впродовж декількох, іноді багатьох, поколінь, і ставати доступними для добору після зміни умов у природному ареалі, при перенесенні у нові умови внаслідок інтродукції, або зміни селекційного завдання щодо domestikованих видів, що вирізняються від близько-родинних дикорослих видів поліморфізмом низки генетико-біохімічних систем. Фенотипний (доступний для добору) прояв варіабельності у генній експресії може відбуватися на рівні транскрипції, посттранскрипційних модифікацій (РНК-процесингу), сплайсингу та трансляції, а отже поширюється не тільки на видимі морфологічні й анатомічні ознаки, а й на фізіолого-біохімічні властивості, особливості біології розвитку, специфічності репродуктивної фази й системи розмноження та адаптивності потомства (Kordyum, 2012; Kelly et al., 2012).

Нині активно обговорюється значення епігенетичних систем регуляції генної експресії (Kordyum, 2012), а також модульна концепція (Kroon et al., 2012), за якою прояв фенотипної пластичності відбувається на субіндивідуальному рівні, а норми реагування на коливання умов середовища реалізуються на рівні модульних субодиниць у більшості рослин досліджуваної популяції. Це дає підстави вважати, що фенотипна пластичність зумовлюється відповіддю не всієї рослини, а реагування окремих меристем, листків, гілок і коренів на зміни умов середовища. Модульна інтеграція може спричинювати якісно різні реакції, які однак залишаються не вираженими, якщо всі модулі однаково реагують на схожі умови. З цих позицій різні норми реагування рослини як цілісного організму на коливання умов росту слід визнати інтегративним побічним продуктом модульної пластичності з усіма, насамперед еволюційними наслідками (De Kroon et al., 2005; Limousin et al., 2012; Mathieu et al., 2009). Останнім часом можна натрапити на твердження, що ключем до розуміння механізмів пластичності реакцій рослин на сигнали зовнішнього середовища має бути епігенетична система не лише як частина передачі сприйнятого зовнішнього сигналу щодо змін у генній експресії, а також потенцій стосовно збереження стійкої пам'яті у численних клітинних поколіннях. Епігенетична система знаходить більше розуміння щодо пластичності геномів рослин, що зумовлено поширенням саме у рослин вегетативного способу розмноження (Dubyna & Kordyum, 2015; Kordyum, 2012; Bossdorf et al., 2008; Chinnusamy & Zhu, 2009; Zhang, 2008).

Повертаючись до ідей фундаторів популяційної генетики варто нагадати, що еволюція діє не на ізольовані організми або абстрактні види, а спрямована на конкретні групи особин спроможних схрещуватися, тобто на популяції. Розмір і структура еволюційованої популяції значною мірою визначають напрям і результат еволюції. Зокрема, Р. Фішер (Fisher, 1930) сформулював і довів фундаментальну теорему природного добору (відому як теорема Фішера), в якій стверджується, що інтенсивність добору, а отже, швидкість еволюції зумовленої добром, пропорційна величині генетичної дисперсії щодо адаптивності популяції, що еволюціонує, яка, в свою чергу, пропорційна ефективному розміру цієї популяції (Hartl & Clark, 2007).

Отже, ефективність еволюції зумовлюється різноманіттям компонентів популяції і цінністю її складових щодо адаптованості до мінливих умов ареалу, так само як результативність селекції зумовлюється різноманіттям і цінністю вихідного матеріалу щодо адаптованості до потреб людини (виробника, переробника, посередника і, безумовно, споживача).

Засновані в середині минулого сторіччя Германом Хакеном (Haken et al., 1985) принципи самоорганізації нерівноважних систем як синергетика невдовзі були поширені на популяційну екологію (Pliatsuk & Chernysh, 2016). Самоорганізація потребує «макроскопічного» підходу до формування системи, що складається з безлічі нелінійно взаємодіючих підсистем, тож самоорганізація відбувається залежно від параметрів зовнішніх чинників (умови середовища, енергетичні потоки). Відповідно властивості біологічного виду чи біологічної популяції не є властивістю окремої особини або сукупністю їхніх властивостей, поняття «народжуваність» і «смертність» не застосовні до окремої особини, а лише до популяції або виду (чи таксону вищої ієрархії) в цілому.

