

ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМ. М.Г. ХОЛОДНОГО  
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

**СКРИПЕЦЬ ХРИСТИНА ІГОРІВНА**



УДК 582.52:581.3: 581.41:581.84:581.543

**РЕПРОДУКТИВНА БІОЛОГІЯ *GLADIOLUS IMBRICATUS* L.  
ТА *IRIS SIBIRICA* L. (IRIDACEAE JUSS.)**

Спеціальність 03.00.05 – ботаніка

**Автореферат**  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

Київ – 2021

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі ботаніки біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка

**Науковий керівник:**

**Одінцова Анастасія Валерівна,**

кандидат біологічних наук, доцент кафедри ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка.

**Офіційні опоненти:**

**Гайдаржи Марина Миколаївна,**

доктор біологічних наук, старший науковий співробітник, директор ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Навчально-наукового центру «Інститут біології та медицини», Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

**Жигалова Світлана Леонідівна,**

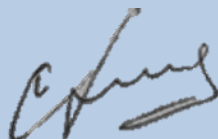
кандидат біологічних наук, науковий співробітник відділу систематики та флористики судинних рослин Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного.

Захист відбудеться «*1*» *березня* 2021 р. о *13<sup>00</sup>* годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.211.01 Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України за адресою: 01024, м. Київ, вул. Терещенківська, 2.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України за адресою: 01601, м. Київ, вул. Терещенківська, 2.

Автореферат розісланий «*27*» *січня* 2021 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
канд. біол. наук



С.О. Нипорко

## **ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ**

**Актуальність теми.** Основним завданням сучасних біологічних наук, яке сформульоване в Конвенції про біологічне різноманіття та інших міжнародних і вітчизняних документах і рішеннях, спрямованих на розв'язання проблем, пов'язаних з охороною рослинного світу, є розроблення основних методів та стратегічних напрямків збереження видів рослин, які потребують охорони (Convention ..., 1993; The Global Strategy ..., 2010; Закон України «Про рослинний світ», 1993). Зниження кількості й чисельності популяцій таких видів зумовлене як антропогенним навантаженням, так і їхніми біологічними та ценотичними особливостями (Guide ..., 1998).

Основними причинами загроженості двох досліджених видів флори України з родини Iridaceae Juss. – *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L., вважаються пасовищне та рекреаційне навантаження, зривання на букети, викопування підземних частин, осушувальна меліорація з наступним розорюванням територій (Червона книга, 2009). У Червоній книзі України (2009) природоохоронний статус обох видів визначений, як «вразливий». Репродуктивні особливості цих видів викликають великий інтерес в українських (Гнатюк та ін., 2012; Подорожний, 2012; Zhygalova et al., 2012, 2013) та іноземних дослідників (Chelariu et al., 2011; Jõgar et al., 2008; Kostrakiewicz et al., 2002, 2007, 2008, 2014; Kubikov et al., 2011; Szöllösi et al., 2009, 2010, 2011). Проте попередні дослідження в основному були зосереджені на популяційних та екологічних характеристиках репродуктивного циклу, натомість антекологічні аспекти, як і морфологічні адаптації до запилення і дисемінації, залишались поза увагою.

Актуальність даної роботи зумовлена необхідністю виявлення нових закономірностей розвитку генеративних структур і встановлення критичних аспектів репродуктивного циклу – сукупності послідовних і взаємопов'язаних процесів розвитку елементів квітки, процесів цвітіння, запилення, ембріогенезу, дисемінації та проростання насінин, що дозволить підібрати методи покращення заходів з охорони і збереження загрожених видів.

### **Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.**

Дисертаційна робота виконана на кафедрі ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка з 2012 по 2019 рік згідно з планом підготовки аспіранта в межах наукових тем: «Фіторізноманіття заходу України – стан та антропогенна трансформація» (№ державної реєстрації роботи 0112U003526), «Порівняльні анатомо-морфологічні дослідження васкулярної системи квітки дводольних та однодольних покритонасінних» (№ державної реєстрації роботи 0112U003527) (2012-2016) та «Морфологічні та популяційні аспекти репродукції покритонасінних рослин» (№ державної реєстрації роботи 0117U001403) (2017-2021).

### **Мета і завдання дослідження**

*Мета роботи* – виявити особливості всіх стадій репродуктивного циклу та встановити найбільш критичні аспекти репродукції *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L., які зумовлюють низьку ефективність насінневого і вегетативного розмноження цих видів в природних локалітетах.

**Для досягнення мети поставлено наступні завдання:**

1. З'ясувати морфологічні та анатомічні особливості суцвіття, квітки, насінини і плоду у зв'язку із функціями запилення та дисемінації.
2. Вивчити розвиток і функціональний стан чоловічого і жіночого гаметофіту.
3. Вивчити особливості антекології та фенологію *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* у модельних популяціях.
4. Вивчити процеси плодоношення, насінневу продуктивність, особливості дисемінації у природних умовах.
5. Оцінити ефективність здійснення всіх етапів репродуктивного циклу в природних популяціях.

**Об'єкт дослідження** – особини *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* в модельних популяціях.

**Предмет дослідження** – будова репродуктивних структур, особливості репродуктивного циклу і природного відновлення *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*.

**Методи дослідження** – експедиційно-польовий метод, методи польового і лабораторного експерименту, фенологічні спостереження, популяційні, анатомо-морфологічні, біометричні, цитоембріологічні й антекологічні методи.

**Наукова новизна одержаних результатів.** Вперше надано комплексний опис репродуктивної біології *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* і виявлено найбільш вразливі стадії репродуктивного циклу та фактори, які впливають на репродукцію цих видів у природних умовах Заходу України. Нами виявлені нові факти щодо структури суцвіття, мікроморфології квітки, насінини і плоду. Вперше вивчена мікроморфологія квітки обох видів (в тому числі, гістологічна будова нектарника, стилодіїв та приймочки), описані окремі стадії розвитку мікроспорангіїв і насінних зачатків. Вперше досліджені динаміка та тривалість цвітіння на рівні популяції, індивідуума та квітки, встановлені типи і способи запилення та структурні адаптації до них. Експериментальним шляхом підтверджено явище самонесумісності у *Iris sibirica*. Вперше вивчені анатомічна будова оплодня та насінини, з'ясовані структурні пристосування до способів дисемінації. Вперше здійснена періодизація процесу плодоношення та проведені фенологічні спостереження в умовах Заходу України.

**Практичне значення отриманих результатів.** Результати дослідження можуть становити основу для розробки заходів з охорони вразливих видів – *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*. Результати порівняльно-морфологічного аналізу можуть бути використані при вирішенні окремих питань систематики і філогенії родини Iridaceae. Препарати квіток і дані про їхню будову використовуються в навчальному процесі на кафедрі ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка при викладанні курсів: «Ботаніка», «Студентська наукова робота», «Проблемні аспекти сучасної ботаніки», «Філогенія та еволюція рослин», «Великий практикум з ботаніки». Матеріали дисертації можуть бути використані при підготовці характеристики досліджених видів у визначниках та регіональних Червоних списках. Використання результатів підтверджується відповідними документами.

**Особистий внесок здобувача** Здобувач провів аналіз наукової літератури, планування експериментальних і польових робіт, проведення морфологічних, анатомічних, антекологічних і цитоембріологічних досліджень, фенологічних і популяційних спостережень, самостійно зібрав матеріал. В ході роботи були власноруч виготовлені постійні і тимчасові мікропрепарати та здійснений аналіз отриманого матеріалу. Вибір теми, розробка методологічного підходу, програми досліджень та узагальнення результатів здійснено у співпраці з науковим керівником. Результати дослідження викладені в публікаціях і в тексті дисертації, написаних самостійно, на підставі власних досліджень і за участю наукового керівника.

**Апробація результатів дисертації.** Результати дисертаційної роботи були представлені на конференціях: II, III Міжнародній науковій конференції з морфології рослин «Сучасна фітоморфологія» (Львів, 2013 р., 2014 р.), X, XIII Міжнародній науковій конференції студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 2014 р., 2017 р.), Всеросійській науковій конференції з міжнародною участю «Карпология і репродуктивна біологія вищих рослин», присвяченій пам'яті професора А. П. Мелікяна (Москва, 2014 р.), Міжнародній конференції молодих учених, присвяченій 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова: «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Полтава, 2015 р.), VI відкритому з'їзді фітобіологів Причорномор'я (Херсон-Лазурне, 2015 р.), Міжнародній науковій конференції «Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах та дендропарках», присвяченій 80-річчю від дня заснування Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка НАН України (Київ, 2015 р.), VII міжнародній конференції молодих вчених, аспірантів, студентів «Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція» (Одеса, 2015 р.), IV Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів і молодих вчених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології» (Вінниця, 2016 р.), IV міжнародній конференції «Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій» (Київ, 2016 р.), а також були оприлюднені у вигляді звітів про наукову роботу і щорічно доповідалися на семінарах кафедри ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка.

