

## 2. LITERATŪRINĖ APŽVALGA

### 2.1. Moteriškasis dvinamiškumas

Ginodioikija – toks reiškinys, kai individai esti tik dvilyčiai arba tik vienalyčiai moteriški (LEMCHENAS, 1965). Šis dimorfizmas yra genomo sąveikos tarp vienalyčio moteriškojo citoplazmos vyriškojo sterilumo genų ir dvilyčio branduolinio vyriškojo fertumo restauratorių paveldėjimo rezultatas (KAWAKUBO, 1994; FENART et al., 2006). Vienas fenotipas (hermafroditinis ar kitaip vadinamas dvilytis) produkuojamas per žiedadulkes ir kiaušialąstes, o kitas produkuojamas tik per kiaušialąstes (GOUYON, VERNET, 1982; THOMPSON et al., 1998; BAILEY, 2003).

Nors vienalyčiai moteriški augalai neprodukuoja žiedadulkių (THOMSON et al., 1998; BAILEY, DELPH, 2007), tačiau jie geba išlikti, kadangi turi lyties pirmenybę (dominuojantį geną), ir tai kompensuoja žiedadulkių nebuvimą. Kai lytinį fenotipą sudaro dominuojantys branduoliniai genai ir jeigu vienalyčiai moteriški augalai produkuoja maždaug du kartus daugiau sėklų nei hermafroditai, vienalyčiai moteriški augalai gali koegzistuoti su hermafroditais (MANICACCI et al., 1998; THOMSON et al., 1998). Tačiau jeigu lyties paveldimumas yra apsprendžiamas citoplazminiais genais, užtenka vienalyčiams moteriškiems individams išsaugoti nedidelę sėklų produkcijos persvarą, ir jie bus linkę greitai veržtis į populiacijas, todėl jie viršys hermafroditų skaičių (THOMSON et al., 1998).

**Citoplazminis vyriškasis sterilumas.** Citoplazminio vyriškojo sterilumo požymis paveldimas per citoplazmą, o ne per branduolį. Vyriškasis sterilumas, kuris paveldimas iš motinos pusės, vadinamas citoplazminiu vyriškuoju sterilumu. Taigi *sterilumas* – nesugebėjimas produkuoti lytines ląsteles, lemia: gametofitų ir su jų raida susijusių sporofito struktūrų (pavyzdžiui, sėklapradžio) raidą ir funkcionavimą koduojančių genų mutacijos; fiziologinės priežastys ir netinkamos augimui sąlygos. *Vyriškasis sterilumas* – dėl tų pačių, tik vyriškųjų organų mikrogametofito, spermijų ypatumų, panaudojamas heterozei ir genetiškai modifikuotų augalų plitimui reguliuoti, todėl vyriškojo sterilumo genetika geriau ištirta. Skiriamas sterilumas pagal tai, kuriose genetinėse struktūrose yra jį lemiantys genai: *branduolinis* dėl branduolio genų; *citoplazminis* dėl genų, esančių nebranduolinėse struktūrose (mitochondrijų, plastidžių) (RANČELIS, 2008).

Pagal P. H. GOUYOUN, PH.VERNET (1982) vyriškasis sterilumas apibrežiamas dominuojančiu genu A; recesyvinis alelis a apibrėžiamas kaip homozigotinis, vyriško fertilumo forma. A genas neegzistuoja dulkinėse: AA genotipas neegzistuoja, todėl populiacija sudaryta tik iš dviejų genotipų, aa (vyriškasis fertilumas) ir Aa (vyriškasis nevaisingumas). Todėl žiedadulkės grūdelis turi tik a geną, taigi vyriškai fertilių individų palikuonys yra sudaryti iš 100% aa (vyriškai fertiliūs), ir vyriškai nevaisingų individų populiacija turėtų būti sudaryta iš 50% (vyriškai fertilių) ir 50% Aa (vyriškai nevaisingų) augalų.

Skiriami įvairūs citoplazminio vyriškojo sterilumo (CVS) tipai dažniausiai pagal citoplazminio vyriškojo sterilumo pasireiškimo pobūdį. Pavyzdžiui, gali būti skiriami šie kukurūzų citoplazminio vyriškojo sterilumo tipai: T-tipas (nuo Teksaso, kur tas tipas pirmą kartą aptiktas) ir S-tipas (jam pavadinimą davė JAV Žemės ūkio departamentas). Abu jie atsiradę natūraliai, bet dėl skirtingų priežasčių, nors juos abu lemia pokyčiai mitochondrijų genome. CVS-T augalų nesivysto netgi dulkinės. CVS-S augalų dulkinės atrodo normaliai. Abortyvus yra tik gametofitas: nesusidaro žiedadulkės (RANČELIS, 2008).

Kiek yra ištirtas citoplazminis vyriškasis sterilumas, visais atvejais sterilumas atsirado dėl mitochondrijų genų pokyčių (RANČELIS, 2008).

Augalų citoplazmoje yra dvi organelės, kurios turi DNR ir vykdo savarankišką genetinę funkciją. Tai plastidės ir mitochondrijos, tačiau citoplazminis vyriškasis sterilumas atsiranda dėl pokyčių mitochondrijų genome. Tik genų inžinerijos metodais citoplazminis vyriškasis sterilumas sukurtas plastidėse. Priežastis, matyt, yra plastidžių ir mitochondrijų pasireiškimo vietos ir laiko skirtumai. Plastidžių pagrindinė funkcija yra fotosintezė. Ji vyksta tik žaliose augalo dalyse, lapuose. Mitochondrijos funkcionuoja visose ląstelėse, bet žiedadulkių raidai reikia itin daug energijos, todėl pačios žiedadulkės ir jas išmaitinančio audinio tapeto ląstelės yra ypač jautrios energijos stokai. Kita vertus, augalas sukuria kompensacijos mechanizmus. Sporofito ląstelėse energijos nepriteklių gali kompensuoti netgi chloroplastai. Juose irgi vyksta ATP sintezė (RANČELIS, 2008).