Популяційний підхід полягає в аналізі параметрів розташування в просторі, особливостей міграції, розмноження і відновлення, фізіологічних, біохімічних, продукційних та інших процесів, залежності всіх показників від біотичних і абіотичних чинників з урахуванням структури й динаміки (сезонної, онтогенетичної, антропогенної)

популяції, що вивчається, численності особин різних її структурних компонентів. Саме популяційний підхід забезпечує методичну базу для прогнозування щодо відновлення і виживання (динаміки життєвого стану), розпаду й загибелі популяції (Begon et al., 2006). Крім того, такий підхід дає змогу прогнозувати епіфітотії шкідників і збудників хвороб та визначати критичну чисельність виду, що зумовлює його виживання. Оцінюючи потенції популяції, або будь-якого іншого угруповання особин, щодо можливості існувати в певному ареалі необмежено довго, зменшувати чи розширювати свій ареал, слід враховувати не тільки наявне генетичне різноманіття, а й обов'язково динаміку екологічних умов, в яких це угруповання буде розвиватись. Однак, якщо генетичне різноманіття більш-менш доступне для оцінювання, то передбачити майбутню екологічну обстановку здебільшого досить складно, за винятком, звичайно, деяких випадків достовірного негативного прогнозу при запланованому втручанні людини (наприклад, вирубування лісу під сільськогосподарські угіддя, міську забудову тощо). Зважаючи на те, що зміна складу популяції щодо кількості особин з ознаками адаптивності до нових умов відбувається тільки внаслідок добору у кожному поколінні, час, необхідний для відновлення популяції, залежить від коефіцієнтів розмноження особин з новими генами. Перебуваючи під дією найрізноманітніших екологічних чинників, добре збалансований за складом біоценоз все ж постійно саморегулюється і підтримує гомеостаз (Annala & Annala, 2012; Chen, 2014; Enquist et al., 2007; Ernest & Brown, 2001; Ghedini & Connell, 2016; Kuperman et al., 2010).

У стані гомеостазу екосистеми живі організми, що входять до її складу, нормально розмножуються. Внаслідок цього чисельність різних популяцій у співтоваристві підтримується на відповідних рівнях, хоча і у варіативному режимі (залежно від умов), а біоценоз зберігає стійкість і самовідтворюється навіть за суттєвих коливань зовнішніх умов. Елементарна саморегуляція реалізовується на рівні окремих популяцій конкретних видів.

На рівні екосистеми гомеостаз проявляється у взаємодії між біосистемами нижчих рівнів, зокрема стосовно пристосованості параметрів середовища і підтримання сукцесійних циклів, циклічних змін тощо.

За сприятливих умов інтродукована популяція протягом перших років стрімко збільшує свою чисельність, а досягнувши максимуму зумовлює зміни середовища. Опір зміненого середовища зростає, що призводить до скорочення чисельності популяції до нижче стабілізаційної ємності середовища. Наступні цикли коливання чисельності популяції відбуваються зі значно меншими амплітудами і з постійним наближенням до стабілізаційної ємності середовища допоки не відбудуться радикальні екологічні зміни (кліматичні, антропогенні тощо) його параметрів.

Висновки/Conclusions. Антропоїзація довкілля, що супроводжується прогресуючою глобалізацією, істотно змінює природний екологічний стан та кардинально впливає на його рослинність. Унаслідок цього руйнуються всі компоненти існуючого біорізноманіття, зокрема генетична структура всіх видів і елементарних популяцій. З-поміж багатьох чинників виділяються найбільш негативними наслідками два: зростання техногенного забруднення довкілля, що супроводжується збільшенням безпосереднього антропогенного навантаження на природну й культивовану рослинність, а також глобальне використання комерційно-привабливих рослин, що призводить до елімінації нативних популяцій. Тому тільки спеціальні заходи, спрямовані на підтримання мінливих популяцій нативних видів в усьому їхньому різноманітті зі збереженням найціннішого автохтонного ядра, науково-обґрунтованим залученням гетерохтонного поповнення та мінімізацією протиріч між екологічною цілісністю і господарчою діяльністю, збалансуванням відповідних чинників спадкової мінливості з елімінаційними чинниками антропогенно зміненого середовища у кожному окремо взятому регіоні можуть забезпечити багатство планетарної флори, як основну з цінностей людського існування.

Подяки/Acknowledgement. Матеріали статті частково ґрунтуються на проведених у рамках наукової тематики «Теоретичні основи регенераційних процесів у представників моноєційних і гермафродитних деревних рослин *in vivo* та *in vitro*» (номер державної реєстрації 0112U002032) і «Теоретичні та практичні засади формування і утримання монокультурних та тематичних садів» (номер державної реєстрації 0114U000064) дослідженнях виконуваних у Національному дендрологічному парку «Софіївка» НАН України. Автори висловлюють вдячність директоріві НДП «Софіївка» НАН України чл.-кор. НАН України І. С. Косенку, а також завідувачу відділу генетики, селекції та репродуктивної біології рослин цієї ж установи канд. с.-г. наук О. А. Балабаку за допомогу в організації проведення експериментів та слушні зауваження і цінні поради щодо підготовки рукопису до друку.

