

ЛЬВІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА
МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМ. М.Г. ХОЛОДНОГО
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

СКРИПЕЦЬ ХРИСТИНА ІГОРІВНА


УДК 582.52:581.3: 581.41:581.84:581.543

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

03.00.05 – ботаніка
біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____  Скрипець Х.І.

Науковий керівник:

Одінцова Анастасія Валеріївна, кандидат біологічних наук, доцент

Київ – 2020

Всі примірники ідентичні оригіналу

АНОТАЦІЯ

Скрипнець 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, 2020.

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.

Нами виявлені нові факти щодо структури суцвіття, мікроморфології квітки, насінини і плоду.

Встановлено, що суцвіття *Gladiolus imbricatus* – проста колосоподібна китиця, з дробічною орієнтацією квіток під час цвітіння. Суцвіття *Iris sibirica* складається з 1-3 віялоподібних монохазіїв і характеризується значною морфологічною поліваріантністю за кількістю квіток, їхнім розміщенням у паракладіях та порядком зацвітання.

Вперше описані морфологічні адаптації структур квітки обох видів та гістологічна будова нектарника. Виявлено, що гінцею в обох видів містить синасцидіатну, симплікатну, гемісимплікатну та асимплікатну зони. З'ясовано, що стовпчик *Gladiolus imbricatus* сформований асимплікатною зоною, а *Iris sibirica* – гемісимплікатною зоною. Септальний нектарник в *Gladiolus imbricatus*, належить до об'єднаного, нелабіринтного типу. Встановлено, що стилодії в *Iris sibirica* в центральній частині має напівзамкнутий канал і сформовані гемісимплікатною зоною. В трубці оцвітини вперше виявлений перигональний нектарник, утворений багат шаровою секреторною тканиною.

Для *Gladiolus imbricatus* вперше охарактеризований генезис мікроспорангіїв і насінних зачатків. Встановлено, що розвиток стінки пиляка відбувається за комплікатною варіацією доцентрового типу, формування пилкового зерна відбувається за Triglochis-типом, а зародкового мішка – за Polygonum-типом. В *Iris sibirica* вперше з'ясовано розвиток чоловічого гаметофіту і стінки пиляка.

Для обох видів вперше досліджена динаміка та тривалість цвітіння, визначені типи і способи запилення. Експериментально підтверджено, що геркогамія в *Gladiolus imbricatus* зникає в останній фазі цвітіння, що забезпечує можливість самозапилення (контактну автофілію). В *Iris sibirica* геркогамія триває до кінця цвітіння. Експериментальним шляхом підтверджено спорофітну самонесумісність в *Iris sibirica*, яка в дослідженій популяції перешкоджає здійсненню запліднення після успішного перенесення пилку в межах квітки, особини і клону.

Морфологічна будова і морфогенетичні адаптації квітки *Gladiolus imbricatus* забезпечують ентомофільну й автофільну системи перенесення пилку в межах квітки, особини і популяції. В *Iris sibirica* виявлено ентомофільну систему перенесення пилку, де автогенне запилення можливе тільки між різними мерантіями квітки. Значення Р/О індексів підтверджують переважання перехресного запилення в обох видів (факультативну ксеногамію). Нами виявлені відмінності у ступені пристосувань до перехресного запилення в обох видів разом зі збільшенням порядку зацвітання квітки (зменшення розмірів оцвітини, Р/О індекса), що узгоджуються з теорією економії ресурсів або конкуренції за ресурси.

Вивчено будову насінини і плоду (особливості розвитку плоду, пристосування до способів дисемінації). Вперше встановлено, що для обох видів характерна коробочка Liliun-типу зі здерев'янілим ендокарпієм. Для *Gladiolus imbricatus* характерний дорзивентральний тип розкривання синкарпних плодів. Виявлено, що адаптивними рисами коробочки *Gladiolus imbricatus* є розміщення насінини, диференціація мезокарпію, повне розкривання плоду, тонкий

перикарпій. Вперше встановлено, що для *Iris sibirica*, окрім дорзивентрального типу розкривання синкарпних плодів, характерним є ще дорзальний тип.

Вперше вивчена анатомічна будова та доповнені морфологічні характеристики насінини. Згідно з результатами досліджень, для *Gladiolus imbricatus* характерний ендотестальний тип насінини. Адаптивними рисами насінини *Gladiolus imbricatus* є оперізуюче крило і низька вага. Для *Iris sibirica* також властивий екзотестальний тип насінини. Основною адаптивною рисою насінини *Iris sibirica* є тверда водонепроникна екзотеста.

В обох видів вперше описано процеси дисемінації. У *Gladiolus imbricatus* вперше виявлені наступні пристосування для поширення насінин: довгі щілини розкривання коробочки, прикріплення насінини у верхній половині коробочки, мала вага насінини, оперізуюче крило. Ці особливості сприяють ефективному рознесенню насінин шляхом автохорії, балістохорії та анемохорії. 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), в результаті чого насінини осідають на ґрунт поруч з материнською особою.

Вперше нами проведені фенологічні дослідження на модельних популяціях досліджених видів. Встановлено, що тривалість вегетаційного періоду *Gladiolus imbricatus* складає 180-185 днів, *Iris sibirica* – 187-246 днів. В обох видів вегетаційний період сильно залежить від погодних умов.

Насіннева продуктивність та коефіцієнт плодоцвітіння в популяціях обох видів вищі від 50 %. Нашими експериментами виявлено, що насінини *Gladiolus imbricatus* проростають тільки в лабораторних умовах.

Тож 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 рознесення 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.

SUMMARY

Skrypec K. Reproductive biology of *Gladiolus imbricatus* L. and *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.). – Qualification 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, 2020.

The dissertation presents the results of research on two rare species – *Gladiolus imbricatus* L. and *Iris sibirica* L. in 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. We have discovered new facts on the structure of the inflorescence, the micromorphology of the flower, seed and fruit of both species.

The structure of the inflorescence of *Gladiolus imbricatus* has been clarified and it has been established that the type of inflorescence is a simple spike-shaped raceme, and not one-sided spike, as previously was thought. It was found that the inflorescence of *Iris sibirica* consists of 1-3 fan-shaped monochasies and is characterized by significant morphological polyvariance in the number of flowers, their location in the paracladia and the order of flowering.

Morphological adaptations of flower structures of both species (histological structure of flower and nectaryne) are described for the first time. It was found that gynoecium in both species contains synascidiate, hemisymphicate and asymplicate

vertical zones. The *Gladiolus imbricatus* style was found to be formed by an asymplicate zone. The nectary in *Gladiolus imbricatus* is septal, united, non-labyrinthine. It is established that in *Iris sibirica* every stylodium has a semi-closed channel in the central part, and a small triangular stigma is formed at the apex between the blades; style and stylodia are formed by hemisymphlicate zone. In the perigon tube perigonal nectary formed by a multilayered secretory tissue was first discovered.

For *Gladiolus imbricatus* the genesis of microsporangia and ovules was characterized for the first time. It was found that the development of the anther wall occurs by a complicated variation of the centripetal type, the formation of pollen grain occurs by the Triglochis type, and the embryo sac – by the Polygonum type. The development of the male gametophyte and anther wall was first discovered in *Iris sibirica*.

For both species, the dynamics and duration of flowering were studied for the first time, and the types and methods of pollination were determined. The experimentally confirmed that the herkogamy in *Gladiolus imbricatus* disappears in the last phase of flowering which provides the possibility of self-pollination (contact autophily). It was found that in *Iris sibirica* herkogamy lasts until the end of flowering. 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 morphological structure and morphogenesis (flowering dynamics) of the *Gladiolus imbricatus* flower provide entomophilic and autophilic pollen transfer systems within the flower, individual and population. In *Iris sibirica* an entomophilic pollen transfer system was found, where autogenous pollination is possible only between different meranthies. P/O indices confirm the predominance of cross-pollination in both species (facultative xenogamy). We found differences in the degree of adaptation to cross-pollination in the first and last flowers of the inflorescence in both species (decrease in perianth size, P/O index with increasing order of flower bloom), which are consistent with the theory of resource economy or competition for resources.

The structure of seeds and fruit has been studied (features of fruit development, adaptation to dissemination mode). For the first time, both species have been found to have a *Lilium*-type capsule with woody endocarp. *Gladiolus imbricatus* is characterized by a dorsiventral type of opening of syncarpous fruits. It was found that the adaptive features of the *Gladiolus imbricatus* capsule are seed placement, mesocarp differentiation, full dichiscence of the fruit, thin pericarp. For the first time it was established that for *Iris sibirica*, in addition to the dorsiventral type of opening of syncarpous fruits, the dorsal type is also characteristic.

Dissemination processes were described for the first time in both species. In *Gladiolus imbricatus*, the following appliances for seed propagation were discovered for the first time: long slits for opening the capsule, attaching the seed in the upper half of the capsule, light weight of the seed, girdling wing. These features contribute to the effective spreading of seeds by autochorya, ballistochorya and anemochorya. In *Iris sibirica*, the structure of the seed and fruit provides dissemination only by ballistochorya (short slits opening the capsule, attaching seeds from the base of the capsule locide, lack of morphological devices for seed dispersal), resulting in seeds settling on the ground near to the parental individual.

For the first time phenological studies were conducted on model populations of both species. It was found that the duration of the vegetation period of *Gladiolus imbricatus* is 180-185 days, of *Iris sibirica* – 187-246 days. In both species the growing season strongly depends on weather conditions.

Seed productivity and fruiting rate in populations of both species is higher than 50%. Our experiments revealed that the seeds of *Gladiolus imbricatus* germinated only in the laboratory.

Therefore, as a result of comprehensive research, we found that the critical stages of the reproductive cycle in *Gladiolus imbricatus* are the formation of underdeveloped flowers and fruits in the inflorescence. The most critical 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 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.

ПЕРЕЛІК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті в іноземних рецензованих журналах, що індексуються Scopus та Web of Sciens 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. P. 211-215. (Особистий внесок дисертанта: проведені спостереження, зроблені рисунки та фотографії, написання частини тексту).

Статті у фахових виданнях України:

2. Одінцова 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., Одінцова 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., Одінцова 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. Одінцова 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* С. 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. Одінцева А. В., Фищук О. С., Скрипець Х. І. 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. Скрипець Х., Одінцева А. Вертикальна зональність гінецею *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Молодь і поступ біології* : зб. тез X Міжнародної наук. конф. студ. і асп. Львів, 2014. С. 73–74.
12. Скрипець 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. Скрипець Х. Насіннева продуктивність *Gladiolus imbricatus* L. в умовах Закарпаття. *VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я* : зб. тез. Херсон, 2015. С. 132–133.
14. Скрипець 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. Київ, 2015. С. 227–228.
15. Скрипець Х. І. Вертикальна зональність гінецею *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. Скрипець Х. І., Одінцева 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. Скрипець Х. І., Одінцева 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. Скрипець Х., Одінцева 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.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	16
РОЗДІЛ 1. ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНИХ СТРУКТУР ТА ПРОЦЕСІВ В РОДИНИ IRIDACEAE.....	21
1.1. Сучасний рівень вивчення репродуктивної біології представників родини Iridaceae	21
1.2. Особливості репродукції представників родини Iridaceae флори України.....	29
1.3. Сучасні концепції репродуктивної біології рослин	35
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	41
2.1. Біоморфологічна характеристика досліджених видів	41
2.2. Характеристика досліджених популяцій	45
2.3. Популяційно-екологічні методи дослідження.....	52
2.4. Порівняльно-морфологічні та ембріологічні методи дослідження	55
РОЗДІЛ 3. МОРФОЛОГІЯ КВІТКИ ТА ЕКОЛОГІЯ ЗАПИЛЕННЯ.....	61
3.1. Морфологічна організація суцвіття	61
3.2. Морфологічна організація квітки	71
3.2.1. Зовнішня морфологія квітки	71
3.2.2. Мікроморфологія гінцею та васкулярна анатомія квітки	79
3.3. Особливості генеративних структур.....	98
3.3.1. Розвиток стінки пиляка та чоловічого гаметофіта	98
3.3.2. Розвиток насінного зачатка і жіночого гаметофіта	101
3.4. Антекологічний етап репродуктивного циклу.....	111
РОЗДІЛ 4. РОЗВИТОК ПЛЮДУ ТА ДИСЕМІНАЦІЯ.....	136
4.1. Морфологічна будова плоду та гістогенез перикарпію	136
4.2. Особливості будови насінини.....	149
4.3. Плодоношення та насіннева продуктивність.....	156
РОЗДІЛ 5. ПОПУЛЯЦІЙНІ АСПЕКТИ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛУ	170
5.1. Сезонні ритми розвитку	170
5.2. Характеристика основних етапів репродуктивного циклу досліджених видів	182
5.3. Рекомендації для покращення стану відновлення вивчених видів.....	186

ВИСНОВКИ.....	190
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	193
ДОДАТОК А. ДОВІДКА ПРО ВПРОВАДЖЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ У НАВЧАЛЬНОМУ ПРОЦЕСІ.....	223
ДОДАТОК Б. СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ ТА ВІДОМОСТІ ПРО АПРОБАЦІЮ РЕЗУЛЬТАТІВ.....	224

ПЕРЕЛІК СКОРОЧЕНЬ І УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

ПНП – потенційна насіннева продуктивність

ФНП – фактична насіннева продуктивність

КНП – коефіцієнт насінневої продуктивності

P/O (Pollen / Ovule index) – відношення кількості чоловічих і жіночих гамет, що продукуються однією квіткою

ВСТУП

Актуальність теми

Основним завданням сучасних біологічних наук, яке сформульоване в Конвенції про біологічне різноманіття та інших міжнародних і вітчизняних рішеннях і документах, спрямованих на вирішення 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 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; Kubíkov 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 сформульовані 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 (додаток А).