**Публікації.** Результати роботи викладені у 18 наукових роботах. Серед них одна стаття, що входить до наукометричної бази Scopus, п'ять статей у фахових виданнях, рекомендованих МОН України, дві статті у інших виданнях України, дев'ять тез у матеріалах вітчизняних та міжнародних конференцій та з'їздів, а також одна публікація в інших виданнях.

**Структура та обсяг роботи.** Дисертація складається з вступу, п'яти розділів, висновків, списку використаних джерел та двох додатків. Загальний обсяг дисертаційної роботи викладено на 227 сторінках, рисунків 79, таблиць 15. Список використаних джерел нараховує 281 найменування, з них 199 - кирилицею, 82 - латиницею.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНИХ СТРУКТУР ТА ПРОЦЕСІВ В РОДИНІ IRIDACEAE (огляд літератури)

**Сучасний рівень вивчення репродуктивної біології представників родини Iridaceae.** Репродуктивні процеси в родині Iridaceae вивчали достатньо широко в Південній Африці та частково в Європі (Kubicki et al., 2006; Szöllösi et al., 2009, 2010; Wilson et al., 2011). Велику увагу присвячено вивченню морфології квітки та антекологічних аспектів видів з південної Сахари (Goldblatt et al., 2006, 2008). В Європі здебільшого вивчалися представники роду *Gladiolus* та *Iris* в таких країнах, як Польща, Чехія, Угорщина. Були виявлені нові локалітети видів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*, а також досліджені їх фенологічні особливості (Chelariu et al., 2011; Jõgar et al., 2008; Kubíkov et al., 2011; Kostrakiewicz et al., 2007, 2008). В *Iris sibirica* з'ясовані особливості морфологічної структури квітки та будова суцвіття (Szöllösi et al., 2009, 2010), проведені каріологічні та фенологічні дослідження (Миронова и др., 2013). В Російській Федерації було вивчено будову та розвиток насінного зачатку *Iris sibirica* (Бенсеитова, 2009; Дорофеева, 2013) та насінневу продуктивність, плодоношення і морфологію насінин (Чугаева 2003, 2006).

**Особливості репродукції представників родини Iridaceae флори України.** Аналізуючи літературні дані щодо репродуктивної біології представників родини Iridaceae в Україні, слід зауважити, що серед усіх родів найбільш дослідженим є рід *Crocus* (Мигаль, 2002; Кушнір 2015). В обох досліджуваних нами видів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* детально вивчений онтогенез в умовах культури (Гнатюк та ін., 2012; Подорожний, 2012). У *Gladiolus imbricatus* вивчено мікроморфологію органів (листяної пластинки, насінин та ультраструктуру пилкових зерен) (Zhygalova et al., 2013), поширення в Україні (Лукаш та ін., 2007; Борсукевич та ін., 2016), з'ясовані лікарські властивості та хімічний склад усіх частин рослини (Крвавич, 2014, 2016). Основні дослідження *Iris sibirica* зосереджені на виявленні нових популяцій та з'ясуванні їхньої структури і динаміки (Козир, 2009; Лукаш та ін., 2010; Подорожний, 2012; Shynder, 2013; Zhygalova et al., 2012). Ембріологія в обох видів вивчена недостатньо.

**Сучасні концепції репродуктивної біології рослин.** Для дослідження репродуктивного циклу ми використовували концепцію динамічної антекології В.М. Голубєва і Ю.С. Волокітіна (Голубев, Волокитин, 1986 а, б, в). Відповідно до цієї концепції, розглядається не лише морфологія квітки і її роль в перехресному запиленні, але й її зміни в процесі цвітіння. Основні принципи концепції – динамічне поєднання різних типів і способів запилення як прояв репродуктивної стратегії виду в різних умовах існування ценопопуляцій та переважання самозапилення.

Важливою частиною репродуктивного циклу є плодоношення і морфогенез плоду, результати дослідження яких дають можливість доповнювати дані про репродуктивні процеси. Розроблена А.В. Бобровим та ін. (Бобров и др., 2009) гістогенетична стратегія дослідження плоду дає можливість проаналізувати анатомічну структуру перикарпію, яка є стабільною і не зазнає якісних змін під впливом зовнішнього середовища, на відміну від морфологічної будови плоду.

У своїй роботі ми спиралися на концепції у репродуктивній біології рослин в Україні, досягнуті школою, заснованою професором С.В. Шевченко, яка зробила

великий внесок у вивчення репродуктивного циклу і виявлення його критичних етапів у низки рослин флори Криму (Шевченко, 2009; Шевченко и др. 2010).

Отже, незважаючи на різнобічність та численність аспектів вивчення репродукції представників родини Iridaceae, на даний момент залишаються не розкриті питання репродуктивної стратегії окремих її видів.

Дані про певні етапи репродуктивного циклу *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (зокрема, про мікоморфологію квітки і плоду, антекологію, плодоношення і дисемінацію) доцільно доповнити для вирішення проблем, пов'язаних із збереженням генофонду та відтворенням популяції цих видів.

## МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктами досліджень було обрано рідкісні види родини Iridaceae: *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*. Обидва види занесені до Червоних книг Республіки Білорусь (2006), Литви (2007), Латвії (1998), Молдови (2003), а *Iris sibirica* ще до Червоної книги Російської Федерації (2008) та Червоного списку Словаччини (2014).

Основні дослідження проводились на модельних популяціях *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*, а також в колекції «Карпатські рослини» Ботанічного саду Львівського національного університету імені Івана Франка в 2012-2018 роках.

Модельні популяції *Gladiolus imbricatus* розташовані:

1) с. Кострино (Великобerezнянський район, Закарпатська область), на території Ужанського національного природного парку, біля насипу залізничної колії на сінокосній луці поблизу лісу;

2) м. Сколе (Сколівський район, Львівська область), на території Національного природного парку «Сколівські Бескиди», на луці поблизу р. Павлів.

Модельні популяції *Iris sibirica* розташовані:

1) с. Ролів (Дрогобицький район, Львівська область), в північно-західних околицях села, на заболоченій луці поблизу каналу;

2) с. Надітичі (Миколаївський район, Львівська область), в околицях села, на вологій заболоченій луці, поблизу колії (Сенів, 2017).

Популяції обирали, шукаючи (враховуючи) найменше порушені локалітети, найбільше віддалені від людських поселень і туристичних маршрутів.

Морфологічний опис структурних елементів квітки та суцвіття складали згідно з термінологією З.Т. Артюшенко, А.А. Федорова (1975, 1979). Вивчення морфології квіток здійснювали за допомогою бінокулярної лупи МБС-10. Вивчення динаміки цвітіння здійснювали за методом «паспортизації», запропонованої В.В. Старіковою (1963). Фенологічні спостереження проводили за методикою І.Н. Бейдемана (1974). Біологію цвітіння та запилення вивчали за методиками А.Н. Пономарьова (Пономарев, 1960), В.М. Голубєва і Ю.С. Волокітіна (Голубев, Волокітин, 1986 а, б, в). Проростання пилку на приймочці досліджували згідно з методикою, викладеною в роботі J.H. Williams (2009), модифікованою нами. Підрахунок пилкових зерен проводили згідно з методикою, викладеною в роботі М.С. Нуралієва (Нуралієв, 2012) та удосконаленою нами. Фертильність пилку визначали ацетокарміновим методом (Барыкина и др., 2004).

Генеративні структури рослин на різних стадіях розвитку збирали і фіксували у фіксаторі Чемберлена (90:5:5) та 70 % спирті. Постійні препарати виготовляли за

загальноприйнятими цитоембріологічними методиками (Паушева 1990; Барыкина и др. 2004), з товщиною зрізів 7-15 мкм. Препарати фарбували декількома способами: гематоксиліном за Гейденгайном або Маєром, сафраніном та AstraBlau (Барыкина и др. 2004); час фарбування постійних препаратів підбирали експериментальним шляхом. Мікроскопічні дослідження проводили за допомогою світлового мікроскопа марки MICROMED XS – 2610. Мікрофотографії виготовляли за допомогою мікрофотонасадки PC-окуляр Bresser VGA 640x480 (Німеччина), AmScope 3.7. та камери CANON IXUS 9515. Рисунки зрізів виготовляли за допомогою рисувального апарату PA-2. У роботі використано концепцію вертикальної зональності гінецеїв В. Ляйнфелльнера (Leinfellner, 1950). Для аналізу структури септального нектарника застосовували концепцію його вертикальної зональності (Одінцова, 2013).