Список послань/References

- Annala A., & Annala E. (2012). The significance of sex. *BioSystems*. Vol. 110. № 3. P. 156–161. DOI: 10.1016/j.biosystems.2012.09.006.
- Arent, K. P. (2001). *Economic aspects of the greening of national economy development: A Monograph*. Moscow, MSUPA Publ. 193 p. (in Russian).
- Barrett, S. C. H., & Eckert, C. G. (1990). Variation and evolution of mating systems in seed plants. *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. [Ed.: Shoichi Kawano]. Tokyo: Academic Press. P. 229–254.
- Batygina, T. B. (1997). Double fertilization. *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Three volume edition. Vol. 2. Seed. [Ed.: Tatyana B. Batygina] St. Petersburg: World and Family-95. P. 31–45. (in Russian).
- Baur, E. (1909). Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort.” von *Pelargonium zonale*. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*. Vol. 1. № 1. P. 330–351.
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. [4th ed.]. Malden, MA et al.: Blackwell Publishing. 754 p.
- Berger, P. L., & Luckman, T. (2011). *The social construction of reality: A treatise in the sociology of knowledge*. New York: Open Road Media. 219 p.
- Borlaug, N. E. (2007). Sixty-two years of fighting hunger: personal recollections. *Euphytica*. Vol. 157. № 3. P. 287–297.
- Bortz, F. (2014). *Charles Darwin and the theory of evolution by natural selection*. New York: Rosen Publishing Group. 80 p.
- Bossdorf, O., Richards, C. L., & Pigliucci, M. (2008). Epigenetics for ecologists. *Ecology letters*. Vol. 11, № 2. P. 106–115. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01130.x.
- Busch, J. W., & Delph, L. F. (2012). The relative importance of reproductive assurance and automatic selection as hypotheses for the evolution of self-fertilization. *Annals of botany*. Vol. 109. № 3. P. 553–562. DOI: 10.1093/aob/mcr219.
- Carolan, M. (2018). *Society and the environment: Pragmatic solutions to ecological issues*. [2nd ed.]. Routledge. 366 p.
- Cass, D. D., & Jensen, W. A. (1970). Fertilization in barley. *American Journal of Botany*. Vol. 57. № 1. P. 62–70. DOI: 10.2307/2440380.
- Cass, D. D. (1981). Structural relationships among central cell and egg apparatus cells of barley as related to transmission of male gametes. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. Vol. 50. № 1/2. P. 177–180. DOI: 10.5586/asbp.1981.027.
- Cedergreen, N. (2014). Quantifying synergy: a systematic review of mixture toxicity studies within environmental toxicology. *PLoS one*. Vol. 9. № 5. P. e96580. DOI: 10.1371/journal.pone.0096580.
- Chamberlain, C. J. (1937). *Gymnosperms: structure and evolution*. Chicago: Chicago University Press. 496 p.
- Chen, Y. (2014). Estimation of species extinction: what are the consequences when total species number is unknown? *Theory in Biosciences*. Vol. 133. № 3–4. P. 175–178. DOI: 10.1007/s12064-014-0202-2.
- Chinnusamy, V., & Zhu, J. K. (2009). Epigenetic regulation of stress responses in plants. *Current Opinion in Plant Biology*. Vol. 12. № 2. P. 133–139. DOI: 10.1016/j.pbi.2008.12.006.
- Connor, D. J., Loomis, R., & Cassman, K. G. (2011). *Crop ecology: Productivity and management in agricultural systems*. Cambridge: Cambridge University Press. 562 p.
- Convention on biological diversity (1992). United Nations. 30 p. URL: <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf> (Accessed 30.04. 2018).
- Correns, C. (1909). Vererbungsversuche mit blass(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*. Vol. 1. № 1. P. 291–329.
- Coughenour, C. M., & Chamala, S. (2007). *Conservation tillage and cropping innovation: Constructing the new culture of agriculture*. Hoboken.: Wiley-Blackwell. 360 p.
- Darwin Ch. (2010). *The different forms of flowers on plants of the same species*. Cambridge: University Press, 366 p.