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.), на X, XIII Міжнародній науковій конференції студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 2014 р., 2017 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 (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» (Львів, 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 1 стаття що входить до Scopus, 5 статей у фахових виданнях, рекомендованих МОН України, 2 статті у інших виданнях України, 9 тез у матеріалах вітчизняних та міжнародних конференцій та з'їздів, а також 1 публікація в інших виданнях.

Структура та обсяг роботи

Дисертація складається з вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних джерел та 2 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.

РОЗДІЛ 1. ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНИХ СТРУКТУР ТА ПРОЦЕСІВ В РОДИНІ IRIDACEAE

1.1. Сучасний рівень вивчення репродуктивної біології представників родини Iridaceae

Родина Ірисових (Iridaceae Juss.) є однією з найбагатших видами родин класу Однодольних (Monocotyledoneae) і порядку Asparagales Link та, ймовірно, є найкраще вивченою серед однодольних (Goldblatt, 2008). Значний внесок в дослідження родини зробив Peter Goldblatt (Goldblatt et al. 2008, 2000, 1998, 1999, 1990). Peter Goldblatt встановив, що родина Iridaceae налічує 1800 видів, об'єднаних у 60-70 родів (Goldblatt, 1999). В результаті проведених молекулярних досліджень генів хлоропластної ДНК було підтверджено, що родина має бути розміщена у порядку Asparagales, на відміну від попередніх робіт (Тахтаджян, 1966; Dahlgren, 1985), в яких Iridaceae розглядалась в межах порядку Liliales.

Згідно з поглядами систематиків-іридологів (Goldblatt, 1990, 1992, 2000; Reeves, 2001; Takhtajan, 2009), родину Iridaceae поділяють на підродини: Isophysidoideae Thorne & Reveal, Nivenioideae Eaton, Iridoideae Eaton, Crocoideae Burnett (Ixioidae). Своєю чергою, підродина Iridoideae складається з триб Tigridae Kitt., Irideae Kitt., Trimezieae Ravenna (Mariceae) і Sisyrinchieae Baker, а підродина Crocoideae (Ixioidae) – з триб Tritoniopsidae Goldblatt & Manning, Watsonieae Klatt, Croceae Dumort. та Ixieae Dumort. (Reeves, 2001; APG IV, Stewens, 2020).

Представники родини Iridaceae широко розповсюджені в тропічних, субтропічних та помірних регіонах, але особливо численні вони в Африці на південь від Сахари, на сході Середземномор'я, у Західній та Східній Азії, в Центральній і Південній Америці. Близько 1000 видів родини Iridaceae ростуть в південній Африці. Зокрема, підродина Iridoideae поширена в Австралії, Америці, Азії та на південь від Сахари. Підродина Ixioidae – найбільша підродина, яка

охоплює більше половини від загального числа видів – широко розповсюджена в Африці та Євразії, представники підродини *Isophysidoideae* поширені в Тасманії, а *Nivenioideae* – в південній Африці (Goldblatt, 2000).

Майже всі представники родини *Iridaceae* – це багаторічні трави, часто ефемероїди з м'ясистими кореневищами, бульбами та цибулинами. Їхні листки без черешків, розташовані переважно дворядно і діляться на піхвоподібну основу і пластинку з паралельним жилкуванням. Найпоширеніша форма листових пластинок – мечоподібна (особливо характерна для кореневищних представників), піхвоподібні низові листки характерні для родів з цибулинами і бульбами (Тахтаджян, 1982; Goldblatt et al., 1998).

Квітки *Iridaceae* – актиноморфні або зигоморфні, двосторонньо-симетричні, зазвичай великого розміру, зібрані у верхівкові суцвіття, які можуть редукуватися до однієї квітки. Оцвітину квітки віночкоподібна, тримірна і складається з двох кіл сегментів, які можуть бути вільними до основи або зрослими в більш-менш довгу трубку. Сегменти двох кіл оцвітини часто відрізняються один від одного за розміром і формою, а в представників деяких родів можуть бути звужені біля основи у нігтик (Тахтаджян, 1982; Goldblatt et al., 1998).

Майже у всіх представників родини *Iridaceae* є три тичинки, розташовані на радіусах зовнішніх листочків оцвітини. У багатьох родів з актиноморфними квітками, нитки тичинок зростаються між собою у трубку, яка оточує зав'язь. У зигоморфних квітках тичинки тісно зближені і розміщені над верхньою частиною оцвітини, яка відіграє роль верхньої губи. Як правило, тичинкові нитки прикріплені до основи сегментів оцвітини, а у квітках, оцвітину яких має трубку – біля основи відгину, де зазвичай розташовані і вмістилища нектару у вигляді невеликих ямок. Гінецей *Iridaceae* синкарпний, сформований трьома плодолистками. Зав'язь нижня, трьохгніздна, з багатьма насінними зачатками (Тахтаджян, 1982; Goldblatt et al., 1998).

Морфологічна будова внутрішніх частин квітки вивчалась у представників чотирьох підродин. Зокрема, детально описана будова нектарників, які

забезпечують певний синдром запилення, та виявлено два типи нектарників – перигональний та септальний (Rudall et al., 2003). Наявність септальних нектарників в основі стовпчика виявилась характерною для Ixioideae (найбільші роди: *Gladiolus*, *Romulea*, *Geissorhiza*, *Crocus*), а для Iridoideae (найбільші роди – *Iris*, *Moraea*, *Sisyrinchium*) – характерна наявність перигональних нектарників або елайофорів і відсутність септальних нектарників (Goldblatt et al., 1998). Ще під кінець 19 ст. було виявлено, що у представників обох цих підродин наявний спільний план будови квітки (Eichler, 1875) та спільні риси будови провідної системи квітки (Van Tieghem, 1875).

Плід півникових – багатонасінна синкарпна коробочка, яка розкривається локуліцидно – по середній жилці кожного з трьох плодолистків. Часто при розкриванні коробочки її стулки розходяться лише у верхній частині, іноді залишаються скріпленими біля верхівки коробочки. Насінини можуть бути різної форми, залежно від місця розташування в коробочці і способу поширення. Насінини можуть мати м'ясистий придаток або крилоподібну облямівку. Як і багато інших родин однодольних, представники Iridaceae мають добре розвинений ендосперм і маленький зародок (Тахтаджян, 1982).

Дані про окремі етапи репродуктивного циклу в родині Iridaceae здебільшого можна знайти в іноземній літературі. В основному, дослідження стосуються представників, які поширені в Африці на південь від Сахари, а саме – роди підродини Ixioidea та Iridoidea (Goldblatt et al., 2006). Серед Iridaceae також широко вивчалися молекулярні зв'язки серед видів, поширених в Африці та Австралії (Goldblatt et al., 2008; Reeves et al., 2011).

Проте основна увага дослідників концентрувалась на вивченні морфології квітки та антекологічних аспектів у родині Iridaceae. Найповніше результати досліджень викладені в працях Peter Goldblatt (Goldblatt et al., 1995, 2000a, b, 2001, 2004b), в яких описана надзвичайно різноманітна екологія запилення південноафриканських представників родини. Зокрема, автором виділено сімнадцять систем запилення у південно-африканських видів. Різноманітністю

систем запилення частково пояснюється величезне видове різноманіття Iridaceae в Африці на південь від Сахари (Goldblatt et al., 2006).

З'ясовано, що для більшості запилювачів характерні такі типи винагород, як нектар, пилок, різноманітні олії (Silvério et al., 2012).

Основними запилювачами представників родини Iridaceae в Африці є: *Hymenoptera* (Linnaeus, 1758) (в основному бджоли), *Coleoptera* (Linnaeus, 1758) (жуки), *Diptera* (Linnaeus, 1758) (коротко- і довгохоботкові мухи), *Lepidoptera* (Linnaeus, 1758) (метелики і молі) та *Nectariniidae* (Vigors, 1825) (птахи). На основі їх складу виділено сім систем запилення, які пов'язані з різними синдромами пристосування квіток (Goldblatt et al., 2006).

- Квітки, які запилюються бджолами – найбільш поширена система, яка поділена за будовою квіток на три типи:

1. Зигоморфні квітки з відносно короткою лійкоподібною, часто таким чином вигнутою трубкою, що приховує дугоподібні тичинки і стовпчик. Це квітки з великою кількістю нектару (nectar-flowers) забарвлені в рожевий, фіолетовий, оранжевий, червоний колір. До цього типу належать квітки в родах *Freesia* L., *Gladiolus* L. і *Sparaxis* L., а також актиноморфні квітки *Ixia latifolia* D.Delaroche і *Ixia rapunculoides* G. J Lewis.

2. Квітки з великою кількістю пилку (pollen flowers), який є винагородою для запилювачів. Це радіально симетричні квітки з відносно короткою трубкою оцвітини і однаковими тичинками та ексцентричним стовпчиком у родах *Aristea* L. і *Geissorhiza* L., або з маточкою, тісно оточеною тичинками, які разом утворюють стовпчик в родах *Moraea* Mill., *Romulea* Maratti та в одного виду роду *Gladiolus* L. – *Gladiolus stellatus* G.J. Lewis. У деяких випадках, наприклад у *Sparaxis bulbifera* (L.) Ker Gawl., оцвітину радіально симетрична, але пиляки і стовпчик односторонні.

3. Квітки, для яких характерне запилення при вібрації (buss-pollination). Вони мають радіально-симетричну оцвітину, однобічні тичинки, в яких пиляки розкриваються щілинами біля основи і здатні вібрувати при дотику комахи,

висипаючи пилок. Таке запилення характерне для декількох видів роду *Ixia* L. секції *Dichone* (Goldblatt et al., 1998b).

- Квітки, які запилюються довгохоботковими мухами, мають видовжену більш-менш циліндричну трубку оцвітини, яка є трохи довшою від довжина хоботка запилювача. Нектар, багатий сахарозою, – схований в нижній частині трубки. Ця система запилення поділена за типом запилювача на 5 типів. Квітки, для яких характерна ця система запилення, адаптовані до 5 груп комах.

1. *Prosoeca peringueyi* Lichtwardt, 1920 запилюють весняно-квітучі види, які мають забарвлення квіток від червоного до фіолетового, або від білого до жовтого. Вона характерна для таких видів роду як *Babiana* Ker Gawl. (*B. dregei* Baker, *B. curviscapa* G.J. Lewis i *B. framesii* L. Bolus), *Hesperantha* Ker Gawl. (*H. latifolia* (Klatt) M.P. de Vos i *H. oligantha* (Diels) Goldblatt), (*Lapeirousia* Pourr.) *L. jacquinii* N.E.Br., *L. oreogena* Schltr. ex Goldblatt, *L. silenoides* (Jacq.) Ker Gawl., *L. violacea* Goldblatt, *Romulea* Maratti (*R. hantamensis* (Diels) Goldblatt, *R. kamisensis* M.P. de Vos), *Sparaxis* Ker Gawl. (*S. metelerkampiae* (L.Bolus) Goldblatt & J.C. Manning i *S. variegata* (Sweet) Goldblatt) та *Tritonia* Ker Gawl. (*T. marlothii* M.P. de Vos).

2. *Moegistorhynchus-Philoliche* (*Moegistorhynchus longirostris* Wiedemann, 1819, *M. perplexus* Bequaert, 1935, *Philoliche gulosa* Wiedemann, 1828, *P. rostrata* Linnaeus, 1764) запилюють види, які цвітуть в кінці весни до літа та які мають біле, кремове або світло-рожеве забарвлення з червоним маркуванням. Вони запилюють такі види як: *Babiana brachystachys* (Baker) G.J.Lewis, *B. tubulosa* (Burm.f.) Ker Gawl., *Geissorhiza confusa* Goldblatt, *G. exscapa* (Thunb.) Goldblatt, види роду *Gladiolus* (*G. angustus* L., *G. floribundus* Jacq.), *Lapeirousia anceps* (L.f.) Ker Gawl., *L. fabricii* (D. Delaroché) Ker Gawl., *Tritonia crispa* (L.f.) Ker Gawl. (Manning et al., 1997).