Періодизацію плодоношення досліджували за методикою Р.Є. Левіної (Левина, 1963, 1967, 1970). Для опису морфологічної будови плоду і насінин використовували термінологію А.Ф. Артюшенко, А.А. Федорова (1986), А.Ф. Артюшенко (1990). Морфологічний аналіз плоду та насінин проводили згідно з термінологією А.Ф. Артюшенко (1986). Структуру перикарпію плодів аналізували згідно з роботою А.В. Боброва зі співавторами (2009). Оцінку насінневої продуктивності проводили протягом трьох років (2013-2016) за методиками, розробленими Р.Е. Левіною (Левина, 1960), Т.А. Работновим (1960), І.В. Вайнагієм (1974) та Ю.А. Злобіним (2013). Репродуктивний успіх трактували за Ю.А. Злобіним (2013). Схожість та особливості проростання насіння досліджували за методиками І.В. Вайнагія (1961, 1973) та М.К. Фірсової (1955, 1977). Вікову структуру ценопопуляції вивчали за методикою Т.А. Работнова (1960). Метеорологічні дані були отримані з інтернет-сайту архіву погоди ([http://rp5/Архів\\_погоди](http://rp5/Архів_погоди)). Статистичну обробку даних проводили за допомогою програми Microsoft Excel 2010.

## МОРФОЛОГІЯ КВІТКИ ТА ЕКОЛОГІЯ ЗАПИЛЕННЯ

**Морфологічна організація суцвіття.** Виявлено, що протягом онтогенезису суцвіття *Gladiolus imbricatus* двічі змінює свій габітус за рахунок відхилення оцвіттини всіх розкритих квіток в один бік (рис. 1А): під час цвітіння суцвіття однобічне, а в період бутонізації і плодоношення – двобічне. Тобто, суцвіття *Gladiolus imbricatus* виявляє інваріантність морфологічної будови і являє собою просту колосоподібну китицю з квітками, розміщеними на дуже коротких квітконіжках. Приквітки і профіли в суцвітті *Gladiolus imbricatus* зберігаються протягом усього періоду онтогенезу.

Суцвіття *Iris sibirica* складається з 1–3 віялоподібних малоквіткових монохазіїв і характеризується значною морфологічною поліваріантністю за кількістю квіток, їхнім розміщенням у парціальних суцвіттях і порядком зацвітання (рис. 1Б). Найчастіше зустрічались п'ятиквіткові суцвіття з двох складних монохазіїв. Вперше виявлено, що покривні листки монохазіїв в *Iris sibirica* опадають на початку цвітіння, а приквітки зберігаються до середини періоду дозрівання плодів. Усі листки у суцвіттях *Iris sibirica*, крім приквіток найнижчих квіток складних монохазіїв, мають будову профілів (два килі).

**Морфологічна організація квітки.** Виявлено, що квітки *Gladiolus imbricatus* мають дуже короткі квітконіжки. Квітка – злегка зигоморфна, широко-двогуба, з



простою оцвітиною, тичинки і стовпчик розміщені під верхньою губою. З літератури відомо, що гінецей синкарпний, зав'язь нижня, тригнізда, в обрисах оберненояйцеподібна. Стовпчик *Gladiolus imbricatus* довгий, на верхівці розділений на три короткі стилодії білого кольору, на їхньому внутрішньому боці розміщена приймочкова поверхня, яка по краю вкрита великою кількістю папіл, що оточують канал. В основі стовпчика виявлений септальний нектарник об'єднаного типу, який розміщується від основи гемісимплекатної зони до даху зав'язі, його щілини прямі, не звивисті (рис. 2А, Б).

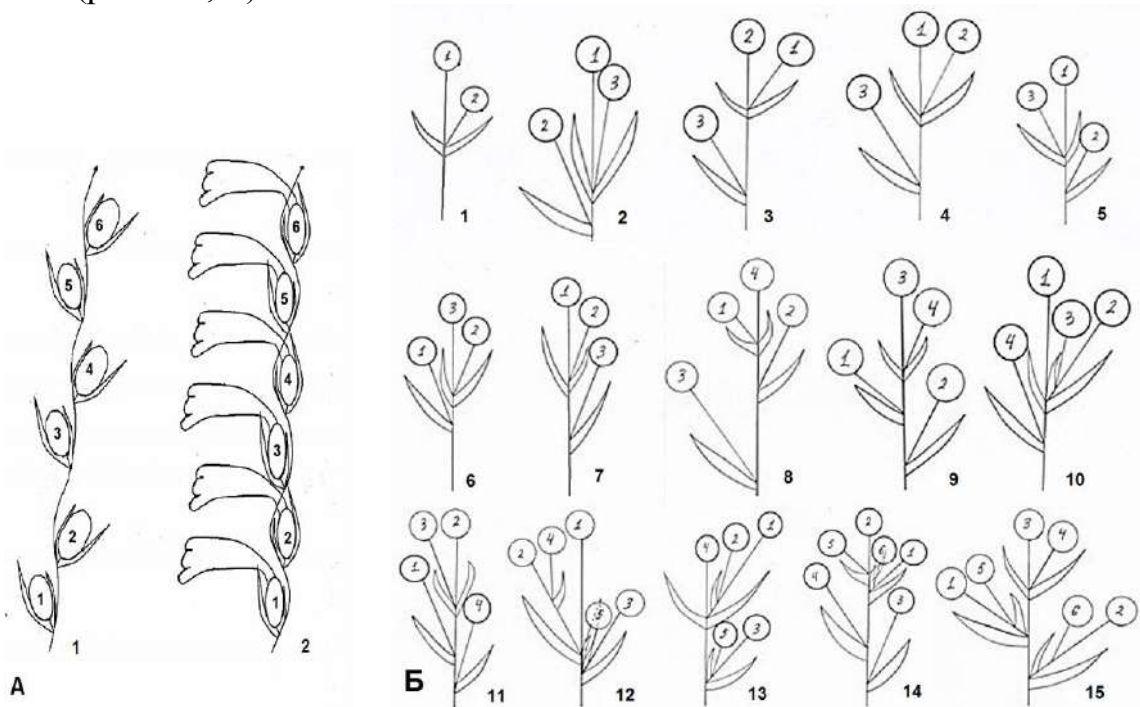


Рис. 1 А – Габітус суцвіть *Gladiolus imbricatus* на стадіях бутонізації та плодоношення (1) і цвітіння (2), Б – Схеми суцвіть *Iris sibirica* з різною кількістю квіток (покритні листки верхнього і нижнього суцвіть не вказані)

Квітка *Iris sibirica* складається з трьох окремих зигоморфних одиниць – мерантиїв, які вперше описав Г. Мюллер у 1888 році у всіх представників роду *Iris* (Goldblatt et al. 2006). В *Iris sibirica* гінецей синкарпний, зав'язь видовжена, опукло трикутна, стовпчик розділяється на три пелюсткоподібні лопаті (стилодії). Стилодії плоскі, видовжені, по верхньому краю нерівнозубчасті, дволопатеві. Кожен стилодій на верхівці між лопатями формує маленьку трикутну приймочку. В центральній частині стилодія проходить напівзамкнутий канал, який є продовженням гнізда зав'язі і слугує для росту пилкових трубок. Верхня поверхня каналу сформована вільними краями плодолистка, які лише злегка торкаються один одного, а на верхівці стилодія формують дві його лопаті. На внутрішній поверхні квіткової трубки виявлений перигональний нектарник, який вкритий сосочкоподібними клітинами (рис. 2 В, Г). В обох видів є нектарники мезофільного типу, рясно збагачені провідними пучками (рис. 2 А, В), що характеризує квітки обох видів як нектарні квітки, які пропонують основною винагородою запилювачу нектар.