- De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J. F., & Van Groenendael, J. M. (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New phytologist*. Vol. 166, № 1. P. 73–82. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2004.01310.x.
- Dellaporta, S. L., & Calderon-Urrea, A. (1993). Sex determination in flowering plants. *The Plant Cell*. Vol. 5. № 10. P. 1241–1251.
- Delmas, C. E., Cheptou, P. O., Escaravage, N., & Pornon, A. (2014). High lifetime inbreeding depression counteracts the reproductive assurance benefit of selfing in a mass-flowering shrub. *BMC evolutionary biology*. 14. № 1. 243. P. 1–12. DOI: 10.1186/s12862-014-0243-7.
- Dubyna, D. V., & Kordyum, E. L. (2015). Ontogenesis plasticity of vascular plants: molecular, cellular, population and cenotic aspects. *Visnyk of the National Academy of Sciences of Ukraine*. № 7. P. 32–40. DOI: 10.15407/visn2015.07.032. (in Ukrainian).
- Dumont, F. (2010). *A history of personality psychology: Theory, science, and research from Hellenism to the twenty-first century*. Cambridge: Cambridge University Press. 559 p.
- Dupuis, F. (1974). Evolution of the plastidial system during the microsporogenesis in *Impatiens balsamina* L. *Fertilization in higher plants*. Proceedings of the International Symposium on Fertilization in Higher Plants. (August 28–30, 1974, Nijmegen, The Netherlands). [Ed.: Hans F. Linskens]. Amsterdam & Oxford: North-Holland Publ. Co. P. 65–71.
- Eckert, C. G. (2000). Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology*. Vol. 81. № 2. P. 532–542. DOI: 10.2307/177446.
- Egamberdieva, D., Wirth, S. J., Alqarawi, A. A., Abd_Allah, E. F., & Hashem, A. (2017). Phytohormones and beneficial microbes: essential components for plants to balance stress and fitness. *Frontiers in microbiology*. Vol. 8. A. 2104. P. 1–14. DOI: 10.3389/fmicb.2017.02104.
- Enquist, B. J., Kerkhoff, A. J., Huxman, T. E., & Economo, E. P. (2007). Adaptive differences in plant physiology and ecosystem paradoxes: insights from metabolic scaling theory. *Global Change Biology*. Vol. 13. № 3. P. 591–609. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01222.x.
- Ernest, S. M., & Brown, J. H. (2001). Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology*. Vol. 82. № 8. P. 2118–2132. DOI: 10.1890/0012-9658(2001)082[2118:HACTRO]2.0.CO;2.
- Faure, J. E. (2001). Double fertilization in flowering plants: discovery, study methods and mechanisms. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*. Vol. 324. № . 6. P. 551–558.
- Finn, V. V. (1941). Male gametes in angiosperms. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences*. Vol. 30. № 5. P. 454–457.
- Fisher R. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press. 288 p.
- Friedman, T. L. (2009). *Hot, flat, and crowded: why we need a green revolution — and how it can renew America*. London: Penguin. 528 p.
- Gavrilenko, O. P. (2008). *Ecogeography of Ukraine: textbook*. Kyiv: Znannya. 646 p. (in Ukrainian).
- Gehring, Ch., & Irving, H. R. (2012). Peptides and the regulation of plant homeostasis. *Plant signaling peptides* [Eds.: Helen R. Irving and Christoph Gehring]. Berlin; Heidelberg: Springer, P. 183–198. DOI: 10.1007/978-3-642-27603-3.
- Ghedini, G., & Connell, S. D. (2016). Organismal homeostasis buffers the effects of abiotic change on community dynamics. *Ecology*. Vol. 97. № 10. P. 2671–2679. DOI: 10.1002/ecy.1488.
- Goldberg, D. E. (1990). Components of resource competition in plant communities. *Perspectives in plant competition*. [Eds.: James B. Grace & David Tilman]. San Diego et al.: Academic Press. Part 1. Ch. 3. P. 27–49.
- Goldberg, E. E., Kohn, J. R., Lande, R., Robertson, K. A., Smith, S. A. & Igić, B. (2010). Species selection maintains self-incompatibility. *Science*. Vol. 330. № 6003. P. 493–495. DOI: 10.1126/science.1194513.
- Guex, J. E. A. N. (2001). Environmental stress and atavism in ammonoid evolution. *Eclogae Geologicae Helvetiae*. Vol. 94. № . 3. P. 321–328. DOI: 10.5169/seals-168897.
- Gulinchuk, R. (2012). Ecological and economic aspects of sustainable use of land resources. *Balanced Nature Using*. Vol. 5. № 1. P. 69–74.
- Haken, H., Kelso, J. A. S., & Bunz, H. (1985). A theoretical model of phase transitions in human hand