3. *Prosoeca ganglbaueri* Lichtwardt, 1910 запилюють літньо- та осінньо-квітучі види рослин з забарвленням квіток від білого до рожевого (рідше блакитного), з червоним маркуванням: види роду *Gladiolus* (*G. engysiphon* G.J.

Lewis, *G. ferrugineus* Goldblatt & J.C. Manning, *G. microcarpus* G.J. Lewis, *G. mortonius* Herb.), а також *Hesperantha grandiflora* G.J. Lewis, *H. scopulosa* Hilliard & B.L. Burtt, *H. woodii* Baker, *Nivenia stenosphon* Goldblatt, *Tritoniopsis revoluta* (Burm.f.) Goldblatt, *Watsonia occulta* L.Bolus, *W. wilmsii* L.Bolus.

4. *Stenobasipteron wiedemanni* Lichtwardt, 1910 запилюють літньоквітучі види з квітками білого забарвлення з великою кількістю легкодоступного пилку – *Gladiolus macneilii* Oberm. та два види роду *Hesperantha* Ker Gawl. (Goldblatt et al., 1999, 2004b).

- Система запилення метеликами. Рослини характеризуються великими метеликоподібними квітками з довгою трубкою оцвітини. Забарвлення оцвітини – від червоного до помаранчевого, рідше жовтого або фіолетового, іноді з білими вказівниками нектару на нижніх листочках оцвітини (Manning et al., 1996, 1997).
- Система запилення молями. Квітки з тонкою трубкою оцвітини і короткими тичинками, бліді та тьмяні. Протягом дня квітки частково або повністю закриті і розкриваються вночі та мають пряний аромат. У представників роду *Gladiolus* квітки залишаються відкритими протягом дня, але часто ароматні тільки вночі, а у роду *Hesperantha* квітки залишаються закритими протягом дня і відкриваються після заходу сонця.
- Система запилення птахами. Квітки зигоморфні з довгою трубкою оцвітини та великою кількістю нектару. Зазвичай – це зимо-весняно квітучі види (забарвлення квіток від темно-червоного до яскраво-червоного або помаранчевого), на нижніх листочках оцвітини – з чорним маркуванням у видів родини *Crocoideae* Burnett роду *Watsonia* Miller (*W. vanderspuyiae* L. Bolus), *Tritoniopsis* L.Bolus (*T. burchellii* (N.E.Br.) Goldblatt, *T. triticea* (Burm.f.) Goldblatt), а також у роду *Gladiolus* L. (*G. abbreviatus* Andrews, *G. dalenii* Van Geel) (Goldblatt et al., 1999).
 - Система запилення жуками. Квітки великі з рожевим, червоним, синім, фіолетовим, жовто-оранжевим та білим забарвленням оцвітини та

темною пігментацією, яка може поширюватися на тичинки і стовпчик (*Ixia* L., *Romulea* Maratti та *Moraea* Mill.) (Goldblatt et al., 2006).

Окрім досліджень систем запилення в Африці, велику увагу надається вивченню рідкісних видів. Зокрема, досліджено п'ять ендемічних видів роду *Babiana* (*B. ringens* subsp. *ringens*, *B. ringens* subsp. *australis*, *B. hirsuta*, *B. avicularis* та *B. carminea*) і встановлено, що всі ці види запилюються птахами та мають автономне самозапилення (De Waal et al., 2012).

José Sánchez із співавторами провів детальні антекологічні дослідження триби *Nivenidae* та вказав на характерний для її предстаників поліморфізм, зворотню геркогамію та втрату гетеростилії, коли тичинки і приймочка однакової висоти – явище, пов'язане з репродуктивними процесами та самозапиленням. Як виявилось, для квіток роду *Nivenia* Vent. характерні також диморфізм та різні типи поліморфізму, зокрема, й гетеростилія (Sánchez et al., 2010).

Описана фенологія для ще одного привабливого для запилювачів роду – *Sisyrinchium* L. та з'ясовані філогенетичні відносини всередині роду (Alexandersson, Johnson, 2002; Karst, Wilson, 2012).

Проводились різноманітні спостереження за пристосуванням *Freesia laxa* (Thunb.) Goldblatt & J.C.Manning, *Sparaxis tricolor* (Schneev.) Ker Gawl., *Tritonia deusta* (Ait.) Ker Gawl. і *Tritonia securigera* (Aiton) Ker Gawl до різних кліматичних умов та за певними процесами їхнього відновлення, оскільки дані види мають широке застосування у декоративному садівництві (Ehrich, 2009)].

Добре досліджений рід *Gladiolus* L., який налічує близько 260 видів, поширених в Африці на південь від Сахари. В цьому роді – виявлено та 32 системи запилення (Goldblatt et al., 2001). В роді *Gladiolus* була описана структура та довжина квіткової трубки, зокрема виявлене співвідношення між цими показниками та їх впливом на плодоношення. Найбільш детально вивчений *Gladiolus longicollis* Baker, для якого встановлено основні системи схрещування (Alexandersson, Johnson, 2002). Для деяких видів – *G. bilineatus* G.J.Lewis, *G. engysiphon* G.J.Lewis, *G. martleyi* L.Bolus, *G. oppositiflorus* Herb. визначено, що

вони запилюються *Pachydiplax longipennis* (Burmeister, 1839) (Newman et al., 2014).

Найповніше, у різних аспектах, серед всіх представників родини Iridaceae вивчений рід *Iris*. Зокрема, були проведені дослідження філогенетичних зв'язків в межах роду загалом (Wilson, 2001) та між шістьма підродами роду за результатами секвенування хлоропластної ДНК (Макаревич и др., 2001; Шнеер, 2000; Wilson, 2001, 2011). Охарактеризована загальна будова квітки та особливості морфологічної будови видів роду *Iris* (Wilson, 2011). Детально описана історія систематики роду та наведено точки поширення видів цього роду в Росії (Алексеева, 2008). Охарактеризована фенологія цвітіння деяких видів роду *Iris* в умовах інтродукції в ботанічному саді Тверського державного університету (Наумцев, 1997, 1999; Чугаева 2003). Була досліджена фенологічна динаміка виду *Iris hexagona* та вплив солоності ґрунту на різні показники в цьому процесі (Van Zandt, Delayed, 2002).

Плодоношення в родині Iridaceae слабо вивчене: відомо, що плід – ценокарпна багатогніздна коробочка, тип розкривання якої – поздовжній сутурально-дорзальний, зав'язь нижня. плацентація центрально-кутова (Чугаева, 2006).

Дані про особливості ембріологічної будови окремих видів зосереджені на загальних характеристиках родини Iridaceae (Камелина, 2011; Соколовская, Шпилевой, 1990). Для *Iris tenax*, *I. pseudacorus*, *I. setosa* й *I. sanguinea* детально вивчена будова та розвиток жіночої сфери (Дорофеева и др., 2013; Carol, 2001).

Досліджені нами види досі здебільшого вивчались на популяційному рівні, зокрема, на півдні Польщі проводились фітоценологічні дослідження популяцій *I. sibirica* (Kostrakiewicz, 2008), в Угорщині визначались певні фенологічні параметри *I. sibirica* та були з'ясовані внутрішні і зовнішні фактори, які впливають на успіх видів та здатність до розмноження (Szöllösi et al., 2009). Також досліджено параметри репродуктивного успіху, морфометричні показники квітки та суцвіття *I. sibirica* та життєздатність пилкових зерен (Szöllösi et al.,

2010). На прибережній рівнині Ізраїлю проводили дослідження популяцій ендемічних *Iris atropurpurea* (Iridaceae): визначені основні системи запилення та їх вплив на плодоношення (Watts et al., 2013).

Проте, процеси запилення представників родини Iridaceae в Євразії і в Новому Світі, де родина також добре представлена, залишаються дуже слабо вивченими (Goldblatt, Manning, 2006).

1.2. Особливості репродукції представників родини Iridaceae флори України

У флорі України налічується 34 таксони з родини Iridaceae, які належать до чотирьох родів: *Crocus* L., *Sisyrinchium* L., *Gladiolus* L., *Iris* L. (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Рід *Crocus* L. у флорі світу охоплює 104 види (<http://www.theplantlist.org/>).

Для території України, згідно з останнім переліком, наводиться 11 видів (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999):

- Crocus angustifolius* Weston,
- C. banaticus* J.Gay
- C. chrysanthus* (Herb.) Herb.
- C. flavus* Weston
- C. heuffelianus* Herb.
- C. pallasii* Goldb.
- C. reticulatus* Steven ex Adam
- C. sativus* L.
- C. speciosus* M.Bieb.
- C. tauricus* (Trautv.) Puring
- C. vernus* (L.) Hill

До Червоної книги України (2009) увійшли: *Crocus angustifolius* Weston, *C. banaticus* J.Gay, *C. speciosus* M.Bieb., *C. heuffelianus* Herb., *C. reticulatus* Steven ex Adam, *C. tauricus* (Trautv.) Puring, *C. pallasii* Goldb. (Червона книга..., 2009).

Представники роду *Crocus* – це багаторічні трав'янисті бульбоцибулинні рослини. За часом цвітіння види флори України поділяються на ранньо-весняноквітучі *Crocus angustifolius* Weston., *C. tauricus* (Trautv.) Puring, *C. heuffelianus* Herb., *C. reticulatus* Stev. ex Adam. і осінньоквітучі – *C. speciosus* Bieb., *C. banaticus* J. Gay. Детально було досліджено два види роду *Crocus*: *C. heuffelianus* Herb. та *C. banaticus* J. Gay флори Українських Карпат (Мигаль, 1995, 1997, 1998, 1999, 2001, 2002). Внаслідок проведеного критико-систематичного аналізу уточнено видовий склад роду, досліджено внутрішньо- та міжпопуляційну мінливість ознак вегетативних та репродуктивних органів. Вивчені хорологія, еколого-фітоценотична приуроченість, онтогенез видів, репродуктивна біологія видів, проведено дослідження вікової та віталітетної структури, щільності та продуктивності популяцій. Встановлено причини скорочення ареалів видів, запропоновано заходи з охорони їх генофонду та практичного використання (Мигаль, 2002). В онтогенезі рослин роду *Crocus* виділено чотири періоди і сім вікових станів. Обидва види за особливостями онтогенезу належать до типу моноцентричних біоморф з повною ранньою неспеціалізованою дезінтеграцією (Мигаль, 1999).

В Українських Карпатах виявлено 102 місцевиростання *C. heuffelianus* та 17 місцевиростань *C. banaticus* (Мигаль, 1995, 1998). У *C. heuffelianus* встановлено три типи вегетативного розмноження в природних умовах. Перший – в генеративному періоді (нормальна партикуляція), другий тип – сенільна партикуляція та нормальна артикуляція, третій тип – юнацька партикуляція (іматурні та ювенільні вікові стани). У *C. banaticus* вегетативне розмноження одного типу – нормальна артикуляція (Мигаль, 1997).

Встановлено, що *C. heuffelianus* та *C. banaticus* – перехреснозапильні ентомофільні рослини. В умовах Українських Карпат основним запилювачем для

C. heuffelianus є медоносна бджола (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758), а для *C. banaticus* – *A. mellifera* та представники роду *Bombus* Latreille, 1802 (Мигаль, 1997). Дослідження ембріологічних особливостей представників роду *Crocus* зосереджені в основному на дослідженні пилкових зерен, які є сфероїдальними, за винятком *C. heuffelianus*, (Erdtman, 1952). Також виявлена неоднорідність щодо розмірів пилкових зерен *C. heuffelianus*, *C. banaticus*, *C. reticulatus*, *C. angustifolius*, *C. speciosus*, *C. tauricus*, що може зумовлюватися впливом різних факторів зовнішнього середовища. У видів роду *Crocus* зрілі пилкові зерна представлені у вигляді монад (Кушнір, 2010). Кушнір Н.В. дослідила морфологічні особливості пилку роду *Crocus* L., що дає уявлення про родинні зв'язки всередині дослідженої групи рослин і її філогенетичні зв'язки (Кушнір, 2010).

Рід *Sisyrinchium* L. включає близько 202 види (<http://www.theplantlist.org/>). Для території України, згідно з останнім переліком, наводиться один вид *Sisyrinchium serpentrionale* E.V. Bicknell (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Дослідження роду *Sisyrinchium* в Україні здійснювали тільки на популяційному рівні. Фрагментарно описано популяції *Sisyrinchium serpentrionale*, вказано, що північно-американський вид росте на відкритих місцях, на луках та на схилах, вздовж доріг (Котов, Барбарич, 1950; Лукаш та ін., 2008). За матеріалами гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного (KW), в Україні *S. serpentrionale* трапляється переважно в Закарпатській, Львівській, Івано-Франківській та Київській областях (Zhyhalenko, 2013). Зокрема Жигаленко О.А. (2013) була знайдена популяція в Чернігівській області. Виявлений локалітет розташований, імовірно, на північно-східній межі поширення *S. serpentrionale* в Україні.