Gali būti, kad per labai trumpą žiedadulkių raidos trukmę kompensacijos mechanizmai, kuriuos koduoja branduolio genai, nespėja ar neįstengia susiformuoti. Nutrūksta koordinuoti ryšiai tarp branduolio ir mitochondrijų genomų ir pasireiškia genomų konfliktas (RANČELIS, 2008).

Lytiniuose ir somatinių ląstelių hibriduose vyriškasis sterilumas dažnai atsiranda dėl branduolio genų neatitikimo citoplazmai arba vieno augalo citoplazmos nesuderinamumo su kito augalo citoplazma. Toks augalų sterilumas yra žinomas seniai, nuo pat tolimųjų hibridų tyrimo pradžios, tačiau tikrosios šio reiškinio priežastys nustatytos palyginti neseniai, pasitelkus šiuolaikinius genomo tyrimo metodus. Tada ir paaiškėjo sudėtingi ryšiai tarp branduolio ir mitochondrijų genomų (RANČELIS, 2008).

**Vyriškojo sterilumo kontroliavimas.** Buvo nustatyta, kad vyriškasis sterilumas kontroliuojamas dviem branduoliniais genais (F ir H). F genas yra žiedadulkių nebuvimo priežastis ir H genas yra dominuojantis F supresorius (OWENS, UBERA-JIMÉNEZ, 1992).

**Citoplazminio vyriškojo sterilumo atstatymas.** Yra genai, kurie gali atkurti vyriškai sterilių augalų vaisingumą. Būtent *RF* (angl. *Restortier Fertility*) genai būtini atkurti vyriškojo sterilumo vaisingumą tų augalų, kurių produkcija yra sėklos ar vaisiai. Paprastai tai yra dominuojantieji genai. Jie slopina vyriškąjį sterilumą sukeliančius genus (THOMPSON, 2002; RANČELIS, 2008).

Visos sėklos, kurios užsimezga ant citoplazminio vyriškojo sterilumo augalų, yra hibridinės. Augalų, kurie dauginasi vegetatyviniu būdu, produkcijai citoplazminis vyriškasis sterilumas neturi reikšmės. Tačiau augalams, kurių produkcija yra sėklos ar vaisiai, būtina atkurti vaisingumą (RANČELIS, 2008).

Dominuojančio branduolinio restauratoriaus geno atsiradimas citoplazminio moteriškojo dvinamiškumo populiacijoje gali privesti prie kelių skirtingų situacijų: citoplazminio moteriškojo dvinamiškumo išlikimo, branduolinio-citoplazminio moteriškojo dvinamiškumo atsiradimo, branduolinio moteriškojo dvinamiškumo ar visiško vyriškojo fertilitumo atstatymo (DELANNAY et al., 1981).

## 2.2. Moteriškasis dvinamiškumas *Thymus L.* gentyje

Kaip ir kai kuriems *Lamiaceae* šeimos atstovams, *Thymus* genties rūšims taip pat būdingas moteriškasis dvinamiškumas, arba ginodioikija (gr. Gynē – moteris, dis – du kartus, oikos – namas), - kai rūšies populiaciją sudaro drauge augantys dvilyčiai ir vienalyčiai moteriški augalai (DELANNAY et al., 1981; GOGINA, 1990; OWENS, UBERA-

JIMÉNEZ, 1992; GIGORD et al., 1998; THOMPSON et al., 1998; FENART et al., 2006; BAILEY, DELPH, 2007; MILLER, STANTON-GEDDES, 2007).

*Labiataea* eilėje 56,7% rūšių buvo pripažintos kaip ginodioikinės, bet dvilyčių ir vienalyčių moteriškų augalų santykis labai varijuoja tiek tarp rūšių, tiek tarp tos pačios rūšies skirtingų populiacijų. Pavyzdžiui, *Origanum vulgare* augavietėse gali būti nuo 30 iki 50% vienalyčių moteriškų augalų, nors kitas mokslininkas nustatė, kad tos pačios rūšies augavietės gali sudaryti nuo 1 iki 62% vienalyčių moteriškų augalų (OWENS, UBERA-JIMÉNEZ, 1992).

*Lamiaceae* šeimoje moteriškojo dvinamiškumo kontrolė pasireiškia tiek per citoplazmą (citoplazma atsakinga už vyriškąjį sterilumą) (CHARLESWORTH, LAPORTE, 1998), tiek per branduolį (branduolio genai gali atkurti vyrišką vaisingumą) (GOGINA, 1990; ATLAN et al., 1992; GIGORD et al., 1998; MANICACCI et al., 1998; EHLERS, THOMPSON, 2004).

C. R. Darvinas pirmasis aprašė *Thymus* genties rūšių moteriškąjį dvinamiškumą, o nuo 1963 m., kai profesorius G. Valdeyron pradėjo vienalyčių moteriškų augalų stebėjimą Pietų Prancūzijoje siekdamas išaiškinti čiobrelio moteriškojo dvinamiškumo evoliucijos dinamiką ir funkcinę reikšmę, šiuo reiškiniumi susidomėjo daugiau mokslininkų (THOMPSON, 2002). Taip pat C. R. Darvinas pirmasis paskelbė, kad kai kuriose *T. serpyllum* populiacijose yra gausu vienalyčių moteriškų augalų (MANICACCI et al., 1998).