- movements. *Biological cybernetics*. Vol. 51. № 5. P. 347–356. DOI:10.1007/BF00336922.
- Hartl, D. L., & Clark, A. G. (2007). *Principles of population genetics*. [4th ed.]. Sunderland: Sinauer associates. 545 p.
- Hergenhahn, B. R. (2013). *An introduction to the history of psychology*. Belmont (CA) et al.: Cengage Learning. 720 p.
- Heslop-Harrison, J. (1968). Synchronous pollen mitosis and the formation of the generative cell in massulate orchids. *Journal of Cell Science*. Vol. 3. № 3. P. 457–466.
- Hoefert, L. L. (1969). Fine structure of sperm cells in pollen grains of Beta. *Protoplasma*. Vol. 68. № 1. P. 237–240.
- Jaggard, K. W., Qi, A., & Ober, E. S. (2010). Possible changes to arable crop yields by 2050. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. Vol. 365 (1554). P. 2835–2851. DOI: 10.1098/rstb.2010.0153.
- Jensen, W. A. (1973). Fertilization of flowering plants. *BioScience*. Vol. 23. № 1. P. 21–27.
- Jensen, W. A., & Fisher, D. B. (1968). Cotton embryogenesis: the sperm. *Protoplasma*. Vol. 65. № 3. P. 277–286.
- Jones, H. G. (2014). *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. [Third edition]. Cambridge: University Press. 428 p.
- Kalisz, S., & Purugganan, M. D. (2004). Epialleles via DNA methylation: consequences for plant evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 19. № 6. P. 309–314. DOI: 10.1016/j.tree.2004.03.034.
- Kaminskyi, V., Shevchenko, I., & Kolomiets L. (2018). Scientific-and-methodical maintenance of protection of lands of agricultural assignment as a precondition for sustainable development of agribusiness industry of Ukraine. *News of Agrarian Sciences*. № 1 (778). P. 5–10. (in Ukrainian).
- Kelly, S. A., Panhuis, T. M., & Stoehr, A. M. (2012). Phenotypic plasticity: molecular mechanisms and adaptive significance. *Comprehensive Physiology*. Vol. 2, № 2. P. 1417–1439. DOI: 10.1002/cphy.c110008.
- Khryanin, V. N. (2007). Evolution of the pathways of sex differentiation in plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. Vol. 54. № 6. P. 845–852. DOI: 10.1134/S1021443707060180.
- Khryanin, V. N. (2002). Role of phytohormones in sex differentiation in plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. Vol. 49. № 4. P. 545–551.
- Khan, M. I. R., Asgher, M., & Khan, N. A. (2014). Alleviation of salt-induced photosynthesis and growth inhibition by salicylic acid involves glycine betaine and ethylene in mung bean (*Vigna radiata* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*. Vol. 80. P. 67–74. DOI: 10.1016/j.plaphy.2014.03.026.
- Klimešová, J., & Klimeš, L. (2007). Bud banks and their role in vegetative regeneration: A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. Vol. 8, № 3. P. 115–129. DOI: 10.1016/j.ppees.2006.10.002.
- Knox, R. B., & Singh, M. B. (1987). New perspectives in pollen biology and fertilization. *Annals of Botany*. Vol. 60. № 4 (supp.). P. 15–37, DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a087512.
- Kordyum, E. L. (2008). Double fertilization in flowering plants: 1898–2008. *Cytology and Genetics*. Vol. 42. № 3. P. 147–158. DOI: 10.3103/S009545270803002X.
- Kordyum, E. L. (2012). Phenotypic plasticity and epigenetics. *Ukrainian Botanical Journal*. Vol. 69. № 2. P. 163–177. (in Ukrainian).
- Krenke, N.P. (1950). *Regeneration of Plants*. Moscow; Leningrad: Academy of Sciences of the USSR Press. 667 p. (in Russian).
- Kuperman, Y., Issler, O., Regev, L., Musseri, I., Navon, I., Neufeld-Cohen, A., ... & Chen, A. (2010). Perifornical Urocortin-3 mediates the link between stress-induced anxiety and energy homeostasis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. Vol. 107. № 18. P. 8393–8398. DOI: 10.1073/pnas.1003969107.
- Lande, R., & Schemske, D. W. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*. Vol. 39. № 1. P. 24–40. DOI: 10.2307/2408514.
- Larson, D. A. (1965). Fine structural changes in the cytoplasm of germinating pollen. *American Journal of Botany*. Vol. 52. № 2. P. 139–154. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1965.tb06769.x.

Limousin, J. M., Rambal, S., Ourcival, J. M., Rodríguez-Calcerrada, J., Pérez-Ramos, I. M., Rodríguez-Cortina, R., ... & Joffre, R. (2012). Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought. *Oecologia*. Vol. 169. № 2. P. 565–577. DOI: 10.1007/s00442-011-2221-8.