Рід *Gladiolus* L. – другий за кількістю видів у родині після роду *Iris* L., та за новою системою родини Iridaceae Juss. охоплює від 262 (Goldblatt, Manning, 2008) до 280 видів (<http://www.theplantlist.org/>).

Для флори України, згідно з останнім переліком, наводиться шість видів (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), з яких чотири внесені до Червоної книги України (Червона книга..., 2009):

Gladiolus imbricatus L. (косарики черепитчасті),

G. tenuis M.Bieb. (к. тонкі),

G. italicus Mill. (к. італійські),

G. palustris Gaudin (к. болотні).

В Україні найдокладніше вивченим є *G. tenuis*; зокрема досліджені структура та чисельність популяцій та фенологія, репродукція, основні етапи плодоношення та дисемінації в популяціях поблизу річки Псел (Сумська область) (Белан, 2014; Орлова, Левченко, 2012; Орлова, Чумак, 2014). Також, Белан С.С. (2014, 2014, 2015) зробила висновок, що несистематичне косіння виступає стресовим фактором та зумовлює зниження морфологічної цілісності виду.

Для трьох видів – *G. imbricatus*, *G. italicus*, *G. palustris* С.Л. Жигаловою досліджено мікроморфологію, а саме структуру листкової пластинки, насінини та ультраструктуру пилкових зерен (Жигалова, 2013).

В умовах інтродукції описано онтогенетичні стани особин *G. imbricatus* (Гнатюк, Гапоненко, 2012). Встановлено, що *G. imbricatus* має лікувальні властивості (Викторов 2011; Крвавич та ін., 2014). Є багато окремих даних, отриманих з використанням антекологічного, динамічного, ембріологічного і еволюційного методів.

Marika Kose з співавторами (Kose et al., 2019) експериментальним методом встановили, що популяція *G. imbricatus* зменшилась при використанні луки під пасовище і продовжувала розвиватися лише на скошених ділянках. Однак, автори рекомендують перенести скошування на пізніший період, після дозрівання насіння. Зокрема, й іншими дослідниками (Bonari et al., 2017; Tälle et al., 2018). встановлено, що найбільш ефективним методом відновлення популяції є косіння.

Рід *Iris* Tourm. ex L. (Ірис), за даними з різних джерел, представлений у світовій флорі від 250 (Goldblatt et al., 2000a; Goldblatt, Manning, 2008; Mathew, 1981) до 362 видами і 16 підвидами (<http://www.theplantlist.org/>).

Для території України, згідно з останнім переліком, наводиться 16 таксонів (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) (три з яких зараз вважаються синонімами):

Iris aphylla L. (півники безлисті),

I. sintenisii Janka subsp. *brandzae* (Prodán) D.A. Webb et Chater (п. Брандзи),

I. florentina L. (п. флорентійські),

I. germanica L. (п. німецькі),

I. graminea L. (п. злаколисті),

I. halophila Pall. (п. солелюбні),

I. hungarica Waldst. & Kit. (п. угорські) (syn. до *Iris aphylla* L.),

I. spuria L. subsp. *musulmanica* (Fomin) Takht.) (syn. *I. musulmanica* Fomin) (п. мусульманські),

I. pallida Lam. (п. бліді),

I. pineticola Klokov (п. борові) (syn. до *Iris arenaria* Waldst. & Kit.),

I. pontica Zapał. (п. понтичні),

I. pseudacorus L. (п. болотяні),

I. pseudocyperus Schur (п. несправжньоосмикавцеві) (syn. до *Iris graminea* L.),

I. pumila L. (п. карликові),

I. sibirica L. (п. сибірські),

I. variegata L. (п. строкаті).

До другого видання Червоної книги України увійшли лише три з цих таксонів – *Iris pontica* Zapał., *Iris pineticola* Klokov, *Iris pseudocyperus* Schur (Червона книга ..., 1996). До третього видання Червоної книги України, крім згаданих трьох, внесено ще *Iris furcata* M. Bieb. та *Iris sibirica* L. (Червона книга..., 2009).

Всі доступні дані (гербарні збори, літературні джерела і результати власних польових досліджень) про поширення цих видів були зібрані і докладно

проаналізовані С.Л. Жигаловою (Жигалова, 2012). Авторка прийшла до висновку, що чисельність локалітетів не лише рідкісних і загрожених видів роду, а й широко розповсюджених його представників, як наприклад, *Iris pseudacorus*, скорочується (Жигалова, 2014). Проте знахідка нової популяції *I. pseudacorus* в степовій зоні на берегах р. Лугань (Харченко, Наумов, 2014) свідчить, що хорологічні дослідження роду *Iris* на території України не завершені.

Тим більше, це стосується їхніх раритетних представників, зокрема *Iris sibirica*. Так, на Чернігівському Поліссі, де, порівняно з іншими регіонами, є значна концентрація осередків (понад 30) цього виду (Лукаш, 2010; Подорожний, 2012), новий локалітет *I. sibirica* був виявлений у Дніпровсько-Деснянському межиріччі (Shynder, 2013). А зовсім недавня знахідка значної ділянки з *I. sibirica* (20 гектарів) у Миколаївському районі Львівської області, стала справжньою несподіванкою (Сенів, Тасенкевич, 2017).

Отже, в Україні серед представників родини Iridaceae найповніше вичений рід *Crocus* L., є фрагментарні дані для деяких видів роду *Iris* L., *Sisyrinchium* L., *Gladiolus* L. Досліджені нами види мало вивчені в Україні, усі існуючі дані стосуються результатів популяційних та поодиноких морфологічних досліджень.

Останніми молекулярно-генетичними дослідженнями (Maximum Likelihood using cpDNA (matK, trnK and ndhF) sequence data) (Wilson, 2011), була внесена остаточна ясність у питання положення *I. sibirica* на молекулярному дереві роду *Iris*. Авторкою було доведено, що цей вид належить не до підроду *Xyridion* (Tausch) Spach, як вважали деякі дослідники (Макаревич, 2001; Шнеер, 2000), а до підроду *Limniris* (Tausch) Spach (секція *Limniris*, серія *Sibericae* (Diels) Lawrence).

Таким чином, аналізуючи існуючі результати досліджень представників родини Iridaceae в Україні, слід зауважити що досить велику увагу присвячено вивченню родів *Iris* та *Crocus*, які найчисельніші за кількістю видів в Україні. Зокрема рідкісні види роду *Crocus* досить добре вивчені. При вивченні роду *Iris* дослідники зосереджувались в основному на популяційному аспекті.

Єдиний представник роду *Sisyrinchium* L. майже невивчений, поодинокі відомі дані стосуються поширення *S. serpentrionale* на території України.

З роду *Gladiolus* L. найповніше вивчений *G. tenuis* M.Bieb., слабо дослідженим є *Gladiolus imbricatus* L.

1.3 Сучасні концепції репродуктивної біології рослин

Основний напрямок в розвитку репродуктивної біології рослин – це системне вивчення великої кількості видів, яке охоплює всі етапи генеративного циклу (починаючи від закладання генеративної бруньки і закінчуючи насінневим відтворенням), та враховує ефективність насінневого і вегетативного розмноження (Терехин, 2000).

У дослідженні трав'янистих багаторічників, увагу в основному присвячують ритмам цвітіння, процесам запилення, плодоношення, дисемінації (Дем'янова, 2010; Левина, 1956, 1957; Пономарев, 1960; Пономарев, Дем'янова 1980). Проте, для повного вивчення репродуктивного циклу необхідно дослідити вегетативне розмноження (Работнов, 1969, 1974), екологію цвітіння і запилення (Пономарев, Дем'янова 1980; Faegri, 1979), ембріологічні процеси (Батыгина, 2000), плодоношення і насіннєву продуктивність (Вайнагий 1974; Злобин 1989; Левина, 1957, 1963, 1967), насіннєве відтворення (Левина, 1957; 1981). В процесі таких комплексних досліджень актуальним є використання п'ятих підходів: антекологічного, динамічного, порівняльно-морфологічного, ембріологічного, популяційного.

Антекологічний підхід охарактеризовує чинники, які впливають на процеси запилення, а саме наявність запилювачів, якість та кількість пилку. Оскільки антекологічний підхід тісно пов'язаний з порівняльно-морфологічним, то їхнім поєднанням вдалось виявити, що значний вплив на систему запилення та механізми цвітіння мають певні морфологічні особливості квіток, суцвіть та їхні функції (Голубев, Волокитин 1986 а, б). Вивчення феномена забарвлення

оцвітіння квітків та його змін протягом життя рослини, особливостей будови тичинок та маточки, їх взаєморозташування, взаємодозрівання та змін в процесі цвітіння є актуальними завданнями. Цей підхід описує основні зв'язки між квіткою та зовнішніми умовами, які під впливом тих чи інших чинників можуть бути як сприятливими, так і несприятливими (Пономарев, Дем'янова 1980; Faegri, 1979).

Для дослідження репродуктивного циклу ми використовували концепцію динамічної антекології вчених В.М. Голубєва і Ю.С. Волокітіна (1968а, б, в) з Нікітського Ботанічного саду. В ній розглядається не тільки морфологічна будова квітків і роль її частин в перехресному запиленні, але й зміни у будові квітків 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 в популяціях гермафродитних видів рослин.

Концепція динамічної антекології спирається на такі основні положення:

1. Репродуктивна макроструктура виду являє собою таку систему, в якій на кожному рівні реалізується донорно-акцепторна взаємодія репродуктивних елементів. Донор – джерело пилку (чоловічих гаметофітів і чоловічих гамет), а акцептор – структура, яка вловлює пилок (місце знаходження жіночих гаметофітів і яйцеклітин), тобто маточка, жіноча квітка, жіноча особина.

2. Існує п'ять рівнів донорно-акцепторної взаємодії: квітка, суцвіття, генеративний пагін, особина, популяція.

3. Квітка (особина) є одночасно донором і акцептором пилку, забезпечує обидві функції – чоловічу і жіночу.

4. В якості основної моделі запилення слід розглядати гермафродитну форму популяції, а не дводомну. Тому, переміщення пилку під час цвітіння можна описати двома циклами: ендотеричним – в межах особини та екзотеричним – в межах популяції та між популяціями. Ендотеричний цикл забезпечує інбридинг, а екзотеричний цикл – аутбридинг та гібридизацію.

5. Запилення здійснюється сумішшю різнорідного пилку, компоненти якої залежать від статевої форми популяції і ступеня спорідненості між особинами. Суміш пилку, який потрапив на приймочки (паліноміксис), забезпечує участь у конкурентних відносинах генетично різнорідних чоловічих гаметофітів. Тип схрещування (запліднення) визначається внаслідок відбору чоловічих гаметофітів під час їхньої взаємодії з тканинами стовпчика (пенетрації).

6. Механізм запилення визначає потенційну можливість виду щодо його репродуктивної системи, яка реалізується в певних умовах ценопопуляції, і біологічних особливостей виду. Кожен спосіб запилення визначається двома ознаками: агентом перенесення пилку і джерелом пилку.

7. Сезонні і добові ритми цвітіння виражають особливості реакції рослин на режим дії екологічних факторів, тому вони не є строго фіксованими і змінюються у певному діапазоні, створюючи необхідну лабільність пилок-сприймаючого комплексу на всіх рівнях репродуктивної макроструктури виду.

8. Фітоценоз являє собою найвищий рівень системи, на якому здійснюється запилення кожного виду – компонента фітоценозу. У фітоценозі формуються і реалізуються репродуктивні стратегії усіх видів, а при потребі, і модифікуються (Голубев, Волокитин 1986 а,б). На основі цих положень виділено ксеногамні та ідіогамні типи схрещування. В концепції були виділені типи запилення не лише за агентом, але і за джерелом пилку, а саме ксеногенія та ідіогенія.

Важливою частиною вивчення репродуктивного циклу є дослідження морфогенезу плоду, які дають можливість з'ясувати структурні адаптації процесів плодоношення і дисемінації. Розроблена А.В. Бобровим та співавторами, під керівництвом професора О.П. Меликяна (Бобров и др., 2009), гістогенетична концепція дослідження плоду дає можливість з'ясувати структуру перикарпію, яка є стабільною для кожного виду і не потерпає якісних змін під впливом зовнішнього середовища, порівняно з морфологічною будовою плоду. Згідно з нашими уявленнями, морфогенез плоду починається на етапі розвитку квітки – це етапи розвитку гінцею у бутоні. Тому для з'ясування особливостей

морфологічної будови та адаптації плоду, необхідно з'ясувати внутрішню структуру гiнецею, адже гiнецей – це структурна основа плоду. Внутрішня структура гiнецею однодольних рослин часто характеризується наявністю септального нектарника та складною вертикальною зональністю (Daumann, 1970; Schmid, 1985; Sokoloff, 2006; Одiнцова 2012, 2013;). Проте в родині Iridaceae структура гiнецею, септального нектарника, плацентація та зв'язок структури гiнецею і плоду не досліджувались, що зумовлює актуальність і необхідність цього напрямку дослідження.