Nustatyta, kad moteriškasis dvinamiškumas ryškiausias tų čiobrelių rūšių, kurios labiau linkusios daugintis sėklomis, ir daug mažesnis vegetatyviškai besidauginančių čiobrelių rūšių (GOGINA, 1983; LOŽIENĖ, 2001). Be to, yra tikimybė, kad branduolinio restauratoriaus genai gali atkeliauti per žiedadulkes (TARAYRE et al., 1997). Vadinas vienalyčių moteriškų augalų tankis populiacijose yra aukštas, nes jie produkuoja vienalyčius moteriškus augalus, kadangi jie gali apsidulkinti vienu ar tuo pačiu hermafroditu kasmet, kas sukelia vienalyčio moteriškojo palikuonio heterozigotiškumo sumažėjimą (THOMPSON et al., 1998) ir tuo pačiu gali pakenkti vienalyčių moteriškų augalų tankio populiacijoje redukcijai kai populiacija tampa senesnė (THOMPSON, 2002). Tos pačios rūšies skirtingose populiacijose moteriškų ir dvilyčių augalų santykis būna skirtingas (DOMMÉE et al., 1983; LOŽIENĖ, 2001).

Rūšyse, kurioms būdingas moteriškasis dvinamiškumas vienalyčių moteriškų augalų dažniai populiacijose gali įvairuoti labai skirtingose ribose: pavyzdžiui, 21–65% *Cucurbita foetidissima*, 0–76% *Beta vulgaris* spp., 1–25% *Plantago lanceolata* ir 5–95% *T. vulgaris* (MANICACCI et al., 1998).

Literatūroje nurodyta, kad mažiau nei 50% vyriškai sterilių individų palikuonių bus vyriškai sterilūs, todėl vyriškai sterilūs individai populiacijose sudarys 50%. Dauguma vyriškai sterilių individų palikuonių yra vyriškai sterilūs. Šis faktas gali būti aiškinamas ryšiu tarp citoplazminių ir branduolinių genų faktorių, veikiant vyriškajam sterilumui. Jeigu vyriškasis sterilumas citoplazminis, bet egzistuoja branduolinis genų restauratorius, kuris gali atsirasti populiacijose, tada vyriškai sterilių individų dalis vyriškai steriliuose palikuonyse gali viršyti 50%. Jeigu nustatytas vyriškasis sterilumas yra tik citoplazminis (t.y. nėra branduolinių genų egzistuojančiose populiacijose, kas gali atkurti vyriškąjį sterilumą iš vyriškai fertilaus augalo palikuonių), tada vyriškai sterilių individų palikuonys bus išskirtinai vyriškai fertilūs individai (GOUYON, VERNET, 1982).

Lytinis fenotipas yra dominuojančių genų ir branduolinių vyriškojo vaisingumo atkūrimo genų kombinacija. Hermafroditai yra savarankiški (THOMSON et al., 1998) (gali daugintis ir kryžminio apdulkinimo, ir savidulkos dėka (GOUYON, VERNET, 1982)) ir gali kentėti imprintingo depresiją. Imprintingo depresijos lygis, rodo, kad vienalyčių moteriškų augalų tankio variacija turės nedidelį poveikį individų heterozigotiškumo lygiui, nežiūrint į teorinius modelius. Tuo pačiu vienalyčiai moteriški augalai turi „autbrydingo pranašumą“ (THOMSON et al., 1998). Dėl autkrosingo pranašumo tarp vienalyčių moteriškų augalų negali egzistuoti savidulka, to pasekoje jų palikuonys nekenčės imprintingo depresijos (THOMPSON, 2002). Taip pat vienalyčiai moteriški augalai neprodukuoja žiedadulkių (THOMSON et al., 1998), todėl jie gali daugintis tik kryžminio apdulkinimo dėka ir jų savidulka negalima (GOUYON, VERNET, 1982). Šie du faktoriai gali privesti prie vienalyčių moteriškų augalų palikuonių produkcijos padidėjimo (THOMSON et al., 1998).

Pagal P. H. GOUYOUN ir PH. VERNET (1982) vienalyčiai moteriški augalai gali išlikti, jeigu jie produkuoja daugiau sėjinukų arba didelio pajėgumo atžalas, nei vyriškai fertilūs augalai.

Nors teigiama koreliacija tarp vienalyčių moteriškų individų ir dvilyčių individų gali būti todėl, kad moteriškasis dvinamiškumas gali būti išsaugotas dėl autbrydingo pozityvaus

poveikio, taip pat įmanomas teigiamas ryšys ir dėl to, kad hermafroditai yra savidulkiai augalai, tačiau žiedadulkių perdavimo rezultate jos tampa erdviškai izoliuotos (THOMSON et al., 1998).