Maletskii, S. I. (2010). Heredity and synergetic interaction in processes of pollination and fertilization in flower plants. *Autochthonous and alien plants*. The collection of proceedings of the National dendrological park “Sofiyivka” of NAS of Ukraine. Vol. 6. P. 90–103 (in Russian).

Markel', A. L. (2008). Stress and evolution. *The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. Vol. 12. № 1/2. P. 206–215.

Mathieu, A., Cournède, P. H., Letort, V., Barthélémy, D., & De Reffye, P. (2009). A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Annals of botany*. Vol. 103. № 8. P. 1173–1186. DOI:10.1093/aob/mcp054, available online at www.aob.oxfordjournals.org.

Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G., & Swift, M. J. (1997). Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science*. Vol. 277. P. 504–509.

McCue, A. D., Cresti, M., Feijó, J. A., & Slotkin, R. K. (2011). Cytoplasmic connection of sperm cells to the pollen vegetative cell nucleus: potential roles of the male germ unit revisited. *Journal of experimental botany*. Vol. 62. № 5. P. 1621–1631. DOI: 10.1093/jxb/err032.

Medvedev, V. V., & Laktionova, T. M. (2003). State of the monitoring of soils in Ukraine. *Ecological Bulletin*. № 5–6 (15–16). P. 8–10 (in Ukrainian).

Meyer, B., & Stubbe, W. (1974). Das Zahlenverhältnis von mütterlichen und väterlichen Plastiden in den Zygoten von *Oenothera erythrosepala* Borbas (syn. *Oe. lamarckiana*). *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. Vol. 87. P. 29–38.

Melnyk, L. H. (2006). *Ecological economics: A textbook*. 3rd ed. corrected. Sumy: University book. 367 p. (in Ukrainian).

Minina, E. G. (1952). Smeshchenie pola u rasteniy vozdeystviem faktorov vneshney sredy. Moskva: Izd-vo AN SSR, 199 s. (in Russian).

Mogensen, H. L., & Rusche, M. L. (1985). Quantitative ultrastructural analysis of barley sperm. I. Occurrence and mechanism of cytoplasm and organelle reduction and the question of sperm dimorphism. *Protoplasma*. Vol. 128. № 1. P. 1–13.

Mogensen, H. L., & Rusche, M. L. (2000). Occurrence of plastids in rye (Poaceae) sperm cells. *American Journal of Botany*. Vol. 87. № 8. P. 1189–1192. DOI: 10.2307/2656656.

Mogensen, H. L. (1988). Exclusion of male mitochondria and plastids during syngamy in barley as a basis for maternal inheritance. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. Vol. 85. № 8. P. 2594–2597. DOI:10.1073/pnas.85.8.2594.

Mogensen, H. L. (1992). The male germ unit: concept, composition, and significance. *International Review of Cytology*. 1992. Vol. 140. P. 129–147. DOI: 10.1016/S0074-7696(08)61095-5.

Munné-Bosch, S. (2015). Sex ratios in dioecious plants in the framework of global change. *Environmental and experimental botany*. Vol. 109. P. 99–102. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2014.08.007.

Nagata, N., Sodmergen, Saito, C., Sakai, A., Kuroiwa, H., & Kuroiwa, T. (1997). Preferential degradation of plastid DNA with preservation of mitochondrial DNA in the sperm cells of *Pelargonium zonale* during pollen development. *Protoplasma*. Vol. 197. № 3–4. P. 217–229. DOI: 10.1007/BF01288031.

Nawaschin, S. G. (1997). The results of the fertilization revision in *Lilium martagon* and *Fritillaria tenella*. *Embryology of flowering plants*. Terminology and concepts. Three volume edition. Vol. 2. Seed [Ed.: Tatyana B. Batygina] St. Petersburg: World and Family-95. P. 45–50 (in Russian).

Ohya, I., Nanami, S., & Itoh, A. (2017). Dioecious plants are more precocious than cosexual plants: A comparative study of relative sizes at the onset of sexual reproduction in woody species. *Ecology and evolution*. Vol. 7. № 15. P. 5660–5668. DOI: 10.1002/ece3.3117.

Opalko, A. I., Kucher, N. M., & Opalko, O. A. (2015). Method for evaluation of regeneration potential of pear

cultivars and species (*Pyrus* L.). *Ecological Consequences of Increasing Crop Productivity: Plant Breeding and Bi-otic Diversity* [Eds. Anatoly I. Opalko et al.]. Toronto & New Jersey: Apple Academic Press. Ch. 15. P. 141–154.