Сучасні концепції в репродуктивній біології рослин в Україні розвиває школа, заснована професоркою Шевченко С.В., яка зробила значний внесок у вивчення репродуктивного циклу і виявлення його критичних етапів для низки рослин кримської флори (Голубев, 1996; Кузьмина 2006, 2008, 2009; Марко, 2004, 2004а, 2004б, 2005, 2006, 2006а, 2007, 2008; Марко, Шевченко, 2005, 2005а, 2008; Мирошниченко, 2012, 2013, 2014а, 2014б, 2014, 2016б, 2019, 2019; Шевченко, Чеботарь, 1992; Шевченко, 2001, 2008, 2009, 2016, 2017; Шевченко и др., 2004, 2007, 2010; Шевченко, Дьяченко, 2004; Шевченко, Зубкова, 2008; Шевченко, Кузьмина, 2007, 2008, 2011, 2018; Ярославцева, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009; Ярославцева, Шевченко, 2007, 2008, 2009).

В Україні дослідження ембріологічний етапів життєвого циклу різноманітних культурних і дикорослих рослин проводились С.В. Шевченко та її учнями Т. Кузьминою, Н. Марко, А. Ярославцевою, Н. Мирошниченко (Шевченко, 2009; Шевченко и др., 2010; Кузьмина, 2009; Марко, 2008; Ярославцева, 2009; Мирошниченко, 2019). Оскільки найбільш критичними періодами розвитку генеративних органів вважаються премейотичний, мейотичний і постмейотичний (Шамров, 2007; Шамров, Анисимова, 2007), доцільно дослідити їх та з'ясувати в інших видів етап, на якому відбувається блокування утворення життєздатних насінин.

Проблема вивчення популяції рослин і використання популяційних підходів розглянута у великій кількості публікацій (Бигон, 1989; Дідух, 1998; Жукова,

1995; Злобін, 1992) проте всі вони стосувались широко розповсюджених видів. Зокрема Злобіним Ю.А. зі співавторами (2013), визначено, що рідкісний вид рослин існує в природі, як окрема локальна популяція. Саме процеси, які відбуваються в локальних популяціях визначають їх стійкість і динаміку розвитку. Популяційний підхід має досить важливе значення, в репродукції виду, оскільки він пропонує різностороннє вивчення особин рослин, які утворюють популяцію, і, відповідно, дає важливу інформацію про ріст, продуктивні процеси та здатність видів до репродукції, особливо рідкісних. Окрім цього, Злобіним Ю.А. зі співавторами (Злобин и др., 2013) об'ярунтована нова концепція комплексного вивчення рідкісних видів, у якій пропонується використовувати ботанічні та екологічні методи дослідження в комплексі. Вона включає аналіз життєвих форм, особливості морфогенезу особин з урахуванням морфометричних методів, даних про гендерну, онтогенетичну, віталітетну структури популяції, репродуктивних особливостей рослин, особливості екотопу та його відповідності до екологічних вимог рідкісного виду (Злобин и др., 2013). Показником стану відновлення популяції є репродуктивний успіх, який визначається за кількістю закладених бутонів та квіток. Це кількість утворених насінин, відношення кількості плодів до квіток, або відношення кількості насінин до насінних зачатків. Репродуктивний успіх виявляє всі критичні точки в репродуктивному циклі (Злобін, 1992; Злобин и др., 2013).

Отже, репродуктивні процеси залежать від екологічних факторів. Актуальним при вивченні рідкісних видів рослин є комплексний метод, який об'єднує всі підходи і дає можливість з'ясувати критичні моменти циклу і відтворити його. З огляду на це можна стверджувати, що всі процеси під час розвитку особин рідкісного виду взаємопов'язані між собою і формування та розвиток плоду квітки чи бутону прямо пропорційно залежні від етапу формування бруньки відновлення та умов росту даного виду.

Таким чином, аналізуючи літературні дані щодо репродуктивної біології представників родини Iridaceae в Україні, слід зауважити, що серед усіх родів найбільш дослідженими представники роду *Crocus* (Кушнір 2015; Мигаль, 2002). Зокрема, вивчені біологічні, антекологічні, з'ясовані особливості дисемінації та популяційні особливості *Crocus heuffelianus*, *C. banaticus*. Автор зробив висновок, що для популяцій досліджуваних видів характерні неповночленний віковий склад, регулярне поновлення насіннєвим шляхом, достатній рівень життєвості, що забезпечують їм стійке положення у складі фітоценозів. Погіршення стану, а також зникнення деяких окремих популяцій пов'язане не з біологічними особливостями видів, а є наслідком надмірного антропогенного впливу.

Також дослідження *Gladiolus tenuis* проведені Белан С.С. (2014, 2014, 2015) зробила висновок, що антропогення втручання зумовлює зниження морфологічної цілісності виду. Таким чином для представників родини Iridaceae основною причиною загроження видів вважається антропогенне навантаження.

Аналізуючи літературні дані щодо обох досліджених нами видів – *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*, можна зауважити, що в них детально вивчений онтогенез в умовах культури та мікроморфологія органів (листяної пластинки, насінин та ультраструктура пилкових зерен). У *Gladiolus imbricatus* вивчено поширення в Україні, виявлені лікувальні властивості та хімічний склад усіх частин рослини. Основні дослідження *Iris sibirica* були зосереджені на пошуку нових популяцій та з'ясуванні їхньої структури і динаміки, виявленні поодинокі дані з екології запилення та цвітіння, з'ясувана морфологічна будова плоду та насінини. Частково вивчена ембріологічна будова насінного зачатку.

Отже, слід зауважити, що в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* зовсім не вивчена мікроморфологія квітки і плоду, насінини, немає даних по генезису мікроспорангію та насінного зачатку. Також не вивчені екологія цвітіння та способи запилення, не з'ясовані пристосування до дисемінації.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Біоморфологічна характеристика досліджених видів

Gladiolus imbricatus L.

Gladiolus imbricatus – бульбоцибулинний полікарпик, гігромезофіт, багаторічна трав'яниста рослина 40-120 см заввишки. Поширений переважно на вологих заболочених луках, у розріджених лісах, на узліссях, полянах, берегах водойм (Кагало, Кузярін, 2009; Котов, Барбарич, 1950; Парфенова, 2017). Бульбоцибулина округла, до 2 см завширшки.. На видовженій частині монокарпічного пагона (квітконосі) розвиваються 2-3 листки серединної формації – лінійні або вузьколанцетні, мечоподібні (Нотов, Наумцев, 2003). Листкова пластинка уніфасціальна (Юхимчук, 1977; Goldblatt et al, 1998). Довжина квітконосу – 70 см. Суцвіття визначається як однобічний колос (Федоров, Артюшенко, 1979), складається з (3) 5-10 (14) квіток (Нотов, Наумцев, 2003). Кожна квітка оточена криючим листком ланцетної форми і профілом. Квітки зигоморфні, тричленні. Оцвітина проста, тичинок три, гiнецей синкарпний з трилопатевою приймочкою, зав'язь нижня (Положий, 2001). Плід – тристулкова обернено-яйцеподібна багатонасінна коробочка (Каден, 1965). Насінини плескуваті, овальні, крилаті, 4-6 мм завдовжки, коричневі (Сікура, Сікура, 2003). *Gladiolus imbricatus* цвіте з травня по червень, плодоносить з липня по серпень (Губанов и др., 2002; Кагало, Кузярін, 2009).

Вид занесений до Червоних книг Республіки Білорусь (Семеренко, Морозова, 2005), Литви (<https://www.raudonojistiknyga.lt/knyga/64-2019-m-naujos-raudonosios-knygos-saugomu-rusiu-sarasas>), Молдови (<http://www.salvaeco.org/plante/>) та Латвії (Spuris, 1998). В Червоній книзі України (2009) *Gladiolus imbricatus* має статус «вразливий» (Кагало, Кузярін, 2009). Проте він не внесений до Європейського

Червоного списку, списків Бернської конвенції та МСОП (<https://www.coe.int/en/web/bern-convention/>; <https://www.iucn.org/>).

Ареал виду охоплює Центральну Європу, Середземномор'я (рис. 2.1). В Україні спорадично трапляється на заході та півночі: у Карпатах – більш-менш звичайно; на Поліссі, Малому Поліссі, Розточчі-Опіллі, у Західному Лісостепу – досить рідко; на Лівобережжі та в Криму – рідко (Червона книга..., 2009).

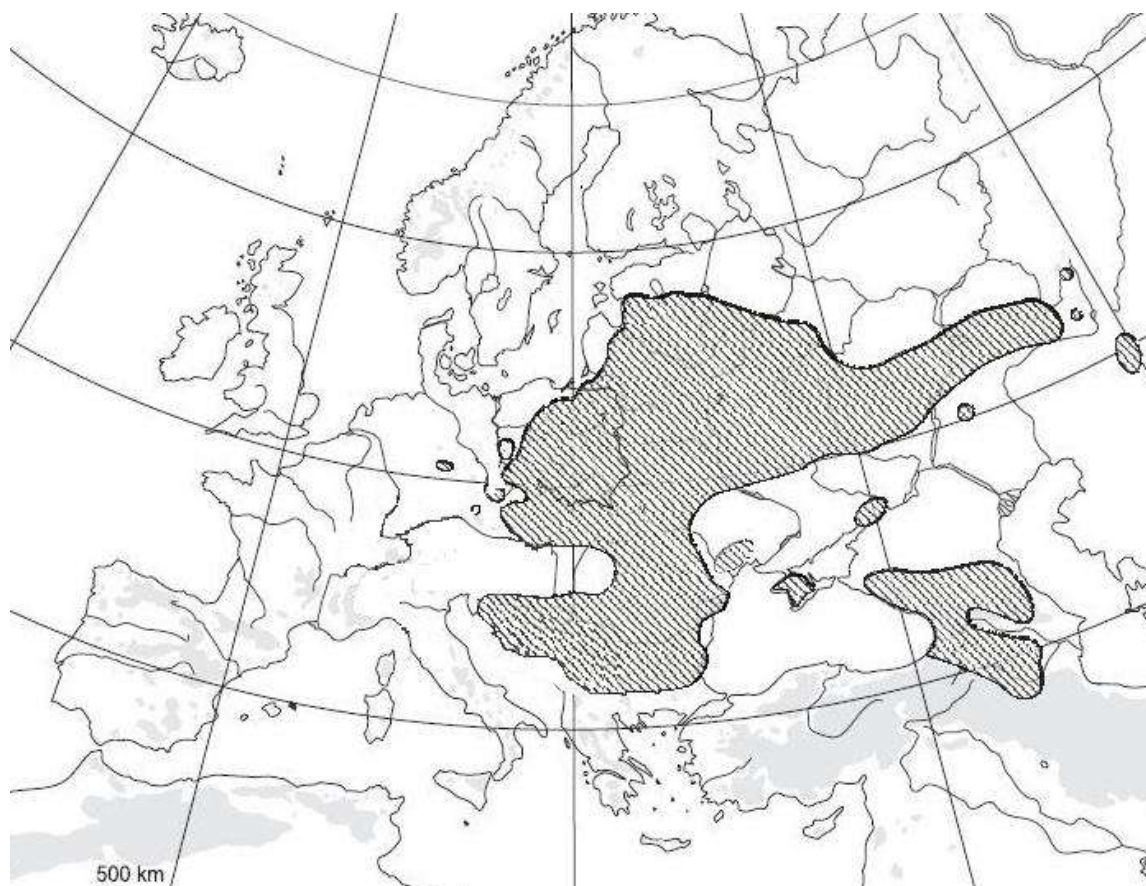


Рис. 2.1 Ареал *Gladiolus imbricatus* L. (Meusel et al., 1965 зі змінами)

***Iris sibirica* L.**

Iris sibirica L. – кореневищний полікарпик, гігромезофіт, поширений на вологих трав'яних місцях у заплавах лісах й на луках, по берегах річок, серед чагарників по околицях боліт (Котов, Барбарич, 1950; Червона книга..., 2009). Просторове розміщення популяцій лінійне або локальне. Кожна куртина складається з 50–300 пагонів (Лукаш та ін., 2007; Подорожний, 2009). Кореневище тонке до 0,8 см в діаметрі, звивисте, біля основи утворює щільні

дернини з волосоподібними залишками минулорічних листків (Парфенова, 2017). Квітки синьо-фіолетові, зрідка білі, запашні, сидячі, виростають в пазухах коричневих плівчастих приквіток. Зовнішні долі оцвітини відігнуті назовні, обернено-яйцеподібні, блакитні, з коричневим або фіолетовим жилкуванням. Внутрішні долі оцвітини прямостоячі, еліптичні, яйцеподібні, темно-сині (Губанов и др., 2002; Юхимчук, 1977). Тичинок три, гінецей синкарпний. Насінини *Iris sibirica* – сплюснуті, напівкруглі. Плід – довгаста тригранна коробочка (Каден, 1965). Вид цвіте в травні-липні, плодоносить – в липні-серпні. Розмножується насінням та вегетативно (розростанням куртин) (Мельник та ін., 2009). Вид занесений до Червоної книги Республіки Білорусь (Морозова, 2005), Литви (<https://www.raudonojikygyta.lt/knyga/64-2019-m-naujos-raudonosios-knygos-saugomu-rusiu-sarasas>), Молдови (<http://www.salvaeco.org/plante/>), Латвії (Spuris, 1998) та Червоного списку Словаччини (Turis et al., 2014). Також вид внесений з категорією NT (<https://www.iucnredlist.org/species/203236/2762502>), але не увійшов до Європейського Червоного списку, списку Бернської конвенції : (<https://www.coe.int/en/web/bern-convention/>). Природоохоронний статус виду – "вразливий" (Мельник та ін., 2009).