Vienalyčių moteriškų augalų tankis populiacijose kontroliuojamas individų amžiumi, taip pat vienalyčiai moteriški augalai auga tankiai tik labai mažose individų grupėse, ypač kolonizuotose augavietėse. Kolonizacijos metu gali įvykti taip, kad nebus branduolinio restauratoriaus alelių. Todėl lyties tipas bus nulemtas citoplazminių genų (THOMSON et al., 1998), kurie trukdo produkuoti žiedadulkes (EHLERS, THOMPSON, 2004), ir vienalyčiai moteriški augalai produkuos tik vienalyčius moteriškus augalus. Vėlesnis branduolio restauratoriaus alelių pasirodymas, jo veikimas per sėklas arba žiedadulkes, prives prie vienalyčių moteriškų augalų tankio sumažėjimo (THOMSON et al., 1998). Sąryšyje su šiuo faktoriumi, kad dvilyčiams individams yra būdinga mažesnė sėklų produkcija (PUTERBAUGH et al., 1997; GOGINA, 1990), nepriklausomai nuo apdulkinimo būdo ((ar savidulkiai ar buvo sukryžminti) tai paaiškinama tuo, kad jie tam tikrame lygyje yra funkciškai vyriški. Tokia jų padėtis pasireiškia apdulkinimo metu. Dvilyčių augalų sumažėjusi sėklų produkcija susijusi ne tik su nenaudinga savidulka, bet ir nuo bendro sumažėjusio dvilyčių individų vaisingumo (GOGINA, 1990)), vienalyčiai moteriški individai produkuoja 2–3 (5) kartus (ASSOUAD et al., 1978; COUVET et al., 1986; ATLAN et al., 1992; THOMSON et al., 1998) gyvybingesnes sėklas, nei hermafroditai (ASSOUAD et al., 1978; COUVET et al., 1986; THOMSON et al., 1998; THOMPSON, TARAYRE, 2000). Kitoje literatūroje nurodyta, kad vienalyčiai moteriški augalai produkuoja 1,5–3,5 kartus gyvybingesnes sėklas, palyginus su hermafroditais, nors šis vienalyčių moteriškų augalų pranašumas gali varijuoti tarp populiacijų, individų, lyčių ir amžių. Be to, tai leidžia vienalyčiams moteriškiems augalams greitai vystytis jaunose populiacijose. Taip pat išgyvenimas dvejose lytinėse formose yra vienodas, nors tai reikalauja vienalyčių moteriškų augalų augimo ciklo kontrolės natūraliose populiacijose (THOMSON et al., 1998; THOMPSON, 2002).

*Thymus* gentyje sėklų daigumas nepriklauso nuo lyties. Nepilnai subrendusioms sėkloms taip pat būdingas didelis daigumas. Be to, maksimalų dydį pasiekia sėklos esančios centriniuose žieduose, žymiai mažesnes sėklas subrandina šoniniai žiedai (GOGINA, 1990).

*T. pulegioides* moteriškų ( $m = 73 \pm 2,8\%$ ) ir dvilyčių augalų ( $m = 68 \pm 3,4\%$ ) sėklų daigumas labai nesiskiria. Moteriškų augalų sėklų ilgis kinta nuo 0,54 iki 0,88 mm ( $m = 0,72$  mm), plotis – nuo 0,36 iki 0,8 mm ( $m = 0,64$  mm). Dvilyčių augalų sėklų ilgis varijuoja nuo 0,60 iki 0,84 mm ( $m = 0,71$  mm), plotis – nuo 0,52 iki 0,72 mm ( $m = 0,63$  mm). Dvilyčių augalų sėklų parametrai varijuoja mažiau nei moteriškų. *T. pulegioides* moteriškų augalų sėklų masė buvo 17% didesnė nei dvilyčių augalų (LOŽIENĖ, 2001).

**Žiedai.** Natūraliose populiacijose žiedų dydis labai varijuoja tarp dviejų lytinių fenotipų (THOMPSON, 2002). Kaip jau buvo minėta, vienalyčių moteriškų žiedų vainikėlis dažnai mažesnis, be to, jo spalvos blyškesnės ir ilgis trumpesnis, nei hermafroditinių čiobrelių (MANICACCI et al., 1998).

Hermafroditai produkuoja daugiau žiedų, nei vienalyčiai moteriški augalai, kurie neturi dulkinų arba turi tik dulkinų užuomazgas bei neprodukuoja žiedadulkių. Augavietėse su didesniu dvilyčių augalų tankiu, hermafroditai gali daugiau produkuoti žiedadulkių, nei augavietėse su dideliu vienalyčių moteriškų augalų tankiu (THOMPSON, 2002).

Kai kurie vienalyčiai moteriški augalai produkuoja žiedus su redukuotomis vyriškomis struktūromis, todėl vienalyčius moteriškus augalus galima atitinkamai klasifikuoti pagal kuokelių redukcijos fenotipinį pasireiškimą. Kai kurie vienalyčiai moteriški augalai su mažais žiedais neturi pastebimų kuokelių redukcijos (D tipas), kai kurie ant vainikėlio turi nedidelius išsipūtimus bei beveik visada filamentus ( $C_2$  tipas). Trečia grupė pilnai redukuota, bet dulkinės ir filamentai matomi ( $C_1$  tipas). Taigi C tipas ( $C_1$  ir  $C_2$  tipai) turi tarpinius žiedų dydžius. O ketvirta vienalyčių moteriškų augalų grupė su dideliais žiedais turi daugiau ar mažiau išsivysčiusius filamentus ir dulkinės (B tipas). Įmanoma, kad populiacija su dideliais vienalyčių moteriškų augalų žiedais gali daugiausia turėti B tipo vienalyčius moteriškus augalus, o populiacijos grupės su mažais vienalyčių moteriškų augalų žiedais turi D tipo vienalyčius moteriškus augalus (THOMPSON, 2002).

Vienalyčiams moteriškiems augalams yra būdingas žymiai trumpesnės trukmės žydėjimas nei hermafroditams (EHLERS, THOMPSON, 2004).

Bičių, plaštakių čiobrelių lankymas pastebimai varijuoja, taigi apdulkintojų tarpininkavimo atranka gali prisidėti prie skirtumų tarp populiacijų. Be to, nustatyta, kad

hermafroditai patrauklesni bitėms, nei vienalyčiai moteriški augalai, taip pat nebuvo aptikta jokių vienalyčių moteriškų augalų žiedų dydžių traukos efektų bitėms (THOMPSON, 2002).

Taip pat buvo nustatyta, kad skaičius išsiskleidusių vienalyčių moteriškų augalų žiedų teigiamai koreliuoja su hermafroditų produkuojamomis žiedadulkėmis (EHLERS, THOMPSON, 2004).