Opalko, A. I., & Opalko, O. A. (2012). *Fruit and vegetable breeding: manual* [Ed.: A. I. Opalko]. Uman: NDP “Sofiyivka” of the National Academy of Sciences of Ukraine. Part 1. General principles of vegetable crops breeding. 340 p. (in Ukrainian).

Opalko, A. I., & Opalko, O. A. (2015). Anthropo-adaptability of plants as a basis component of a new wave of the “Green revolution”. *Biological Systems, Biodiversity, and Stability of Plant Communities*. [Eds.: Larissa I. Weisfeld, Anatoly Iv. Opalko, Nina An. Bome et al.]. Oakville & Waretown, Apple Academic Press. Part 1: The Optimization of Interaction of Anthropogenic Changes in Natural Environment: Global Warming and Biological Stability. Ch. 1. P. 3–17.

Opalko, A. I. (2013). Anthropo-adaptability of the plants as a base component of the rational use of land resources, *The Development of the Regions in XXI century*. Proceedings of the 1st International Scientific Conference North-Ossetian State University Named After K. L. Hetagurov, (October 31–November 2, 2013) [Ed.: V. G. Sozanova]. Vladikavkaz: North Ossetia State University Press. Part I. P. 348–354. (in Russian).

Opalko, O., & Balabak, O. (1999). Physiological stress as an inductor of rhizogenic activity of horticultural plants cuttings. *Bulletin of the Lviv State Agrarian University: Agriculture*. № 4. P. 179–181 (in Ukrainian).

Parmesan, C., & Hanley, M. E. (2015). Plants and climate change: complexities and surprises. *Annals of botany*. Vol. 116, № 6. P. 849–864. DOI: 10.1093/aob/mcv169.

Pliatsuk, L. D., & Chernysh, E. Iu. (2016). *Sinergetika: nelineynye protsessy v ekologii*. Sumy: SGU. 229 s. (in Russian).

Popper, K. (1962). *Conjectures and refutations: The growth of scientific knowledge*. London: Routledge, 410 p.

Pro skhvalennia Kontseptsii Zahal’nodierzhavnoi prohramy zberezhenntia bioriznomanittia na 2005–2025 roky (2004). *Rozporiadzhennia Kabinetu Ministriv Ukrainy vid 22 veresnia 2004 r. № 675-r*. Kyiv. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/675-2004-p> (Accessed 30.04. 2018).

Rautian, A. S. (1993). On the nature of the genotype and of the heredity. *Zhurnal Obshchey Biologii*. Vol. 54. № 2. P. 131–148. (in Russian).

Renner, S. S., & Zohner, C. M. (2018). Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 49. P. 165–182. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110617-062535.

Sah, S. K., Reddy, K. R., & Li, J. (2016). Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Frontiers in Plant Science*. Vol. 7. A. 571. P. 1–26. DOI: 10.3389/fpls.2016.00571.

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. *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* [Eds: Monica A. Geber, Todd E. Dawson, Lynda F. Delph]. Berlin; Heidelberg: Springer. Ch. 1. P. 1–31.

Selye, H. (1952). *The story of the adaptation syndrome: Told in the form of informal, illustrated lectures*. Montreal, Aeta, Inc., 225 p.

Shirokova, N. P., & Kharitonova, S. S. (2014). Osobennosti polovoy differentsiatsii nekotorykh rasteniy v usloviakh gorodskoy sredy. *Molodoy uchenyy*. 21.1. S. 264–267. (in Russian).

Sidorskiy, A. G. (1991). *Evoliutsiia polovoy organizatsii tsvetkovykh rasteniy*. Nizhny Novgorod: Volgo-Viatskoe kn. izd.-vo, 1991. 210 p. (in Russian).

Rosa, E. A., Rudel, T. K., York, R., Jorgenson, A. K., & Dietz, T. (2015). The human (anthropogenic) driving forces of global climate change. *Climate change and society: Sociological perspectives*. Ch. 2. P. 32–60. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780199356102.003.0002.

Rowntree, L., Lewis, M., Price, M., & Wyckoff, W. (2017). *Diversity Amid Globalization: World Regions, Environment, Development*. [7th ed.]. London: Pearson Education. 728 p.

Russell, S. D. (1983). Fertilization in *Plumbago zeylanica*: gametic fusion and fate of the male cytoplasm. *Amer. J. Bot.* Vol. 70, № 3. P. 416–434.