Iris sibirica поширений в Європі: у Франції, на півночі Італії, у Швейцарії, Австрії, Чехії, Словаччині, Німеччині, Угорщині, Польщі, Румунії, Болгарії, країнах колишньої Югославії, на півночі Туреччини, в Білорусі, Естонії, Латвії, Литві, Молдові, Україні, європейській частині Російської Федерації; в Азії: у Вірменії, Азербайджані, в північно-західному Казахстані, в південно-західній частині Західного Сибіру (Доронькин, 1987; Доронькин, Красников, 1984; Цвелев, 1979; Webb, 1980) і не поширений далі на схід і південний схід, як вважалось раніше (рис. 2.2).

В Україні *Iris sibirica* – рідкісний вид на південній межі ареалу. Поширення в Україні: Карпати, Полісся, Лісостеп (крім Донецької області та західного Лісостепу), північна частина Степу (Харківська, Дніпропетровська області) (Мельник та ін., 2009).

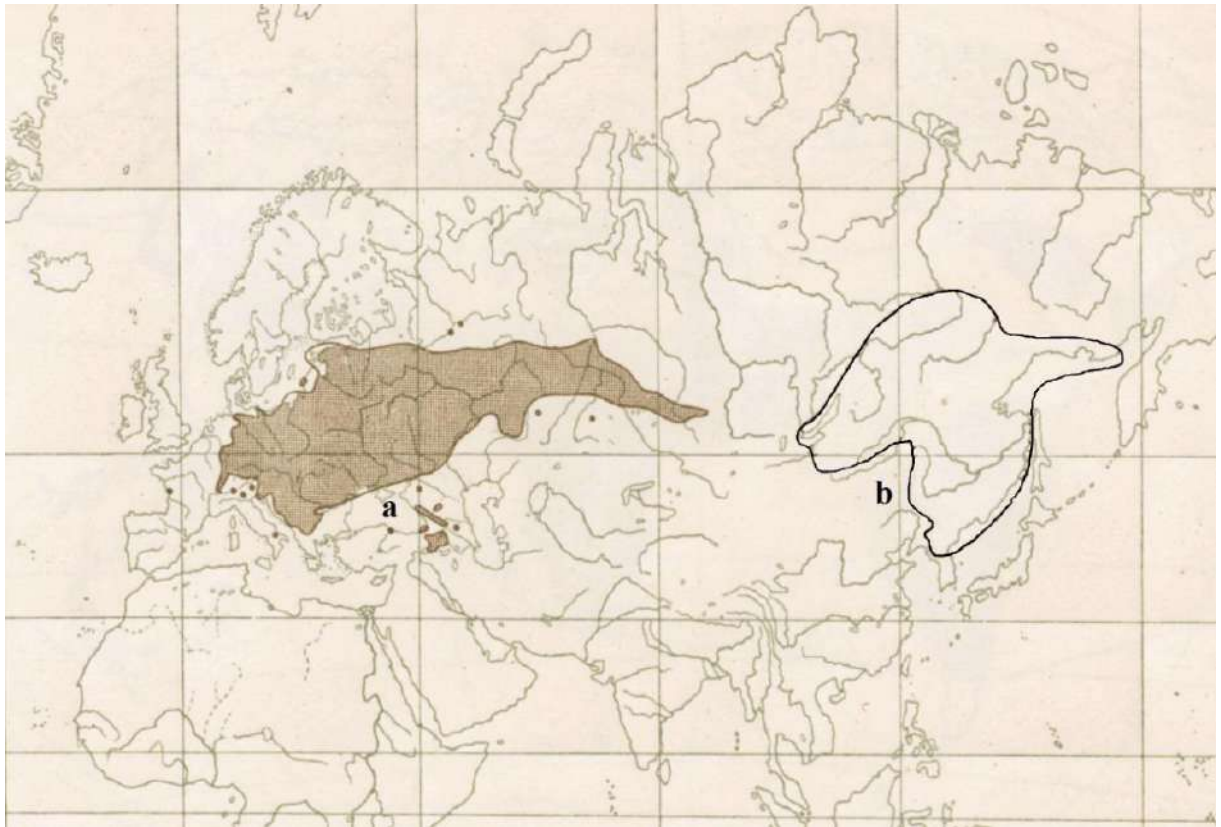


Рис. 2.2 Ареал *Iris sibirica* L. (а) та *Iris sanguinea* Donn ex Hornem. (b)
(Meusel et al., 1965 зі змінами)

2.2. Характеристика досліджених популяцій

Основні дослідження проводили для кожного виду на двох модельних популяціях, а також в колекції «Карпатські рослини» Ботанічного саду Львівського національного університету імені Івана Франка в 2012-2018 роках.

Модельні популяції *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* обирали, користуючись даними Подорожного Д.С. (Подорожний, 2013) та Сенів М.М. (Сенів, Тасенкевич, 2017). Популяції обирали, шукаючи (враховуючи) найменше порушені локалітети, найбільше віддалені від людських поселень і туристичних маршрутів.

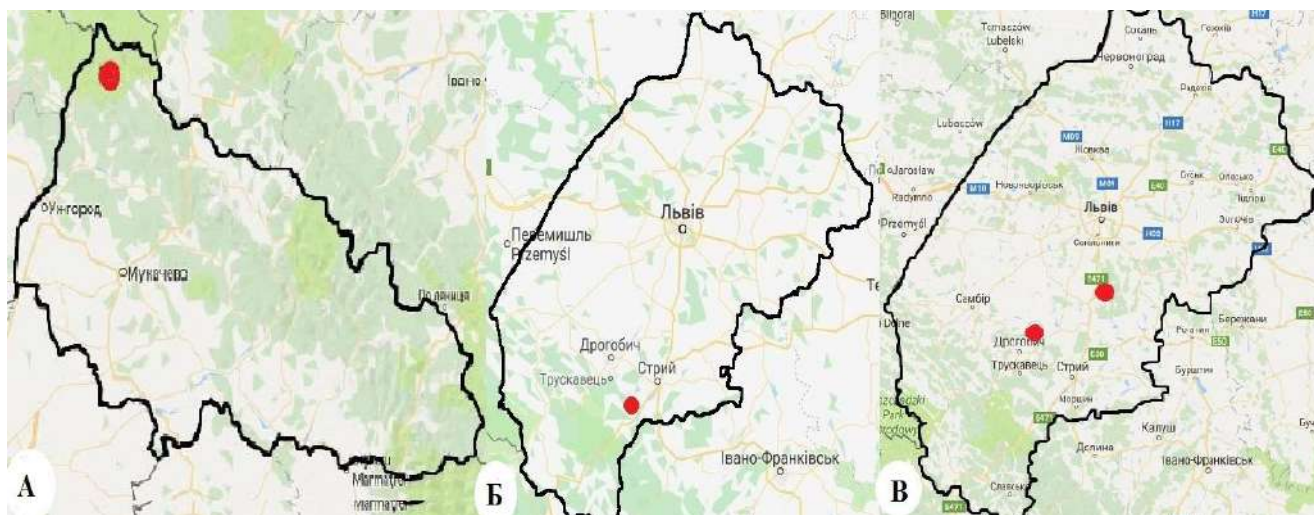


Рис. 2.3 Карти розташування модельних популяцій *Gladiolus imbricatus* L. (А,Б) та *Iris sibirica* L. (В)

Локалізація та чисельність модельних популяцій *Gladiolus imbricatus*:

Перша модельна популяція *Gladiolus imbricatus* розташована біля насипу залізничної колії в с. Кострино Великоберезнянського району Закарпатської області на території Ужанського національного природного парку, на сінокосній луці поблизу лісу площею 30 м² (48°57'31.6"N 22°37'02.6"E) (рис. 2.3А).

Популяція налічувала 20 генеративних особин, які росли на вологій сінокосній луці поблизу лісу(рис. 2.4). Рослинний покрив ділянки представлений густим високим лучно-болотним травостаном з проєкційним покриттям – 100%, який належить до:

Cl. Molinio-Arrhenatheretea R.Tx. 1937,

Ch.Cl. *Agrostis gigantea* Roth., *Alopecurus pratensis* L., *Festuca rubra* L., *Leontodon hispidus* L., *Poa pratensis* L., *Prunella vulgaris* L., *Ranunculus acris* L., *Rumex acetosa* L., *Vicia cracca* L.;

O. Molinietalia caerulea W. Koch 1926,

Ch.O. *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. (20%), *Lychnis flos-cuculi* L., *Serratula tinctoria* L.;

All. Molinion caerulea W. Koch 1926

Ch.O. *Salvia officinalis* L., *Carex tomentosa* L., *Galium boreale* L., *Gladiolus imbricatus* L., *Molinia caeruleae* (L.) Moench;

Ass. *Molinietum caerulea* W. Koch 1926

Ch.Ass. *Salvia officinalis* L., *Carex tomentosa* L., *Galium boreale* L., *Gladiolus imbricatus* L., *Molinia caeruleae* (L.) Moench) (30%).

Інші види: *Agrostis capillaris* L., *Bromus inermis* Leyss., *Hypericum maculatum* Crantz., *Leontodon autumnalis* L., *Leucanthemum vulgare* (Vaill.) Lam., *Lotus corniculatus* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Plantago major* L., *Ranunculus repens* L., *Rubus caesius* L., *Stellaria graminea* L., *Equisetum arvense* L., *Potentilla anserina* L., *Thalictrum flavum* L., *Trifolium repens* L.



Рис. 2.4 Модельна популяція *Gladiolus imbricatus* L. в с. Кострино Великоберезнянського району, Закарпатської області

Друга модельна популяція *Gladiolus imbricatus* розташована на луці, оточеній лісовим масивом, поблизу р. Павлів в м. Сколе Сколівського району Львівської області на території Національного природного парку «Сколівські Бескиди» площею 40 м² (49°01'25.4"N 23°30'52.6"E) (рис. 2.3 Б). Вона налічувала 30 генеративних особин *Gladiolus imbricatus* (рис. 2.5). Рослинний покрив у цьому оселищі даного виду представлений високим лучним травостоєм. Проекційне покриття 90%. Як і попередня, друга досліджена популяція росте в угрупованні, що належить до класу *Molinio-Arrhenatheretea*, проте, очевидно, у зв'язку з особливостями рельєфу або з помірнішим режимом зволоження, фітоценоз належить до порядку *Arrhenatheretalia elatioris* Pawł. 1928 і союзу *Arrhenatherion etlatioris* Pawł. 1928:

Cl. Molinio-Arrhenatheretea

Ch.Cl. *Alopecurus pratensis* L., *Centaurea jacea* L., *Festuca pratensis* Huds., *Festuca rubra* L., *Lathyrus pratensis* L., *Leontodon hispidus* L., *Phleum pratense* L., *Prunella vulgaris* L., *Ranunculus acris* L., *Rumex acetosa* L., *Trifolium pratense* L., *Vicia cracca* L.;

O. Arrhenatheretalia elatioris

ChO. *Achillea millefolium* L., *Dactylis glomerata* L., *Heracleum sphondylium* L., *Leucanthemum vulgare* (Vaill.) Lam., *Lotus corniculatus* L., *Pimpinella major* (L.) Huds., *Taraxacum officinale* L.;

All. Arrhenatherion elatioris

ChAll. *Arrhenatherion elatioris* (Br.-Bl. 1925) Koch 1926, *Campanula patula* L., *Galium mollugo* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult.;

Ass. Arrhenatherum elatior (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl,

ChAss. *Arrhenatherum elatior*, *Gladiolus imbricatus* L., *Poa pratensis* L.;

Інші види: *Agrostis capillaris* L., *Anthoxanthus odoratum* L., *Briza media* L., *Hypericum maculatum* Crantz., *Polygala vulgaris* L., *Plantago major* L., *Plantago lanceolata* L., *Ranunculus repens* L., *Rhinanthus major* L., *Stellaria graminea* L., *Trifolium repens* L.



Рис. 2.5 Модельна популяція *Gladiolus imbricatus* L. у с. Сколе Сколівського району Львівської області

Досліджуючи вегетативні стани *Gladiolus imbricatus* в обох популяціях, нами були виявлені тільки генеративні та ювенільні особини. В обох популяціях протягом трьох років дослідження кількість генеративних особин становила близько 90 %. Тож можна сказати, що розвиток популяції *Gladiolus imbricatus* слабкий і за період дослідження її віковий стан майже не змінюється.