**Interseksualiniai augalai.** Pasitaiko tarp vienalyčių moteriškų ir dvilyčių čiobrelių interseksualinių augalų, kurie keičia savo lyti ontogenezės metu (GOGINA, 1990).

### 2.3. Gentis Čiobrelis – *Thymus L.*

*Thymus L.* genties augalai – tai žemi, kvapnūs puskrūmiai gulsčiais arba kylančiais, sumedėjusiais stiebais. Žiedus turinčios šakos stačios arba kylančios, žolinės. Lapai smulkūs, įvairaus pavidalo, lygiakraščiai. Jų žiedynai galvutės pavidalo, pailgos arba pertrauktos varpos pavidalo. Žiedai dvilyčiai arba vienalyčiai. Genties *Thymus L.* augalų taurelė varpiška, vamzdiška arba vamzdiškai varpiška, su 10 gyslų, dvilūpė; apatinė lūpa dviskiautė, viršutinė – triskiautė, plati, atsilošusi; taurelės vamzdelio žiotys su plaukelių žiedu. Vainikėlis dvilūpis; viršutinė lūpa plokščia, tiesi, truputį įlenkta, apatinė – triskiautė, su stambesne vidurine skiaute. Kuokeliai 4, išsiskėtę, tiesiais koteliais, ilgesnė už vainikėlį. Vaisiai smulkūs, ovališki, elipsiški arba apskriti (LEKAVIČIUS, 1976).

Lietuvoje savaime auga dvi *Thymus* genties rūšys – *Thymus pulegioides L.* ir *Thymus serpyllum L.* bei jų tarprūšinis hibridas *Thymus × oblongifolius Opiz* (LEKAVIČIUS, 1976; GUDŽINSKAS, 1999).

**Taikomoji reikšmė.** Dauguma *Thymus* genties atstovų – vaistiniai augalai. Jie pasižymi antiseptinėmis, antihelminčinėmis, antimikrobinėmis, antispazminėmis, antioksidacinėmis, atsikosėjimą skatinančiomis savybėmis (VAN DEN BROUCKE, LEMLI, 1981; SENATORE, 1996; TZAKOU, CONSTANTINIDIS, 2005). Dėl fenolių (timolio ir karvakrolio) antibaktericidinių ir antifungicidinių savybių čiobrelių eteriniai aliejai gali būti puikiai taikomi kaip natūralios apsauginės konservavimo priemonės maisto pramonėje (CONNER, BEUCHAT, 1984; KARAPMAR, AKTUG, 1987; SHAPIRO et al., 1994; CURTIS et al., 1996). Kadangi *Thymus* genties augalai pasižymi stipriomis aromatinėmis ir skoninėmis



savybėmis, jų eteriniai aliejai naudojami parfumerijoje (kremų, dantų pastų, muilų, losjonų gamyboje), aerofitoterapijoje, o džiovinta čiobrelių žolė – maisto pramonėje kaip mėsos gaminių, padažų pagardai (BRUNI, MODENESI, 1983; KATSIOTIS, ICONOMOU, 1986; SENATORE, 1996). Čiobreliai gali būti auginami gėlynuose kaip dekoratyviniai ir medingi augalai (JASKONIS, 1989). Senieji Egipto, Rytų Afrikos, Vokietijos, Austrijos, Rytų Europos ir Portugalijos fermeriai naudoja čiobrelį kaip biologinį insekticidą, t.y. augina jį pakaitomis tarp grūdinių kultūrų, kad apsaugotų jas nuo vabzdžių kenkėjų (LETCHAMO et al., 1994).

Šias savybes nuleme čiobrelių eteriniuose aliejuose susikaupiantys cheminiai komponentai, tokie kaip timolis, karvakrolis, p-cimenas, linalolis, geraniolis, 1,8-cineolis ir kiti, kurie yra biologiškai aktyvūs, patiems augalams padeda apsisaugoti nuo mikroorganizmų (SPRECHER, URSBACH, 1983; FARAG et al., 1989; MENPHINI et al., 1993; SALGUEIRO, PROENÇA DA CUNHA, 1993; AESCHBACH et al., 1994; DEIGHTON et al., 1994; MADSEN, BERTELSEN, 1995; KWOK, SHETTY, 1996; WAGNER, WOLF, 1997). *Thymus* genties augaluose eterinio aliejaus kiekis ir komponentų sudėtis skiriasi visos vegetacijos metu (SENATORE, 1996).

#### **2.4. Keturbriaunis čiobrelis (*Thymus pulegioides* L.)**

Keturbriaunis čiobrelis – tai daugiametis, 10–25 cm aukščio augalas. Jo stiebas sumedėjęs, kylantis, ties pamatu išišaknijantis, viršutinė dalis ryškiai keturbriaunė, tik briaunos plaukuotos; pagrindinis stiebas užsibaigia žiedynu, šoninės šakos būna ir žiedinės, ir sterilios, visos stačios arba kylančios, keturbriaunės, jų du priešiniai šonai siauresni, neretai kiek plaukuoti, o kiti du platesni, pliki. *T. pulegioides* lapai trumpakočiai, nuo plačiai kiaušiniškų iki elipsiškų, 5–18 mm ilgio ir 2–10 mm pločio, su taškinėmis liaukomis, pliki arba kartais kiek plaukuoti, ties pagrindu blakstienotu pakraščiu. Keturbriaunio čiobrelio žiedynai susitelkę šakelių viršūnėje, galvutės arba varpos pavidalo, tankūs arba pertraukti, dažniausiai apatiniai menturiai nutolę, o viršutiniai – suartėję; apatinės pažiedės tokios kaip lapai, viršutinės – smulkesnės, trumpesnės už žiedus. *T. pulegioides* taurelė 2,5–4 mm ilgio, išaugančioji, kiek plaukuota, rausvai violetinė arba tamsiai purpurinė; jos danteliai viršūnėje dygliški. Keturbriaunio čiobrelio vainikėlis 4–6 mm ilgio, šviesiai purpurinis, kartais baltas, plikas. Šio augalo vaisiai apskritai elipsiški