Russell, S. D. (2013). Isolation and characterization of the angiosperm gamete. *Mechanism of Fertilization:*

Plants to Humans. [Ed.: Brian Dale]. Berlin et al.: Springer Science & Business Media. NATO ASI Series H: Cell Biology Vol. 45. Ch. 1. P. 3–15.

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. *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* [Eds: Monica A. Geber, Todd E. Dawson, Lynda F. Delph]. Berlin; Heidelberg: Springer. Ch. 1. P. 1–31.

Sauchanka, U. K. (2001). *Coenogenetics: Genetics of Biotic Communities*. Newbury: CPL Press. 194 p.

Sautkina T. A., & Polixenova V. D. (2015). Plant reproduction as a reflection of the specifics of their life cycles. *Vestnik of Belarusian State University*. Series 2: Chemistry. Biology. Geography. № 2. P. 52–57 (in Russian).

Sawada, T., Mutoh, A., Kato, S., & Itoh, H. (2003). A model of biological differentiation in adaptiogenesis to the environment. *Artificial life VIII: proceedings of the eighth International Conference on Artificial Life* (December 09–13, 2002, Sydney, N.S.W.) [Eds: Russell K. Standish, Mark A. Bedau & Hussein A. Abbass]. Cambridge et al. MIT Press. P. 93–96.

Schmalhausen, I. I. (1986). *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. [Ed.: Theodosius G. Dobzhansky]. Chicago: University of Chicago Press. 327 p.

Shapturenko, M., & Khotyleva, L. (2016). Heterosis: current advances in the search for molecular mechanisms. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. Vol. 20. № 5. P. 683–694. DOI: 10.18699/VJ16.188.

Teodoro, P. E., Rodrigues, E. V., Peixoto, L. A., Laviola, B. G., & Bhering, L. L. (2017). Diallel analysis in agronomic traits of *Jatropha*. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. Vol. 17. P. 259–265. DOI: 10.1590/1984-70332017v17n3a39.

Thomas, P., & Packham, J. (2007). *Ecology of woodlands and forests: description, dynamics and diversity*. New York: Cambridge University Press. 528 p.

Tiezzi, A., & Crest, M. (2013). The Cytoskeleton during pollen tube growth and sperm cell formation. *Mechanism of Fertilization: Plants to Humans*. [Ed.: Brian Dale]. Berlin et al.: Springer Science & Business Media. NATO ASI Series H: Cell Biology Vol. 45. Ch. 2. P. 17–34.

Tuteja, N., & Gill, S. S. (2016). *Abiotic stress response in plants*. Weinheim: John Wiley & Sons. 456 p.

UEBT Biodiversity Barometer: Discover the results of the UEBT survey conducted in 2018. (2018). URL: <http://www.biodiversitybarometer.org/#uebt-biodiversity-barometer-2018> (Accessed 30.12. 2018).

Vandermeer, J. (2011). *The ecology of agroecosystems*. Sudbury (Massachusetts) et al.: Jones and Bartlett Publishers, LLC. 387 p.

Varaksina, O. (2016). The assessment of model of organizational and economic mechanism of food security in Ukraine. *Scientific Bulletin of Poltava University of Economics and Trade*. A series of “Economic Sciences”. № 1 (73). P. 91–99 (in Ukrainian).

Varvio, S-L., Chakraborty, R., & Nei, M. (1986). Genetic variation in subdivided populations and conservation genetics. *Heredity*. Vol. 57. Pt 2. 189–198. DOI: 10.1038/hdy.1986.109.

Wheeler, J. I., & Irving, H. R. (2012). Plant peptide signaling: An evolutionary adaptation. *Plant signaling peptides* [Eds.: Helen R. Irving and Christoph Gehring]. Berlin; Heidelberg: Springer, P. 1–23. DOI: 10.1007/978-3-642-27603-3_1.

Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. Vol. 16. № 2. P. 97–159.

Zargar, S. M., & Zargar, M. Y. (eds.) (2018). *Abiotic Stress-Mediated Sensing and Signaling in Plants: An Omics Perspective*. Singapore: Springer. DOI: 10.1007/978-981-10-7479-0.

Zhang, Q, Liu, Y., & Sodmergen. (2003). Examination of the cytoplasmic DNA in male reproductive cells to determine the potential for cytoplasmic inheritance in 295 angiosperm species. *Plant and Cell Physiology*. 2003. Vol. 44. № 9. P. 941–951. DOI: 10.1093/pcp/pcg121.

Zhang, X. (2008). The epigenetic landscape of plants. *Science*. Vol. 320. № 5875. P. 489–492. DOI: 10.1126/science.1153996.

Received: September, 27

Accepted: October, 11