Локалізація та чисельність модельних популяцій *Iris sibirica*:

Перша модельна популяція *Iris sibirica* розташована в північно-західних околицях с. Ролів Дрогобицького району Львівської області площею 10 м² (49°25'54.2"N 23°36'43.4"E) (рис. 2.3 В). До її складу входило дев'ять генеративних особин (клонів), з яких найбільший налічує 31 генеративний пагін, а найменший – лише один (рис. 2.6). Ростуть на високотравній заболоченій луці поблизу каналу. Зокрема Подорожний Д.С. (Подорожний, 2013), виділяє доміанти, що формують угруповання: *Carex acutiformis* Ehrh. (30-40%), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (30%), *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, Trin. ex Steud. (15%) з незначною участю інших видів, що співпадає з нашими даними:



Рис. 2.6 Модельна популяція *Iris sibirica* L. в с. Ролів, Дрогобицького району Львівської області

Видовий склад:

Calystegia sepium (L.) R. Br., *Convolvulus arvensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Galium palustre* L., *Holcus lanatus* L., *Leucanthemum vulgare* (Vaill.)

Lam., *Lysimachia vulgaris* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Poa pratensis* L., *Polygonum bistorta* L., *Phleum pratense* L., *Urtica dioica* L., *Veratrum album* L., *Iris sibirica* L.

Друга модельна популяція *Iris sibirica* розташована на вологій заболоченій луці поблизу залізничної колії, на площі приблизно 50 м² (рис. 2.3 В). Сенів М.М. вказує, що дана природна популяція *Iris sibirica* налічує понад 520 клонів. За даними дослідниці популяція перебуває в задовільному стані в типових умовах і приурочена до угруповання класу Molinio-Arrhenatheretea R. Тх. 1937 порядку Molinietales W. Koch. 1926 союзу Calthion palustris R. Тх. 1937, ass. *Lysimachio vulgaris-Filipenduletum ulmariae* Balátová-Tuláčková 1978 (Сенів, Тасенкевич, 2017) (рис. 2.6).



Рис. 2.7 Модельна популяція *Iris sibirica* L. у с. Надітичі, Миколаївського району Львівської області

У генеративному розвитку особин *Iris sibirica* виділяють три етапи.

1) Етап висхідного розвитку, коли особини мають по декілька генеративних пагонів, в основному з 1-2 квітками.

2) Етап максимального розвитку, коли дорослі клони мають велику кількість генеративних пагонів та квіток на них.

3) І останній – етап низхідного розвитку, в якому клон розпадається на окремі частини (Подорожний, 2013).

Зокрема в першій популяції *Iris sibirica* нами було виявлено 5 % віргінільних особин та 20% особин в зрілому генеративному стані. В другій популяції ми виявили 10 % віргінільних особин та 70% особин в зрілому генеративному стані.

Досліджена нами перша популяція *Iris sibirica* є досить стабільною. Стабільність популяцій значною мірою залежить від здатності їх до самопідтримання, яке забезпечується розмноженням особин. При дослідженні онтогенетичних станів ми виявили 70 % особин в зрілому генеративному стані. Проте Подорожним Д.С. (Подорожний, 2013) було виявлено в цій популяції, декількома роками раніше, 50 % особин в зрілому генеративному стані. Це свідчить про те, що популяція старіє і її відновлення дуже низьке.

Отже, обидва досліджені види в природних умовах розмножуються здебільшого вегетативно, про що свідчить відсутність у популяціях ювенільних та іматурних особин (Лукаш та ін., 2007).

2.3. Популяційно-екологічні методи дослідження

При вивченні процесів цвітіння, запилення, плодоношення та дисемінації, фенології, структури популяції використані наступні методи дослідження:

1) Методи дослідження цвітіння та запилення

Вивчення динаміки цвітіння здійснювали за методом «паспортизації», запропонованим В.В. Стариковою (Старикова, 1963). Для обох видів вивчали період цвітіння однієї квіткої, суцвіття та цілої популяції. При спостереженні за

квіткою фіксували кількість зацвітання та час цвітіння. У суцвітті фіксували час цвітіння, порядок розкривання квіток (Голубев, Волокитин, 1986 а, b; Пономарев, 1960). Період цвітіння квітки визначали від часу відгинання листочків оцвітини до її в'янення, цвітіння особини – від початку цвітіння першої квітки в суцвітті до в'янення останньої, а цвітіння популяції – від зацвітання першої квітки в популяції до в'янення останньої.

Процеси запилення досліджували протягом цвітіння особини. Спостерігали за агентами рознесення пилку та можливістю потрапляння пилкових зерен на приймочку. Самозапилення спостерігали за квітками, ізольованими чохлаком, до появи плодів. Дослідження відвідування комахами здійснювали методом спостереження. Після розкривання квітки спостерігали за кількістю та частотою відвідувань запилювачів квітки та суцвіття. Збір запилювачів здійснювали з інтервалом у 5-7 днів (Пономарев, 1960). Комах присипляли ефіром і в лабораторних умовах визначали запилювачів за визначником В.М. Єрмоленко і З.Ф Ключко (Єрмоленко, Ключко, 1971).

2) Періодизація процесів плодоношення та дисемінації

Періодизацію плодоношення досліджували за методикою Левіної Р.Е (Левіна, 1960). Виділяли такі фази плодоношення: пожовтіння, побуріння та почорніння плодів і початок розкривання коробочки. Період плодоношення плоду фіксували від опадання оцвітини і до початку розкривання, плодоношення особини – від опадання оцвітини в першій квітці до дисемінації останньої квітки в суцвітті, плодоношення популяції – від опадання оцвітини в першій квітці до дисемінації останньої квітки в популяції.

Спостереження за дисемінацією проводили в природних умовах досліджених популяцій, дотримувались неруйнуючих методів дослідження рідкісних видів (Панченко, 2007).

3) Визначення насінневої продуктивності та коефіцієнту плодоцвітіння

Оцінку насінневої продуктивності здійснювали протягом чотирьох років (2013-2016) за методиками, розробленими Р.Е Левіною (Левіна, 1960), Т.А.

Работновим (Работнов, 1960), І.В. Вайнагієм (Вайнагий, 1974). Визначали такі показники насінневої продуктивності: загальна кількість квіток, які зацвіли, загальна кількість плодів у суцвітті, загальна кількість насінних зачатків та насінин у плоді. Потенційну насінневу продуктивність (ПНП) визначали за кількістю насінних зачатків в плоді, фактичну насінневу продуктивність (ФНП) – за кількістю дозрілих насінин в плоді; коефіцієнт продуктивності (КП) – як співвідношення ФНП до ПНП, виражене у відсотках (у перерахунку на одне суцвіття). Підрахунок кількості насінин здійснювали на 20 модельних суцвіттях.

Коефіцієнт плодоцвітіння визначали за відношенням кількості плодів до кількості квіток в одному суцвітті, вираженим у відсотках (Злобин и др., 2013).

4) Фенологічні спостереження

Фенологічні спостереження проводили на модельних популяціях протягом 2014-2016 р.р. за методом, запропонованим для вивчення багаторічних трав І. М. Бейдеман (Бейдеман, 1974). Вегетативну фазу фіксували від появи перших листків до повного формування бутонів. Бутонізацію фіксували від початку появи бутонів до початку цвітіння. Бутонізацію починали фіксувати від появи квітконосів в пазухах листків з потовщеннями, якими є квіткові бруньки. Масова бутонізація – це фаза, у якій всі квітконоси мають по декілька бутонів. Початок цвітіння фіксували за розкриванням першого бутону. Масове цвітіння – це цвітіння 70% квіток в популяції. Відцвітання фіксували по завершенню цвітіння останньої квіткі в популяції.

Початок плодоношення фіксували за опаданням оцвітини на першій квітці і збільшенні розмірів зав'язі. Масове плодоношення фіксували, коли в популяції всі плоди зелені, великі і видно квітконоси, на яких плоди не зав'язались. Кінець плодоношення фіксували за почорнінням квітконосу та висипанням $\frac{2}{3}$ насінин з коробочки. Кінець вегетації фіксували за початком пожовтіння листків (Бейдеман, 1974; Лапина, 1972). Метеорологічні дані для аналізу проходження фенофаз були отримані з інтернет-сайту архіву погоди (http://tr5/Архів_погоди).

5) Визначення вікових станів

Онтогенетичну структуру, популяції вивчали за методикою Т.А. Работнова (Работнов, 1950) та Ю. А. Злобина, В. Г. Складар та А. А. Клименко (Злобин и др., 2013). Вікові стани виділяли за схемою, запропонованою Т.А. Работновим (Работнов, 1946), та для досліджених видів опиралися на результати Д.С. Подорожного для *Iris sibirica* (Подорожний, 2013) і А.М Гнатюк і М.Б. Гапоненка – для *Gladiolus imbricatus* (Гнатюк, Гапоненко, 2012).

2.4. Порівняльно-морфологічні та ембріологічні методи дослідження

Для аналізу структурних особливостей репродуктивних органів, стану головної репродуктивної сфери, проростання насінин використовували наступні методи дослідження:

1) Методи мікротехнічного дослідження

Для дослідження мікоморфології й анатомії збирали плоди, розкриті квітки та бутони модельних рослин і фіксували у 70 % етанолі. Постійні мікроскопічні препарати поперечних і поздовжніх зрізів виготовили класичним методом просочення матеріалу парафіном. Матеріал зневоднювали, а потім просочували парафіном з використанням трет-бутанолу, як розчинника парафіну. Блоки для різання виготовляли методом закрапування, після чого їх різали на ротаційному мікротомі МПС – 2 (СРСР) завтовшки 10-15 мкм. Зрізи послідовно наклеювали на змочені дистильованою водою предметні скельця. Фарбували зрізи барвниками Astra Blau (синє забарвлення протопласту і нездерев'янілих клітинних оболонок) і сафраніну (червоне забарвлення ядерець і здерев'янілих клітинних оболонок) у батареї для фарбування зрізів. Зрізи поміщали у канадський бальзам (Барыкина и др., 2004; Паушева, 1980).

Для виявлення особливостей розвитку мікроспорангіїв, пилкового зерна і насінних зачатків, виготовляли цитоембріологічні препарати за вищезгаданою загальноприйнятою методикою (Барыкина и др., 2004; Паушева, 1980). Фіксацію

квіткових бутонів та квіток проводили фіксатором Чемберлена (90:5:5). Товщина парафінових зрізів для цитоембріологічних препаратів – 7-10 мкм. Аналіз будови насінних зачатків виконували за І.І. Шамровим (Шамров, 2008). Розміри мікроспорангію, насінного зачатка та пилкового зерна визначали за допомогою окуляр-мікрометра під мікроскопом.

2) Морфологічні особливості квітки, суцвіття, плоду та насінини

В модельних популяціях були промарковані 20 генеративних пагонів з метою проведення основних спостережень. Терміни для морфологічного аналізу використовували за словниками (Зиман и др., 2004; Одінцова, Шевченко, 2017). Морфологічний аналіз суцвіття та квітки укладали за Ал. А. Федоровим та З.Т. Артюшенко (Федоров, Артюшенко, 1975, 1979). Структуру суцвіття вивчали за Т.В. Кузнецовою (Кузнецова, 1985; Кузнецова и др. 1991, 1992; Кузнецова, Тимонин, 2017). Вивчали наступні особливості квітки: забарвлення оцвіттини та зміна її кольору протягом цвітіння, наявність вказівників нектару, розподіл статей в квітці, особливості будови приймочки та пиляка, взаєморозташування пиляків та приймочки в квітці, рух тичинок та приймочки, період рецептивності приймочки та дозрівання пиляків, будова та розташування нектарників (Голубев, Волокитин 1986 а, b; Пономарев, 1960). Будову тичинок вивчали за В.С. Чуповим (Чупов, 1990). Морфологічний аналіз плодів та насінин проводили за З.Т. Артюшенко та Ал.А. Федоровим (Артюшенко, Федоров, 1986, 1990).

У зв'язку з необхідністю застосування неруйнуючих методів під час вивчення рідкісних видів рослин, спостереження і виміри здійснювали на живих рослинах *in situ* (Панченко, 2007). Морфометричні показники суцвіття вимірювали в польових умовах без вилучення рослин з природи. Висоту суцвіття вимірювали при повному цвітінні особини. Розміри квітки, плодів та насіння вимірювали лінійкою з міліметровою шкалою під біокуляром МБС-10 (×7) (n=20), визначення маси насінин проводили на аналітичних вагах моделі AXIS A500. Структуру перикарпію плодів визначали за класифікацією А.В. Боброва та інших (Бобров и др., 2009). Плоди фіксували фіксатором Чемберлена. Препарати

поперечних зрізів плодів завтовшки 30 мкм виготовляли згідно зі стандартною методикою (Барыкина и др., 2004), зрізи фарбували гематоксилином за Майером та сафраніном. Тимчасові препарати оплодня виготовлені вручну та застосували реакцію на здерев'яніння з флороглюцином та сірчаною кислотою (Барыкина и др., 2004).