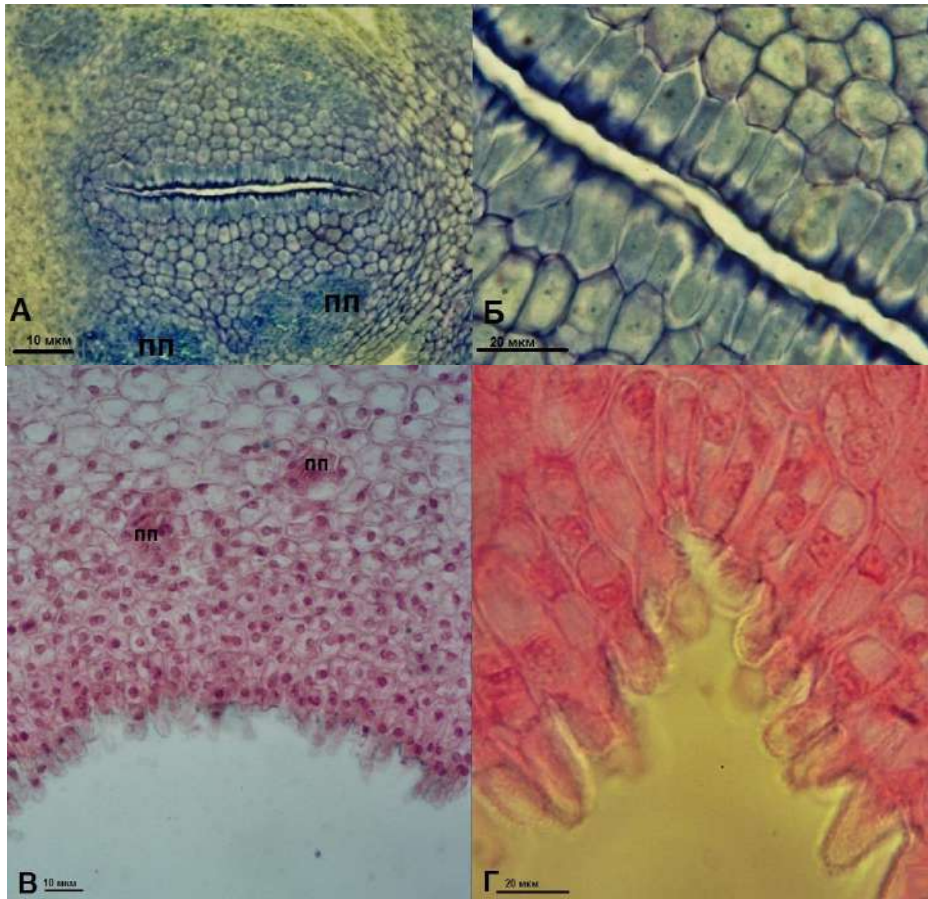


Рис. 2 Гістологічна структура септального нектарника *Gladiolus imbricatus* (А, Б) та перигонального нектарника в *Iris sibirica* (В, Г): пп – провідні пучки

**Особливості генеративних структур.** Нами вперше досліджено ембріологічні процеси в *Gladiolus imbricatus*. Розвиток стінки пиляка відбувається за комплікатною варіацією доцентрового типу в бутоні та має чотири шари (екзотецій, ендотелій, серединний шар і тапетум), тапетум секреторного типу і двоклітинні зрілі пилкові зерна. Розвиток пилкового зерна відбувається за *Triglochin*-типом. Встановлено, що насінний зачаток *Gladiolus imbricatus* анатропний, красинуцелятний, бітегмальний з фунікулярним обтуратором. Зовнішній інтегумент багат шаровий, внутрішній – двошаровий. Мікропіле сформоване внутрішнім інтегументом. Гіпостаза не виражена. В *Gladiolus imbricatus* розвивається зародковий мішок *Polygonum*-типу, видовжено-овальної форми.

Нами вперше виявлено, що в *Iris sibirica* розвиток чоловічого гаметофіту і стінки пиляка відбувається в бруньці відновлення. Стінка сформованого пиляка складається з екзотеція, ендотеція, серединного шару і тапетума. На стадії бутону пилкові зерна сформовані.

В *Iris sibirica* насінний зачаток анатропний, красинуцелятний з фунікулярним обтуратором. Зовнішній інтегумент 4-8 шаровий, внутрішній – двошаровий. Мікропіле сформоване внутрішнім інтегументом. Гіпостаза утворена дрібними клітинами. Зародковий мішок семиклітинний і восьмиядерний, видовжено-округлої форми (табл.1). Зокрема, отримані нами дані щодо розвитку жіночого гаметофіту і насінного зачатка, співпадають з даними В.Ю. Дорофєєвої (2012, 2013).

**Характеристика ембріологічних ознак в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica***

Ознаки	<i>Gladiolus imbricatus</i> L.	<i>Iris sibirica</i> L.	
<b>Чоловіча сфера</b>			
Розвиток стінки пиляка відбувається	в бутоні	в бруньці відновлення	
Тип формування стінки мікроспорангію	доцентровий	не досліджено	
Число шарів у сформованій / в зрілій стінці пиляка	4 / 4	4 / 4	
Кількість серединних шарів	1-2		
Товщина стінки пиляка сформованого / зрілого (мкм)	200/100	250/120	
Тип тапетума	клітинний, секреторний		
Тип формування мікроспор	сукцесивний	не досліджено	
Тип тетрад	тетраїдальні, ізобілатеральні	не досліджено	
Тип зрілих пилкових зерен	2-клітинні		
<b>Жіноча сфера</b>			
Кількість насінних зачатків у зав'язі	29-55	75-101	
Тип насінного зачатка	анатропний, красинуцелятний, бітегмальний		
Розміри насінного зачатка в квітці, мкм	довжина	2500	1500
	ширина	1200	1000
Кількість шарів зовнішнього інтегументу	5-11	4-8	
Кількість шарів внутрішнього інтегументу	2		
Мікропіле	видовжене	вкорочене	
Тип розвитку зародкового мішка	<i>Polygonum</i> -тип		
Форма зародкового мішка	овальний видовжений	округлий	
Нуцелярний ковпачок	відсутній	12 шаровий	
Специфічні структури насінного зачатка	фунікулярний обтуратор		

**Антекологічний етап репродуктивного циклу.** За нашими даними, в *Gladiolus imbricatus* цвітіння в обох модельних популяціях триває близько чотирьох тижнів. За терміном зацвітання вид належить до літньо-квітучого типу. Цвітіння одного генеративного пагона становить 10-12 днів, а квітки – чотири доби, тобто вид належить до групи довгоквітучих видів. Нами вперше описаний механізм цвітіння квітки:

I доба — квітка напіврозкрита, нижні листочки оцвітини відігнуті, верхні – прикривають пиляки, теки пиляка заповнені великою кількістю пилку, який експонується назовні. Лопаті приймочки сильно зімкнуті і стовпчик досягає середини довжини пиляків.

II доба — стовпчик видовжується і звисає нарівні з пиляками. О 18-20 год. вечора лопаті приймочки звисають над пиляками, приймочка стає трипроменевою.

III доба — відбувається самозапилення. Теки пиляків розкриваються повністю, приймочка розташована під пиляками.

IV доба — пиляки порожні, квітка в'яне о 14 год. (рис. 3).

Для підтвердження самозапилення в *Gladiolus imbricatus*, нами було проведено експеримент на проростання пилку на приймочці за різних умов: при штучному

запиленні автогенним і ксеногенним пилком в 1-й день цвітіння і автогенним – в останній день цвітіння, та при природному запиленні автогенним пилком (ізолювані квітки з пиляками) і ксеногенним пилком (не ізолювані емаскульовані квітки) в 1-й і останній день цвітіння (табл. 2). В результаті ми виявили, що запилення автогенним пилком в останній день цвітіння призводить до росту пилкових трубок на приймочці *Gladiolus imbricatus* при штучному та природному запиленні. При природному запиленні ізолювані квітки з пиляками в *Gladiolus imbricatus* в перший день цвітіння не мали пилкових зерен на приймочці. Проте в останній день цвітіння на приймочці *Gladiolus imbricatus* були виявлені пилкові зерна з довгими пророслими пилковими трубками, що підтверджує здатність цього виду до самозапилення в межах квітки (автогенія) наприкінці цвітіння шляхом контактофілії.

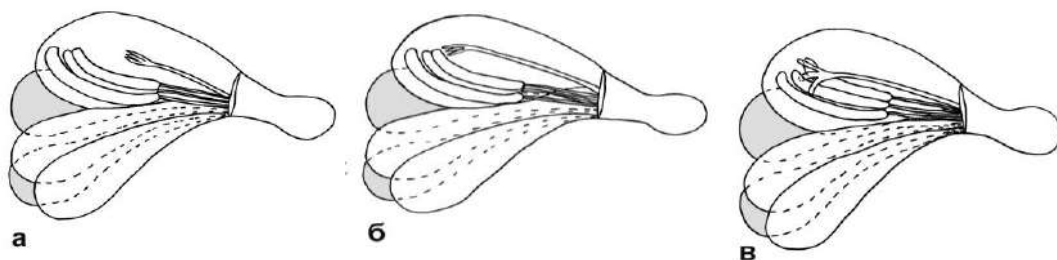


Рис. 3 Взаєморозміщення пиляків і приймочки протягом цвітіння квітки *Gladiolus imbricatus* (один зовнішній листочок оцвітини видалений): а – 1-й день; б – 2-й день; в – 3-й день цвітіння

Запилення у *Gladiolus imbricatus* здійснюється шляхом мелітофілії на початку та кінці цвітіння і шляхом контактної автофілії – наприкінці цвітіння. Основним запилювачем в обох популяціях є бджола (*Apis mellifera* (Linnaeus, 1758)). Винагородою для запилювача на початку цвітіння є пилок, а згодом – нектар, що виділяється з отворів септального нектарника в основі стовпчика. Р/О-індекс у *Gladiolus imbricatus* у 1-ї і 14-ї квіток є майже однаковий (796 проти 787). Фертильність пилку в обох популяціях висока понад 80%.