arba beveik apskriti, 0,5–0,75 mm ilgio, tamsiai rudi, lygiu paviršiumi. Žydi nuo birželio mėn. pabaigos iki rugsėjo mėn. (LEKAVIČIUS, 1976). Subrendę *T. pulegioides* augalai pagrindinės šaknies dažniausiai neturi arba ji nėra visiškai išreikšta; augalai turi gausius šakniastiebius, iš kurių išaugę pridėtinių šaknų kuokštai (KOTAŃSKA, 1970).

*T. pulegioides* moteriškasis dvinamiškumas ryškesnis nei *T. serpyllum* (LOŽIENĖ, 2001).

**Augavietės.** Keturbriaunis čiobrelis auga atvirose, nepavėsintose augavietėse, labai dažnai šlaitų pievų bendrijose, yra šviesamėgis augalas. Jis aptinkamas beveik visų Lietuvoje aprašytų pievų klasių bendrijose, išskyrus *Molini-Arrhenatheretea elatioris* klasės *Molinietalia caeruleae* eilės ir *Asterea tripolii* klasės bendrijas, nebent čia keturbriaunis čiobrelis įsikuria kaip sporadinė rūšis (LOŽIENĖ, VAIČIŪNIENĖ, 1999). *T. pulegioides* auga sausose pievose, ganyklose, dirvonuose, karbonatinguose šlaituose, kalvose, aukšto lygmens trumpam užliejamose pievose, ant geležinkelių ir kelių pylimų (LEKAVIČIUS, 1976). Keturbriaunis čiobrelis nėra prieraišus konkrečiam dirvožemio rūgštingumui bei dirvožemio derlingumui (SCHMIDT, 1968; LOŽIENĖ, VAIČIŪNIENĖ, 1999). *T. pulegioides* labai nevienodi augaviečių dirvožemio mitybinių elementų kiekybiniai cheminiai rodikliai: azoto kiekis įvairuoja nuo 0,07 iki 2,26%, t.y. nuo nederlingo iki labai derlingo; fosforo kiekis – nuo 39 iki 202 mg/kg, t.y. nuo nederlingo iki vidutiniškai derlingo; kalio kiekis – nuo 24 iki 191 mg/kg, t.y. nuo nederlingo iki derlingo. Keturbriaunio čiobrelio augavietėse humuso kiekis varijuoja nuo 2,3 iki 11,3%, t.y. nuo mažai humusinio iki labai humusinio. *T. pulegioides* dirvožemio rūgštingumas įvairuoja nuo rūgštaus iki silpnai šarminio (pH 4,9–7,6) (LOŽIENĖ, VAIČIŪNIENĖ, 1999). Kaip matyti, keturbriaunis čiobrelis pakenčia tiek rūgščią, tiek neutralią, tiek silpnai šarminę dirvą (SCHMIDT, 1968; LOŽIENĖ, VAIČIŪNIENĖ, 1999).

**Paplitimas.** Ši rūšis paplitusi visoje Europoje, nėra tik Islandijoje, Šiaurinėje Skandinavijoje, Pietinės Iberijos pusiasalyje, Pietinėje Italijoje, Pietinės dalies Balkanų pusiasalyje (SCHMIDT, 1968). Lietuvoje *T. pulegioides* augalai gana dažni visoje respublikoje (LEKAVIČIUS, 1976).

**Taikomoji reikšmė.** Keturbriaunis čiobrelis – medingas, malonaus kvapo, eterinį aliejų kaupiantis augalas. Džiovinta žolė gali būti naudojama arbatai bei vaistams (LEKAVIČIUS, JASKONIS, 1968). *T. pulegioides* eterinis aliejus pasižymi stipriu

antibakteriniu aktyvumu (KOWAL, KRUPIŃSKA, 1979), naudojamas įvairiems medicininiams tikslams kaip antihelminė, atsikosėjimą skatinanti, skrandžio antispazminė priemonė (DE FEO et al., 1992; DE FEO, 1993). Keturbriaunio čiobrelio žaliava vartojama kulinarijoje, konditerijoje, arbatoms, mėsai, dešroms, sriuboms, padažams, marinatams aromatizuoti ir paskaninti. Čiobrelio žaliavos arbata dezinfekuoja virškinimo traktą. Nuoviras vartojamas kosmetikoje odos poroms sutraukti, apvytusiai ir raukšlėtai odai tonizuoti, pilamas į vonią, jis aromatizuoja ir dezinfeluoja odą (JASKONIS, 1996). Keturbriaunio čiobrelio augalai prieš žydėjimą ir žydėjimo metu pasižymi didesniu priešbakteriniu aktyvumu nei po peržydėjimo. Skirtinguose augaluose labai įvairuoja eterinio aliejaus kiekis. *T. pulegioides* sukaupia nuo 0,33 iki 1,21% eterinio aliejaus vaistinėje žaliavoje (TUROWSKA et al., 1951; LEKAVIČIUS, JASKONIS, 1967, 1968), susidedančio iš citolio, karvakrolio, timolio ir kitų komponentų. Be to, joje yra 7% rauginių medžiagų, 17 mg% askorbino rūgšties, organinių rūgščių, 10,7% mineralinių medžiagų (JASKONIS, 1989, 1996). Žydėjimo metu (liepos mėn.) eterinio aliejaus produkcija siekia 0,9–1,57 cm<sup>3</sup>/100 g (KOWAL, KRUPIŃSKA, 1979).