В обох популяціях *Iris sibirica* цвітіння триває близько чотирьох тижнів. За періодом цвітіння цей вид є пізньо-весняно квітучою рослиною. Цвітіння квітки триває півтори доби (32 год.), що відповідає дводенноквітучим рослинам. Ми виявили, що квітка *Iris sibirica* розкривається в суху погоду біля 6 год. ранку, один пиляк розкривається близько 9 год. ранку, а в полудень одночасно – два інших пиляки. Спочатку розкривається одна тека пиляка і через годину – інша. Виявлено, що кожний з трьох мерантіїв квітки *Iris sibirica* відвідується комахами лише один раз. Визначені нами показники чоловічого (кількість і фертильність пилку) і жіночого репродуктивного успіху (кількість насінних зачатків) в *Iris sibirica* є більшими у квіток першого порядку, порівняно з квітками п'ятого порядку, так само як і Р/О-індекс (515 проти 338). Фертильність пилку в *Iris sibirica* висока та становить понад 80%.

Основним запилювачем в *Iris sibirica* є бджола (*Apis mellifera* (Linnaeus, 1758)), а також квітки відвідують джміль (*Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758)) і твердокрилі (*Variimorda villosa* (Schrank, 1781), *Phyllopertha horticola* (Linnaeus, 1758), *Lasius niger* (Linnaeus, 1758)).

Для з'ясування можливості самозапилення нами було проведено експеримент. Пилок на приймочці ізольованої квітці *Iris sibirica* не був виявлений ні в перший, ні в останній день цвітіння, що означає відсутність механізму самозапилення (табл. 2). Цей експеримент підтверджує, що в *Iris sibirica* короткий період рецептивності приймочки та спорофітна самонесумісність.

З огляду на клональну структуру популяції *Iris sibirica* та поведінку запилювачів, можна стверджувати переважання гейтоногенного запилення в межах клону. Це призводить до збільшення частоти інбридингу, який може бути однією з причин зниження пристосувальної здатності цього виду.

Таблиця 2

Проростання пилку на приймочці *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*

Штучне запилення					
Запилення автогенним пилом в 1-й день цвітіння		Запилення ксеногенним пилом в 1-й день цвітіння		Запилення автогенним пилом в останній день цвітіння	
<i>G. imbricatus</i>	<i>I. sibirica</i>	<i>G. imbricatus</i>	<i>I. sibirica</i>	<i>G. imbricatus</i>	<i>I. sibirica</i>
–	–	+	+	+	–
Природне запилення					
Автогенний пилок (ізолювані квітці з пиляками), 1-й день цвітіння		Ксеногенний пилок (не ізолювані емаскульовані квітці), 1-й день / останній день цвітіння		Автогенний пилок (ізолювані квітці з пиляками), останній день цвітіння	
–	–	+/+	+/+	+	–

## РОЗВИТОК ПЛОДУ ТА ДИСЕМІНАЦІЯ

**Морфологічна будова плоду та гістогенез перикарпію.** Тип плоду в родині Iridaceae описується у літературі як нижня синкарпна тригнізда багатонасінна локуліцидна коробочка (Каден 1965; Родіоненко 1961; Немирович-Данченко 1985; Goldblatt et al. 1998), що відкривається трьома лопатями, прикріпленими до центральної колонки (дорзивентрально) в роді *Iris* та апікальними щілинами в роді *Gladiolus* (Бобров и др. 2009). Досліджуючи структуру перикарпію, ми вперше виявили, що для *Gladiolus imbricatus* характерна тонкостінна коробочка із здерев'янілим одношаровим ендокарпієм (рис. 4а). Товщина перикарпію на стадії зеленого плоду близько 300 мкм, у зрілому плоді – 200 мкм. Екзокарпій в *G. imbricatus* одношаровий, утворений крупними клітинами, які на стадії цвітіння є радіально видовжені, з дещо потовщеними тангентальними стінками. Мезокарпій паренхімний, сформований 10-11 шарами клітин. Ендокарпій одношаровий, його клітини на початку розвитку плоду дрібні, дещо сплюснені, з потовщеними тангентальними стінками. Здерев'яніння ендокарпію проявляється вже на ранніх стадіях розвитку плоду (у зеленому плоді). Поздовжні борозенки вздовж щілин розкривання плоду *Gladiolus imbricatus* починають формуватися рано, ще на стадії цвітіння. Розкривання плоду вздовж дорзальної жилки в *Gladiolus imbricatus* є довершеним (до основи зав'язі).

Товщина перикарпію в *Iris sibirica* на стадії зеленої коробочки – близько 620 мкм, на стадії розкривання коробочки – близько 300 мкм. Екзокарпій в *Iris sibirica* одношаровий, на стадії цвітіння утворений радіально видовженими клітинами. Мезокарпій сформований з 13-16 шарів клітин (рис. 4б).

Ендокарпій одно-тришаровий, на стадії цвітіння сформований зі сплосчених дрібних клітин, які поступово тангентально видовжуються до 60–100 мкм, а їхні внутрішні стінки дерев'яніють. Плід *Iris sibirica* має тривалий період дозрівання і пізнє формування щілин розкривання (борозенки формуються протягом часу побуріння коробочки). Розкривання плоду вздовж дорзальної жилки в популяції *Iris sibirica* в Дрогобицькому районі є недовершеним, часто не досягає половини довжини зав'язі, а в малонасінних плодах ледве досягає  $\frac{1}{4}$  довжини плоду. У рослин *Iris sibirica* з популяції в Миколаївському районі знайдені плоди з іншим способом розкривання, а саме, плоди, в яких дорзальні щілини розкривання формуються в середній частині плоду, а в основі і на верхівці плоду стулки залишаються з'єднаними.

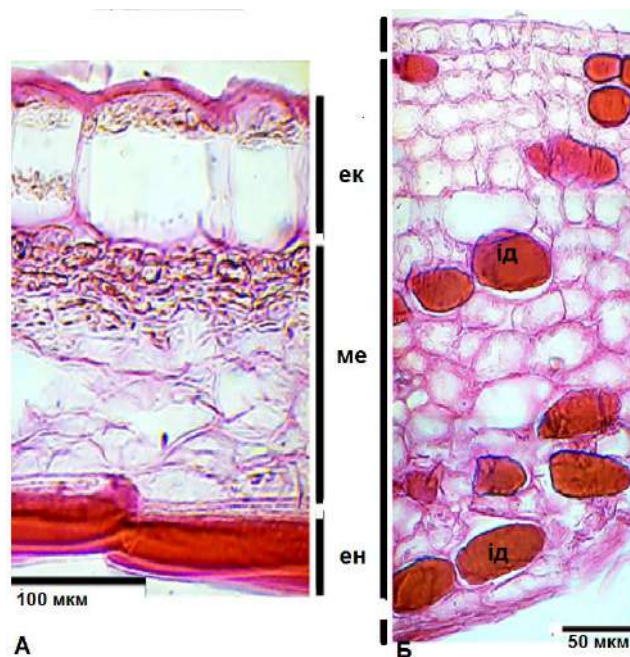


Рис. 4 Будова перикарпію *Gladiolus imbricatus* (А) та *Iris sibirica* (Б): ек – екзокарпій, ен – ендокарпій, ід – ідіобласти з танінами, ме – мезокарпій

**Особливості будови насінини.** В обох популяціях *Gladiolus imbricatus* насінні зачатки розміщені у верхній половині коробочки і звисають вниз, так, що у розкритому плоді насінини повністю експонуються назовні. Кількість насінин в одному плоді в обох популяціях в середньому становить 36 (14–46). З літератури відомо, що насінини *Gladiolus imbricatus* яйцеподібні, трикутні, зігнуті, округлі з оперізуючим крилом, блискучі, світло-коричневі. Вперше нами було виявлено, що для *Gladiolus imbricatus* характерний ендотестальний тип насінини (механічний шар формується з внутрішньої епідерми зовнішнього інтегументу), а внутрішній інтегумент втрачає клітинну структуру.

В обох популяціях *Iris sibirica* насінні зачатки прикріплюються від основи до верхівки гнізда зав'язі і розміщені в поперечній площині. З літератури відомо, що насінини *Iris sibirica* сплюснуті, напівкруглі, круглі, трикутні або яйцеподібні, дрібно зморшкуваті, блискучі, темно-коричневі. Кількість насінин в одному плоді в *Iris sibirica* в середньому становить 74 (69–78) насінин. Вперше виявлено, що для *Iris sibirica* характерний екзотестальний тип насінини (механічний шар формується з зовнішньої епідерми зовнішнього інтегументу).

**Плодоношення та насіннева продуктивність.** Період плодоношення *Gladiolus imbricatus* триває в середньому 40-60 діб і спостерігається з липня по серпень. Протягом цього періоду плоди змінюють забарвлення з зеленого до жовто-коричневого. Масове плодоношення триває 10-15 діб. На одному генеративному пагоні в нижній частині суцвіття утворюється від чотирьох до шести сформованих плодів та у верхній частині суцвіття від трьох до п'яти плодів, що не розкриваються. В *Gladiolus imbricatus* коефіцієнт насінневої продуктивності виявився стабільно високим, та його значення коливаються в межах 85–99 %. Проте коефіцієнт плодоцвітіння в *Gladiolus imbricatus* в середньому становить 52,5 %.

В *Gladiolus imbricatus* в 2013-2016 рр. зростала потенційна та фактична насіннева продуктивність (рис. 5). Дисемінація в *Gladiolus imbricatus* відбувається шляхом автохорії, анемохорії та балістохорії.

Плодоношення в *Iris sibirica* L. триває досить довго: 2-3 місяці (60-80 діб) з червня по серпень. На одному генеративному пагоні *Iris sibirica* в середньому формується 2-3 плоди в популяції в Дрогобицькому районі та 2-5 – в Миколаївському районі. Масове плодоношення триває 10-15 діб. Коефіцієнт насінневої продуктивності *Iris sibirica* виявився стабільно високим. Його значення коливаються в межах 81-92%. Проте коефіцієнт плодоцвітіння в *Iris sibirica* в середньому – 71 %. Дисемінація в *Iris sibirica* відбувається шляхом балістохорії.

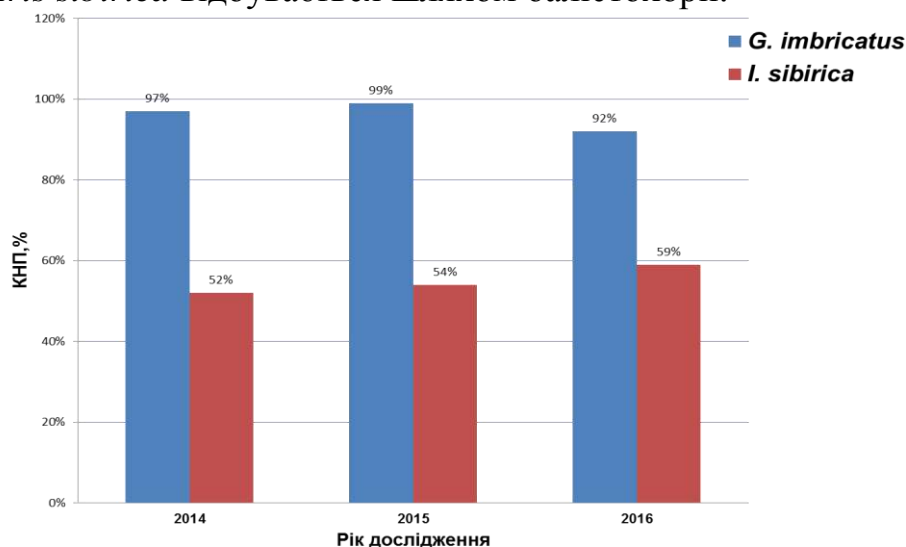


Рис. 5 Насіннева продуктивність *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*: КНП - це співвідношення фактичної насінневої продуктивності до потенційної насінневої продуктивності, виражене у відсотках (у перерахунку на одне суцвіття)

**Схожість насінин.** В наших експериментах насінини *Gladiolus imbricatus* проростали в лабораторних умовах через 15 діб після посіву, але не проростали після посіву в природних умовах. Через 25 діб після проростання насінини мають довжину кореня 15 мм і тоді ж з'являються перші листки, завдовжки 1 мм. На 45 добу після проростання проросток має довжину листка 20 мм, довжину кореня 20 мм, і в нього починають розвиватися додаткові корінці.

Насінини *Iris sibirica* проростають в лабораторних і природних умовах. Проте в лабораторних умовах пророслі насінини з'являються швидше (16 діб), ніж в природних умовах (18 діб). За нашими даними, в лабораторних умовах додаткові

корені починають розвиватися через 30-40 діб, а за даними Д. Подорожного, – через 10-15 днів після проростання (Подорожний, 2012). Через 75 діб після проростання в лабораторних умовах, проростки мали довжину кореня 50-60 мм, а довжину листка 60-180 мм. Насінини, висіяні в природних умовах гинуть не формуючи проростків, якщо вони отримані з нерозкритого плоду, тобто для проростання необхідне природне обнасінення або повне дозрівання плоду.

## **ПОПУЛЯЦІЙНІ АСПЕКТИ І ЗАКОНОМІРНОСТІ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛУ**

**Сезонні ритми розвитку.** Фенологічні дослідження для обох видів нами проведені вперше. Встановлено, що тривалість вегетаційного періоду *Gladiolus imbricatus* складає 180–185 діб і визначені значення середньої температури для початку та проходження кожної фенофази. В *Gladiolus imbricatus* для фенофази "бутонізація" значення середньої температури становить 15,9-19,6<sup>0</sup>С, "цвітіння" – 17,6-22,2<sup>0</sup>С, "плодоношення" – 19,1-24,8<sup>0</sup>С.

Тривалість вегетаційного періоду *Iris sibirica* – 187–246 діб. Для успішного проходження фенологічних фаз, значення середньої температури для фенофази "бутонізація" в *Iris sibirica* становить 12-13<sup>0</sup>С, а для "цвітіння" та "плодоношення" середньодобова температура повітря повинна становити 16<sup>0</sup>С і 18<sup>0</sup>С відповідно.

**Характеристика основних етапів репродуктивного циклу досліджених видів.** Вивчивши особливості репродуктивного циклу *Gladiolus imbricatus* можна стверджувати, що модельні популяції цього виду перебувають у задовільному стані, і за відсутності антропогенного пресу можуть успішно відновлюватися насіннєвим шляхом протягом тривалого часу. Зокрема, задовільними ознаками в репродуктивному циклі можна вважати багато пилку та нектару, тривале цвітіння, адаптації до ксеногенного запилення та можливе автономне самозапилення в межах квітки наприкінці цвітіння, висока фертильність пилку та фактична насіннєва продуктивність, виражені структурні адаптації плоду і насінини до рознесення. Критичними етапами репродуктивного циклу в *Gladiolus imbricatus* є лише формування редукованих квіток і плодів в суцвітті. Природне відновлення в популяціях *Gladiolus imbricatus* є задовільним.

За нашими даними, модельні популяції *Iris sibirica* зазнають швидкого старіння внаслідок переважання процесів природного клонування особин над утворенням статевих нащадків. Зокрема, задовільними ознаками в репродуктивному циклі є багато пилку та нектару, адаптації до ксеногенного запилення, висока фертильність пилку та фактична насіннєва продуктивність, виражені структурні адаптації плоду і насінини до рознесення. Критичними етапами репродуктивного циклу в *Iris sibirica* є короткий період пилення і рецептивності приймочки, самонесумісність, велика кількість квітучих генеративних пагонів у клоні, що сприяє гейтоногенному перенесенню пилку / клональна структура, одноразовість відвідування запилювачем та відсутність ефективного пристосування до рознесення насінин.

**Рекомендації для покращення стану відновлення вивчених видів.** Отримані в ході виконання наших досліджень дані, зокрема, про мікроморфологію квітки і плоду, антекологію, плодоношення і дисемінацію в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* можуть бути використані як наукова основа для обґрунтування необхідності



створення ботанічних резерватів або інших природоохоронних об'єктів, метою яких буде запобігання зниженню чисельності або й зникненню популяцій обох досліджених вразливих видів.

Базуючись на отриманих даних можна запропонувати також низку практичних заходів для покращення стану відновлення природних популяцій досліджених видів. Особливо актуальними ці заходи є для *Iris sibirica*, для якого ми встановили більш виражені загрози, зумовлені біологічними властивостями репродуктивної сфери цього виду та особливостями екоотопів його існування.