Lietuvoje augantis *T. pulegioides* augalai eteriniame aliejuje sukaupia palyginti didelį timolio ir karvakrolio (farmakologiškai vertingų komponentų) kiekius (LOŽIENĖ et al., 2002, 2003).

## 2.5. Paprastasis čiobrelis (*Thymus serpyllum* L.)

*Thymus serpyllum* yra daugiametis puskrūmis (LEKAVIČIUS, 1976; MACKU, KREIČA, 1981), 10–30 cm ilgio augalas. *T. serpyllum* pagrindinis stiebas gulsčias, sumedėjęs, apskritas, bet kurioje vietoje išsišaknijantis, užsibaigia sterilia palaipa arba retkarčiais žiedine šakute. Paprastojo čiobrelio žiedinės šakos yra trumpos 2–13 cm aukščio, stačios arba kylančios, apskritos arba neryškiai keturbriaunės, ištiesai aplinkui plaukuotos; po žiedynu plaukeliai ilgesni, atsilošę (LEKAVIČIUS, 1976). Šios rūšies augalo lapai maži, tankūs, trumpakočiai, lancetiškos, elipsiškos arba linijinės formos, 4–10 mm ilgio ir 1,2–4 mm pločio, užsibaigia suapvalintu galiuku, jų pagrindo kraštas blakstienotas, apatinėje pusėje stipriai išsišovusios gyslos, paviršius nusėtas taškinėmis liaukomis (JALAS, 1947;

LEKAVIČIUS, JASKONIS, 1969; LEKAVIČIUS, 1976). *T. serpyllum* žiedynai šakelių viršūnėje, dažniausiai galvutės pavidalo, vaisiams atsiradus, kiek pailgėja. Jo taurelė varpiška, 4–4,5 mm ilgio, tamsiai purpurinė, išorinė pusė plaukuota; jos 3 viršutiniai danteliai lancetiški, 2 apatiniai – yliški. Paprastojo čiobrelio vainikėlis beveik dvigubai ilgesnis už taurelę, rausvai violetinis, rausvas arba kartais baltas. Šio augalo vaisiai beveik apskriti, apie 0,6 mm ilgio, tamsiai rudi, lygiu paviršiumi (LEKAVIČIUS, 1976). *T. serpyllum* augant natūraliose augimvietėse, augalo pagrindinė šaknis išlieka per visą vegetacijos laikotarpį; tačiau *Thymus serpyllum* augant kultūroje, intensyvus pridėtinių šaknų vystymasis nustelbia pagrindinę šaknį, ji vystosi silpniau ir trečiaisiais augalo gyvenimo metais apmiršta (GOGINA, 1990). Paprastasis čiobrelis žydi birželio–rugsėjo mėn. (LEKAVIČIUS, 1976). *T. serpyllum* yra polimorfinė rūšis (BARANAUSKAITĖ, REMEIKIENĖ, 1983).

Tyrimai parodė, kad paprastasis čiobrelis skiriasi dideliu morfologinių požymių įvairavimu, kuri gali priklausyti nuo ekologinių faktorių (LEKAVIČIUS, JASKONIS, 1967).

**Augavietės.** *T. serpyllum* augalai auga retuose sausuose pušynuose, viržynuose, smėlio kalvose, šlaituose, skurdžiai apaugusiuose kita augalija, pajūrio ir žemyninėse kopose, ant smėlinių kelių ir geležinkelio sankasų (LEKAVIČIUS, 1976; LOŽIENĖ, 2002). *T. serpyllum* L. augaviečių dirvožemio rūgštingumas gali įvairuoti nuo rūgštaus iki neutralaus (MÁRTONFI, MÁRTONFIOVA, 1996; LOŽIENĖ, 2002); humuso ir cheminių elementų (N, P, K) kiekis skirtingose augavietėse taip pat skiriasi (N 0,05–0,34%, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 47–284 mg.kg<sup>-1</sup>, K<sub>2</sub>O 18–152 mg.kg<sup>-1</sup>, humuso 1,7–7,2%) (LOŽIENĖ, 2002).

**Paplitimas.** *T. serpyllum* paplitęs Skandinavijoje, Vakarų ir Vidurio Europoje, Vakarų ir Rytų Sibire, buvusios Tarybų Sąjungos europinėje dalyje (LEKAVIČIUS, 1976). Taip pat paplitęs Islandijoje ir Britų salose bei Rytų Europos vidurio ir šiaurinėje dalyje. Ši rūšis retai aptinkama Alpėse (JALAS, 1947). Dažnas visoje Lietuvoje, ypač smėlinių dirvožemių rajonuose (LEKAVIČIUS, 1976).

**Taikomoji reikšmė.** *T. serpyllum* yra medingas, eterinį aliejų kaupiantis augalas. Džiovinta žolė vartojama nuo kosulio (MACKU, KREIČA, 1981), esant nemigai, pertusino gamyboje, be to, jis naudojamas parfumerijoje (BYČENNIKOVA, 1965; LEKAVIČIUS, 1976; JASKONIS, 1989, 1996). Daug *T. serpyllum* žolės sunaudojama kulinarijoje, konditerijoje, arbatoms, taip pat mėsai, dešroms, sriuboms, padažams, marinatams paskaninti (JASKONIS,

1989, 1996). Užpilu gydomi uždegimai, mažakraujystė, šlapimo organų ligos. Spiritiniu ekstraktu gydoma anemija, chlorozė, tumoras (JASKONIS, 1996).