- Найважливішим заходом в оселищах *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* має бути врегулювання строків і способів косіння. Зокрема рекомендується здійснювати сінокосіння вручну в період масової дисемінації (липень-серпень) для забезпечення дозрівання насінин на рослині та поширення насінневого матеріалу в межах популяції. В теперішній ситуації з *Gladiolus imbricatus*, який росте на сінокісних луках, ми спостерігали сінокосіння під час періоду цвітіння, що негативно впливає на кількість статевих нащадків. В досліджених популяціях *Iris sibirica* сінокосіння не проводиться взагалі, що сприяє загниванню квітконосів з наповненими насінням коробочками.

- Ще однією нескладною дією, яка може забезпечити збереження нечисленних популяцій *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*, є розчищення територій, зайнятих цими популяціями, від чагарників для запобігання заростанню оселищ, зумовленого суцесійними змінами фітоценозів.

- Забезпечення обміну пилом і насінням між популяціями для підвищення продуктивності та збільшення генетичної різноманітності особин, що схрещуються.

Загалом результати наших досліджень, які стосуються особливостей певних етапів репродуктивного циклу *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* є важливим доповненням до інформації, яку використовують при розробці заходів з вирішення проблем, пов'язаних із збереженням генофонду та відтворенням популяцій цих видів.

## ВИСНОВКИ

В результаті проведеного дослідження *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* з'ясовані особливості мікроморфологічної й анатомічної будови квітки, насінини, плоду, їх анатомічні та карпологічні особливості; уточнена структура суцвіття і доповнені цитоембріологічні дані щодо всіх етапів репродуктивного циклу та здійснений аналіз даних у зв'язку з оцінкою ефективності процесів запилення та дисемінації у природних умовах.

1. Встановлено, що суцвіття *Gladiolus imbricatus* являє собою просту колосоподібну дворядну китицю, з рудиментарними квітками. Суцвіття *Iris sibirica* складається з 1–3 віялоподібних монохазіїв і характеризується значною морфологічною поліваріантністю за кількістю квіток, їхнім розміщенням у паракладіях та порядком зацвітання.

2. Вперше виявлено, що гінецей в обох видів містить синасцидіатну, симплікатну, гемісимплікатну та асимплікатну зони. З'ясовано, що стовпчик *Gladiolus imbricatus* сформований асимплікатною зоною. Виявлено, що нектарник в *Gladiolus imbricatus* септальний, об'єднаний, нелабіринтний.

3. Встановлено, що розвиток стінки пиляка у *Gladiolus imbricatus* відбувається за комплікатною варіацією доцентрового типу, формування пилкового зерна відбувається за Triglochis-типом, а зародкового мішка – за Polygonum-типом. В *Iris sibirica* вперше досліджено розвиток чоловічого гаметофіту і стінки пиляка.

4. Встановлені морфологічна будова квітки та тривалість її цвітіння у обох видів. Експериментом підтверджено, що геркогамія в *Gladiolus imbricatus* зникає в останній фазі цвітіння і забезпечує самозапилення (контактну автофілію). В *Iris sibirica* геркогамія триває до кінця цвітіння. Експериментальним шляхом підтверджено самонесумісність в *Iris sibirica*.

5. Морфологічна будова і морфогенез (динаміка цвітіння) квітки *Gladiolus imbricatus* забезпечують ентомофільну й автофільну системи перенесення пилку в межах квітки, особини і популяції. В *Iris sibirica* виявлено ентомофільну систему перенесення пилку. Дані P/O індекса підтверджують переважання перехресного запилення в обох видів (факультативну ксеногамію). В обох видів виявлено зменшення розмірів оцвітини, P/O індекса, зі збільшенням порядку зацвітання квітки, що узгоджуються з теорією економії ресурсів або конкуренції за ресурси.

6. В *Iris sibirica* встановлено факт одноразового відвідування кожного мерантию, що знижує ймовірність винесення пилку з квітки в жіночу фазу цвітіння та після відвідування квітки крадіями нектару.

7. Вперше встановлено, що для обох видів характерна коробочка Liliium-типу. Для обох видів характерний дорзивентральний тип розкривання синкарпних плодів, а для *Iris sibirica* характерний ще дорзальний тип розкривання.

8. Для *Gladiolus imbricatus* встановлений ендотестальний тип насінини, а для *Iris sibirica* властивий екзотестальний тип насінини.

9. У *Gladiolus imbricatus* вперше виявлені наступні пристосування для рознесення насінин: повне розкривання плоду, тонкий перикарпій, диференціація мезокарпії, прикріплення насінини у верхній половині коробочки, мала вага та оперізує крило в насінини. Ці особливості сприяють ефективному поширенню насінин шляхом автохорії, балістохорії та анемохорії.

10. В *Iris sibirica* будова насінини і плоду забезпечує дисемінацію лише шляхом балістохорії (короткі щілини розкривання коробочки, прикріплення насінин від основи гнізд коробочки, відсутність морфологічних пристосувань для рознесення насінин). Основною адаптивною рисою насінини *Iris sibirica* є тверда водонепроникна екзотеста.

11. Насіннева продуктивність в популяціях обох видів вища 50 %. Встановлено, що тривалість вегетаційного періоду *Gladiolus imbricatus* складає 141-156 діб, в *Iris sibirica* – 187-246 діб.

12. Критичними етапами репродуктивного циклу в *Gladiolus imbricatus* є формування редукованих квіток і плодів в суцвітті. Природне відновлення в популяціях *Gladiolus imbricatus* є задовільним.

13. Критичними етапами репродуктивного циклу в *Iris sibirica* є короткий період пилення і рецептивності приймочки, самонесумісність, одноразовість відвідування запилювачем та відсутність ефективного пристосування до рознесення насінин.

**СПИСОК РОБІТ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ**  
**Статті в іноземних рецензованих журналах, що індексуються Scopus та Web of Science і мають імпаکت-фактор:**

1. Scrypec K., Tassenkevich L., Seniv M. *Iris sibirica* L. (Iridaceae) on the territory of Western Ukraine. *Biosystems Diversity*. 2020. Vol. 28, № 3. С. 211-215. (Особистий внесок дисертанта: проведені спостереження, зроблені рисунки та фотографії, написання частини тексту).

**Статті у фахових виданнях України:**

2. Одінцева А., Скрипець Х. Нові дані щодо запилення *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Studia Biologica*. 2014. Т. 8, № 4. С. 197–208. (Особистий внесок дисертанта: проведені спостереження, зроблені рисунки та фотографії, написання частини тексту).

3. Скрипець Х.І., Одінцева А. В. Особливості цвітіння і запилення *Gladiolus imbricatus* L. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія Біологічна*. 2014. Т. 61, № 4. С. 37–43. (Особистий внесок дисертанта: проведені спостереження, зроблені рисунки та фотографії, написання частини тексту).

4. Скрипець Х. І., Одінцева А. В. Морфологічна будова плоду і насінини *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. у зв'язку із способами дисемінації. *Біологічні системи*. 2015. Т. 7, Вип. 1. С. 93–96. (Особистий внесок дисертанта: проведені спостереження, зроблені рисунки та фотографії, написання частини тексту).

5. Скрипець Х. І. Одінцева А. В. Морфологічна структура суцвіть *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Studia Biologica*. 2017. Т. 11, № 1. С. 109–116. (Особистий внесок дисертанта: проведені спостереження, зроблені рисунки та фотографії, складений опис, написання частини тексту).

6. Скрипець Х. І. Одінцева А. В. Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae). *Український ботанічний журнал*. 2020. Т. 77, № 3. С. 210–224. (Особистий внесок дисертанта: проведені спостереження, зроблені рисунки та фотографії, складений опис, написання частини тексту).

**Статті у інших виданнях України:**

7. Скрипець Х. І., Одінцева А. В. Морфологія та васкулярна анатомія гінецея *Gladiolus × hybridus* C. Morren hort. (Iridaceae Juss.). *Modern Phytomorphology*. 2013. Т. 4. С. 241–244. (Особистий внесок дисертанта: отримані препарати, складений опис, написання частини тексту).

8. Скрипець Х., Одінцева А. Анатомічна структура оплодня *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.). *Modern Phytomorphology*. 2014. Т. 6. С. 257–258. (Особистий внесок дисертанта: отримані препарати і складений опис, написання частини тексту).

**Інші публікації:**

9. Рідкісні та зникаючі види рослин Львівщини. Видання 2-е, виправлене, доповнене / Тасенкевич Л. та ін. Львів : ЗУКЦ, 2015. 168 с. (Особистий внесок дисертанта: опрацьований гербарний матеріал).