*T. serpyllum* žaliavoje būna 0,12-0,27% eterinio aliejaus (LEKAVIČIUS, JASKONIS, 1967; JASKONIS, 1989, 1996), kitame literatūros šaltinyje nurodyta, kad paprastasis čiobrelis sukaupia iki 0,5% eterinio aliejaus (MACKU, KREIČA, 1981), iki 7,4% rauginių medžiagų, 16 mg% askorbino rūgšties, flavanoidų, ursolo, kavos rūgščių, saponinų, karčiųjų ir 9 % mineralinių medžiagų (LEKAVIČIUS, JASKONIS, 1967; JASKONIS, 1989, 1996). Daugiausia eterinio aliejaus antžeminėje dalyje susikaupia augalo žydėjimo metu (KALINKINA et al., 1994). Estijoje surinkto paprastojo čiobrelio eteriniame aliejuje identifikuoti 55 komponentai. Skirtingai nuo užsienio šalių literatūros duomenų timolis ir karvakrolis nėra pagrindiniai paprastojo čiobrelio, augančio Estijoje, eterinio aliejaus komponentai (RAAL et al., 2004). Lietuvoje augantys *T. serpyllum* augalai eteriniame aliejuje nekaupia timolio ir karvakolio, bet sukaupia nemažą kiekį formokologiškai aktyvaus komponento 1,8-cineolio (LOŽIENĖ et al, 1998). Pagrindiniai eterinio aliejaus komponentai: (E)-nerolidolis, kariofileno oksidas, mircenas, (E)- $\beta$ -kariofilenas ir germakranas D (RAAL et al., 2004). Taip pat paprastojo čiobrelio eteriniame aliejuje gausu mirceno, cis- $\beta$ -ocimeno,  $\beta$ -kariofileno (WIDÉN et al., 1977).

## **2.6. *Thymus pulegioides* $\times$ *Thymus serpyllum* (*Thymus* $\times$ *oblongifolius* Opiz)**

Lietuvoje randamas *T. pulegioides* ir *T. serpyllum* tarprūšinis natūralios kilmės hibridas *Thymus*  $\times$  *oblongifolius* Opiz (LEKAVIČIUS, 1976; GUDŽINSKAS, 1999). Taip pat *T.*  $\times$  *oblongifolius* buvo rastas natūraliai augantis Pietų Suomijoje (JALAS, 1947). Tai, jog *T.*  $\times$  *oblongifolius* gali būti *T. pulegioides* ir *T. serpyllum* hibridas, sprendžiama iš jo morfologijos. Nurodoma, kad šis augalas turi *T. serpyllum* augalams būdingų antžeminės dalies morfologinių savybių (t.y. visas stiebas apaugęs plaukeliais, lapai smulkūs (6–7 mm ilgio ir 2,5–3,5 mm pločio) bei trumpi žiedo taurelės viršutiniai dantukai), tačiau jo stiebas ne apvalus, o keturbriaunis kaip ir *T. pulegioides* augalų (JALAS, KALEVA, 1967). *T.*  $\times$  *oblongifolius* pagal morfologinius (ypač lapų plotį, ilgį, žiedynų ilgį) ir lapo epidermio anatominius požymius užima tarpinę padėtį (LEKAVIČIUS, 1976; LOŽIENĖ, KAMAŠINA,

2006; KAMAŠINA, LOŽIENĖ 2009). Manoma, kad šis augalas yra sterilus, nes nebuvo pastebėta sėklų produkcija (JALAS, KALEVA, 1967). C. D. PIGOTT (1954) pasisėkė sukurti tarprūšinį hibridą tarp *T. pulegioides* L. ir *T. serpyllum* L., bet jis nežydėjo dviejų metų bėgyje.

*T. × oblongifolius* augalai kaupiamo eterinio aliejaus kiekio (0,53–0,78%) bei cheminės sudėties atžvilgiu taip pat užima tarpinę padėtį tarp *T. serpyllum* ir *T. pulegioides* augalų, kadangi kaupia timolį ir karvakolį (kaip *T. pulegioides* augalai) ir 1,8–cineolį (kaip *T. serpyllum*) (LEKAVIČIUS, JASKONIS, 1968; LOŽIENĖ et al, 2002).

*T. × oblongifolius* augaluose buvo nustatytos  $2n=26$  chromosomų skaičius (LOŽIENĖ, MÁRTONFIOVA, 2004). Literatūroje nurodoma, kad *T. serpyllum* L. turi  $2n=24$  (JALAS, 1948; JALAS, POHJO, 1965; MÁRTONFI, MÁRTONFIOVA, 1996), o *T. pulegioides* L. –  $2n=28$  (JALAS, 1948; JALAS, POHJO 1965; JALAS, KALEVA, 1966, 1967; TRELA-SAWICKA, 1970; CAMPO, ROMANO, 1995; MÁRTONFI, MÁRTONFIOVA, 1996) chromosomų skaičių. Kadangi šio hibrido chromosomų skaičius užima tarprūšinę padėtį tarp *T. pulegioides* ir *T. serpyllum* augalų, tai taip pat parodo, kad šios rūšys gali būti įvardijamos *T. × oblongifolius* tėvinėmis rūšimis (LOŽIENĖ, MÁRTONFIOVA, 2004).

**Augavietės.** Lietuvoje *T. × oblongifolius* auga natūraliai, dažniausiai tose augavietėse, kuriose drauge arba netoliese viena nuo kitos auga *T. serpyllum* ir *T. pulegioides* rūšys (LEKAVIČIUS, JASKONIS, 1968; LEKAVIČIUS, 1976; LOŽIENĖ, VAIČIŪNIENĖ, 1999).