**Матеріали та тези доповідей**  
**у міжнародних та всеукраїнських конференціях:**

10. Одинцова А. В., Фищук О. С., Скрипец Х. И. Септальные нектарники в зонах эусинкарпного гинецея. *Карпология и репродуктивная биология высших растений* : материалы II-й Всероссийской научной конференции с международным участием, посвящённой памяти профессора А. П. Меликяна 1-3 октября 2014., г. Москва, 2014. С. 117–121.

11. Скрипец Х., Одинцова А. Вертикальна зональність гинецею *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Молодь і поступ біології* : зб. тез X Міжнародної наук. конф. студ. і асп. Львів, 2014. С. 73–74.

12. Скрипец Х.І. Анатомічна структура насінини *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae). *Актуальні проблеми ботаніки та екології* : зб. тез. Міжнар. конф. мол. уч., присвяченої 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова, Полтава, 2015. С. 59.

13. Скрипец Х. Насіннева продуктивність *Gladiolus imbricatus* L. в умовах Закарпаття. *VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я* : зб. тез. Херсон, 2015. С. 132–133.

14. Скрипец Х. І. Життєздатність та кількість пилку *Iris sibirica* L., *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris pseudacorus* L. (Iridaceae Juss.). *Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах та дендропарках* : зб. тез міжнародної наук. конф. присвяченої 80-річчю від дня заснування Національного ботанічного саду ім. М. М.Гришка НАН України. Київ, 2015. С. 227–228.

15. Скрипец Х. І. Вертикальна зональність гинецею *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae). *Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція*: матеріали VII Міжнар. конф. мол. вч., асп., студ., 18–19 вересня 2015 р. Одеса, 2015. С. 42–43.

16. Скрипец Х. І., Одинцова А. В. Розвиток стінки мікроспорангію *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae). *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології* : матеріали IV Міжнар. наук. конф. студ. асп. і мол. вч., 12–14 квітня 2016 р. Вінниця, 2016. С. 20–21.

17. Скрипец Х. І., Одинцова А. В. Репродуктивні процеси в популяціях *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae) на території західної України. *Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій* : матеріали IV Міжнар.конф. 16–20 травня 2016 р. Київ, 2016. С. 137–138.

18. Скрипец Х., Одинцова А. Проростання пилку на приймочці *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Молодь і поступ біології* : зб. тез XIII Міжнар. наук. конф. студ. і асп., Львів, 2017. С. 95–96.

**Скрипец Х. І. Репродуктивна біологія *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.).** – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.05 – ботаніка. – Львівський національний університет імені Івана Франка, МОН України, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, Київ, 2021.

В дисертації представлено результати дослідження двох рідкісних видів флори України – *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. з родини Iridaceae. У роботі на підставі власних спостережень і літературних даних наведено комплексний опис репродуктивної біології *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* в умовах Заходу України,

виявлено найбільш вразливі стадії репродуктивного циклу та фактори, які впливають на репродукцію цих видів у природних умовах Заходу України. Виявлені нові факти щодо структури суцвіття, мікоморфології квітки (в тому числі, зональність гинецею, характер плацентації, гістологічна будова нектарника, стилодіїв та приймочки), насінини і плоду. Описані окремі стадії розвитку мікроспорангіїв і насінних зачатків. Вперше досліджені динаміка та тривалість цвітіння на рівні популяції, індивідуума та квітки, встановлені типи і способи запилення та структурні адаптації квітки до них. Експериментальним шляхом підтверджено явище самонесумісності у *Iris sibirica*. Вивчена анатомічна будова оплодня та насінини, з'ясовані структурні пристосування до способів дисемінації. Вперше здійснена періодизація процесу плодоношення та проведені фенологічні спостереження в умовах Заходу України. В результаті комплексних досліджень ми виявили, що критичними етапами репродуктивного циклу в *Gladiolus imbricatus* є розвиток меншої кількості квіток, ніж закладається в суцвітті і, відповідно, меншої кількості плодів. Найбільш критичними етапами репродуктивного циклу в *Iris sibirica* є короткий період пилення і рецептивності приймочки, самонесумісність, одноразовість відвідування запилювачем та відсутність ефективного пристосування до розповсюдження насінин.

**Ключові слова:** репродуктивна біологія, *Gladiolus imbricatus* L., *Iris sibirica* L., суцвіття, квітка, плід, насінина, антекологія, морфогенез, гістогенез, перикарпій, дисемінація, розкривання плоду, фенологія, насіннева продуктивність.

**Скрипец К. И. Репродуктивная биология *Gladiolus imbricatus* L. и *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.).** – Квалификационная научная работа на правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по (доктора философии) по специальности 03.00.05 – ботаника. – Львовский национальный университет имени Ивана Франко, МОН Украины, Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Киев, 2021.

В диссертации представлены результаты исследования двух редких видов флоры Украины – *Gladiolus imbricatus* L. и *Iris sibirica* L. из семейства Iridaceae. В работе на основании собственных наблюдений и литературных данных проведено комплексное описание репродуктивной биологии *Gladiolus imbricatus* и *Iris sibirica* в условиях запада Украины, выявлены наиболее уязвимые стадии репродуктивного цикла и факторы, которые влияют на репродукцию этих видов в природных условиях запада Украины. Выявлены новые факты о структуре соцветия, микроморфологии цветка (в том числе, зональность гинецея, характер плацентации, гистологическое строение нектарника, стилодиев и рыльца), семени и плода. Описаны отдельные стадии развития микроспорангиев и семезачатков. Впервые изучена динамика и продолжительность цветения на уровне популяции, индивидуума и цветка, установлены типы и способы опыления и структурные адаптации к ним цветка. Экспериментальным путем подтверждено явление самонесовместимости у *Iris sibirica*. Изучено анатомическое строение околоплодника и семени, выявлены структурные приспособления к способам диссеминации. Впервые осуществлена периодизация процесса плодоношения и проведены фенологические наблюдения в условиях запада Украины. В результате комплексных исследований мы выявили, что

критическими этапами репродуктивного цикла у *Gladiolus imbricatus* является развитие меньшего числа цветков, чем заложено в соцветии и, соответственно, образование меньшего числа плодов. Наиболее критичными этапами репродуктивного цикла у *Iris sibirica* является короткий период пыления и рецептивности рыльца, самонесовместимость, одноразовость посещения опылителем и отсутствие эффективного приспособления к разносу семян.

**Ключевые слова:** репродуктивная биология, *Gladiolus imbricatus* L., *Iris sibirica* L., соцветие, цветок, плод, семя, антокология, морфогенез, гистогенез, перикарпий, диссеминация, раскрывание плода, фенология, семенная продуктивность.

**Skrypec Ch. Reproductive biology of *Gladiolus imbricatus* L. and *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.).** – Qualifying scientific work on the rights of the manuscript.

The dissertation for the scientific degree of the candidate of biological sciences on a specialty 03.00.05 – botany. Ivan Franko National University of Lviv, MES of Ukraine M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, Kyiv, 2021.

The dissertation presents the results of research on two rare species – *Gladiolus imbricatus* L. and *Iris sibirica* L. of the iris family (Iridaceae). Based on our own observations and literature data, a comprehensive evaluation of the reproductive biology of *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica* in the conditions of Western Ukraine is given, the most crucial stages of the reproductive cycle are found and factors influencing the reproduction of these species in the conditions of Western Ukraine are revealed. We have discovered new facts on the structure of the inflorescence, the micromorphology of the flower (including, gynoecium zonation, placentation type, histology of the nectary, stylodium and stigma), seed and fruit of both species. The distinct stages of development of microsporangium and ovules was characterized for the first time. For both species, the dynamics and duration of flowering on the populational, individual and flower levels were studied for the first time, and the types and modes of pollination were determined as well as structural adaptations of the flower. Sporophytic self-incompatibility was experimentally confirmed in *Iris sibirica*, which in the studied population prevents fertilization after successful pollen transfer within the flower, individual and clone. The anatomical structure of seed and fruit, features of fruit development, structural adaptations to dissemination have been studied. For the first time the periodization of the fruiting processes was described and phenological observations were conducted on model populations of both species in the conditions of Western Ukraine

Therefore, as a result of comprehensive research, we found that the crucial stages of the reproductive cycle in *Gladiolus imbricatus* are the formation of underdeveloped flowers and fruits in the inflorescence. The most crucial stages of the reproductive cycle in *Iris sibirica* are the short period of pollination and receptivity of the stigma, self-incompatibility, one-time visit of the pollinator and the lack of effective adaptation to long-range seed dispersal.

**Key words:** reproductive biology, *Gladiolus imbricatus* L., *Iris sibirica* L., inflorescence, flower, fruit, seed, anthecology, morphogenesis, histogenesis, pericarp, dissemination, fruit opening, phenology, seed productivity.