3) Методи морфолого-анатомічного аналізу квітки

Мікроморфологічні ознаки квітки виявляли за допомогою мікроскопічного дослідження її зрізів. Вивчаючи структуру гiнецею, звертали увагу на способи зростання плодолистків (постгенітальний чи конгенітальний), форму, зональність гiнецею, розміри частин квітки (у мікрометрах), відносні розміри частин маточки (у відсотках або частках від розмірів загальної структури), гістологічні особливості (наявність диференціації секреторного епідермісу).

Для аналізу внутрішньої будови гiнецею застосована концепція вертикальної зональності гiнецеїв В. Ляйнфельнера (Leinfellner, 1950). Процентне співвідношення висоти зон зав'язі обчислювали за кількістю зрізів, які займає ця зона у складі гнізд зав'язі. Порівняльний аналіз структури септального нектарника проводили відповідно до концепції його вертикальної зональності А.В. Одінцової (2013). Для аналізу септального нектарника використовували наступні описові ознаки: розміри та розташування тіла нектарника, особливості секреторного епідермісу та способи виведення нектару, форма і розташування вивідних каналів, форма тіла нектарних щілин на поперечному зрізі (Daumann, 1970; Schmid, 1985). Структуру провідної системи квітки вивчали за методом васкулярної анатомії П. Ван Тігем (Van Tieghem, 1875) та М.П. Нуралиєва і Д.Д. Соколова (Нуралиев, Соколов, 2014).

4) Ацетокарміновий метод визначення виповненості (фертильності) пилкових зерен

Пилляки, зібрані з квіток 3-4 порядку зацвітання, фіксували в оцтовому алкоголі (3:1), а потім пилкові зерна відразу забарвлювали ацетокарміном.

У фертильних пилкових зерен зерниста цитоплазма і генеративні клітини забарвлюються в густий карміново-червоний колір. Стерильні пилкові зерна майже не забарвлюються ацетокарміном, або забарвлення є нерівномірним. Їх вміст часто відходить (відчленовується, відділяється) від оболонки і перебуває на різних стадіях відмирання. Генеративних клітин в таких пилкових зернах немає (Алексєєва, 2012).

5) Визначення відношення числа пилкових зерен до кількості насінних зачатків

Підрахунок пилкових зерен і насінних зачатків здійснювали в одних і тих самих квітках, у першій і останній квітці за порядком розкривання у п'ятикратній повторності. Обраховували число пилкових зерен в одній теці одного з нерозкритих пиляків і перераховували їхню кількість на три тичинки квітки згідно з методикою М.С. Нуралієва (Нуралієв, 2012), удосконаленою нами. Для підрахунку пилкових зерен під мікроскопом, препарат зафарбовували 1% водним розчином сафраніну (Барыкина и др., 2004), для мікроскопії використовували світловий мікроскоп марки Karl Zeiss (Jena). Число насінних зачатків обраховували за сумою сформованих і недорозвинутих насінин у плоді (Шамров, 2000). Відношення числа пилкових зерен до числа насінних зачатків (P/O індекс) обраховували окремо для кожної з 10 квіток (Cruden, 1977).

б) Вивчення проростання пилкових трубок

Для вивчення особливостей проростання пилкових трубок були поставлені експерименти на проростання пилку на приймочці протягом певного періоду цвітіння. Для цього була застосована методика, розроблена для *Amborella trichopoda* Baill. (Progamic, Williams, 2009) Розробку методики проводили в Ботанічному саді Львівського національного університету імені І. Франка. Квітки були промарковані ще на стадії бутонізації для обох видів в модельних популяціях. Перед розкриванням, квітки ізолювали чохликом з пластикової сіточки. Пиляки в кожній піддослідній квітці відпрепаровували. При розкриванні

квітки її штучно запилювали автогенним (власним пилком) та ксеногенним (чужим пилком) у перший та останній день цвітіння. Перенесення пилку на рецептивну приймочку (ввечері першого дня цвітіння) здійснювали голкою при автогенії з пиляків дослідженої квітки, а при ксеногенії – з квіток іншої особини. Після запилення квітки приймочки обривали в різний інтервал часу, визначений дослідним шляхом: через 5 хв., 15 хв., 30 хв., 1 год., 3 год., 6 год., 12 год., 24 год. та фіксували протягом 24 год. в оцтовому алкоголі (3:1), після чого зберігали в 70% етанолі. Відпрепаровані приймочки фарбували 0,1% метиленовим синім та розглядали під світловим мікроскопом. Для дослідження природного запилення брали квітки двох типів: перші – не ізольовані емаскульовані, а другі – квітки ізольовані з пиляками. Через 6 год. їх приймочки фіксували, фарбували і розглядали під світловим мікроскопом так, як при штучному запиленні.

7) Дослідження пророщування насінин

Схожість та особливості проростання насінин досліджували за методиками І.В. Вайнагія (Вайнагий, 1961, 1973), М.К. Фірсової (Фирсова 1955, 1978). Пророщування насінин здійснювали за різних умов: в лабораторних умовах (на вікні), в умовах пониженої температури (у холодильнику), в природних умовах (за вікном), в умовах підвищеної температури (у термостаті). Насіння брали з модельних популяцій і відбирали чотири проби (підряд без вибору) по 30 шт. (у кожній) і розкладали в чашки Петрі на зволожений фільтрувальний папір. Насіння вважали пророщеним, якщо корінець досягав 1 мм завдовжки. Облік схожості насіння проводили кожного дня для точності та досконалості результатів. Схожість насіння вираховували як середньоарифметичне результатів пророщування чотирьох повторностей (у %). Загниле насіння вилучали із чашок Петрі.

8) Мікроскопія та статистичні методи

Фотографії елементів суцвіття, бутонів, квітки, плоду здійснювали фотокамерою марки CANON IXUS 9515. Мікроскопічні дослідження проводили за допомогою світлового мікроскопа марки MICROMED XS – 2610.

Мікрофотографії перикарпію виготовлені за допомогою мікрофотонасадки РС-окуляр Bresser VGA 640x480 (Німеччина), а мікрофотографії бутонів, квітки та насінини – мікрофотонасадкою AmScore 3.7. та камерою CANON IXUS 9515. Рисунки зрізів виготовляли за допомогою рисувального апарату РА-2.

У дослідженнях рідкісних видів рослин застосовували неруйнуючі методи спостереження і всі виміри здійснювали на живих рослинах, згідно з рекомендаціями С.М. Панченко (2007). Статистичну обробку даних проводили за допомогою програми Microsoft Excel 2010. Побудову фенологічних графіків та насінневої продуктивності здійснювали в програмі Microsoft Excel 2010.

РОЗДІЛ 3. МОРФОЛОГІЯ КВІТКИ ТА ЕКОЛОГІЯ ЗАПИЛЕННЯ

3.1. Морфологічна організація суцвіття

Gladiolus imbricatus L.

Суцвіття в *Gladiolus imbricatus* верхівкове, відкрите, не розгалужене, з видовженою головною віссю і почергово розміщеними квітками. На стадії бутонізації квіткі в суцвітті розташовані дворядно, повністю вкриті приквітками і приквіточками (рис. 3.1 А). Приквіткі (брактеї) широколанцетні, завдовжки 1,0-1,5 см, світлозелені (рис. 3.2 В). Приквіточки (профіли) ланцетні, завдовжки 1,5-2,0 см, з двома килями, світлозелені (рис. 3.2 Г). Суцвіття складається в середньому з 11 (8–14) квіток. Виявлено, що квіткі розташовані на дуже коротких квітконіжках завдовжки близько 1 мм (рис. 3.1 Г).

На початку цвітіння вісь суцвіття хвилясто вигинається, а верхні частини квіток на рівні трубчастої ділянки оцвітини відхиляються горизонтально від осі суцвіття, при чому всі квіткі повертаються в один бік, в результаті чого суцвіття стає однобічним (рис. 3.1 Б). У досліджуваних локалітетах, всі особини мають суцвіття обернуті в один бік, що наводить на думку про регуляцію цього феномену зовнішнім екологічним фактором (наприклад освітленням). Одночасно зацвітають 4-5 квіток, які розкриваються в акропетальному порядку. Остання квіткі суцвіття має вдвічі менші розміри оцвітини, вона займає псевдотермінальне положення поблизу рудименту апексу суцвіття і оточена приквіткою і профілом (рис. 3.2 Д). Під час цвітіння довжина суцвіття становить 5-14 см.

На стадії плодоношення суцвіття знову виявляє дворядну структуру, оскільки оцвітіння квіток опадає, а нижні зав'язі квіток не змінюють свого положення від стадії бутону до плодоношення (рис. 3.1 В). Вісь суцвіття упродовж плодоношення зберігається, але зав'язі верхніх 4-7 квіток не

розвиваються у плоди, а лише буріють і містять стерильні насінні зачатки. Приквітки та профіли зберігаються в суцвітті до закінчення процесів дисемінації, дещо видовжуються і буріють.

Отже, за нашими даними, в обох досліджених популяціях, суцвіття *Gladiolus imbricatus* являє собою просту брактеозну колосоподібну китицю. В літературі зазначалась спорадична наявність бічної малоквіткової китиці в пазусі верхнього листка серединної формації (Нотов, Наумцев, 2003), яка в нашому матеріалі не зустрічалась. З'ясовано, що протягом генезису суцвіття двічі змінює свій габітус за рахунок відхилення оцвітини всіх розкритих квіток в один бік (рис. 3.2 А,Б). Це зумовлює визначення суцвіття з фізіономічної точки зору як однобічного колосу. З морфологічної точки зору, суцвіття *Gladiolus imbricatus* слід визначати як дворядне колосоподібне брактеозне середньодовге суцвіття (колосоподібна китиця) з хвилясто зігнутою віссю і псевдотермінальною квіткою (Скрипець, Одінцева, 2015).

Кількість квіток *Gladiolus imbricatus* у суцвітті за літературними даними – (3)5-10(14) (Нотов, Наумцев, 2003), що відповідає даним наших спостережень. Однобічність суцвіття у *Gladiolus imbricatus* досягається не вигинанням квітконіжок, як зазначається в літературі (Федоров, Артюшенко, 1979), а вигинанням трубки оцвітини, тому ця однобічність проявляється лише в період цвітіння (під час експонування оцвітини).

З еволюційної точки зору китицеподібне суцвіття *Gladiolus imbricatus* можна розглядати як похідний варіант складного суцвіття – тирсу, які спостерігаємо в роді *Iris* (Кузнецова и др., 1991; Кузнецова, Тимонин, 2017).

***Iris sibirica* L.**

На стадії бутонізації квітки *Iris sibirica* розташовуються на генеративному пагоні у двох складних монохазіальних суцвіттях – верхньому і нижньому (рис. 3.3 А), оточених (кожне) покривним листком (покривалом) світлозеленого кольору завдовжки 3-4 см, який буріє і опадає при переході до цвітіння.

Листкорозміщення у суцвіттях дворядне. У складі кожного суцвіття бутони скупчені по два, три або чотири на коротких квітконіжках і огорнуті кожен своєю приквіткою, яка одночасно є профілом для квітки нижчого порядку. У зв'язку з цим, всі приквітки (профіли) мають двокилеву структуру, характерну для профілів однодольних рослин (рис. 3.4 А,Б). Довжина приквіток – 1,5-3,0 см, поступово зменшується із збільшенням порядку галуження. Перед цвітінням бутони збільшуються в розмірі, їхні квітконіжки видовжуються від 1 до 4 см, причому у квіток вищих порядків вони видовжуються більше, ніж у перших квіток суцвіття. На одному генеративному пагоні зазвичай розвивається 3-5, рідше – 2 або 6-7 квіток, які в межах кожного суцвіття зацвітають у базипетальному порядку (рис. 3.3 Б). Перша квітка, яка зацвітає на генеративному пагоні, може розміщуватися як у верхньому, так і в нижньому монохазії. Приквітки видовжуються до 6 см, висихають, набувають світло-бурого кольору та залишаються до середини періоду дозрівання плодів. Під час плодоношення зберігається дворядне розташування плодів у суцвіттях (рис. 3.3 В).

Порядок зацвітання квіток в обох популяціях *Iris sibirica* та їх розміщення у суцвіттях сильно різняться. На двоквітковому генеративному пагоні розвивається тільки верхнє суцвіття, де є дві квітки з приквітками, з яких перша квітка займає псевдотермінальне положення (рис. 3.5 А). У триквіткових суцвіттях спостерігались різноманітні варіанти зацвітання квіток. Так, у верхньому суцвітті можуть бути такі варіанти розміщення квіток за порядком зацвітання: 1-а і 3-я, 1-а і 2-а та 3-я і 2-а. У нижньому суцвітті за порядком зацвітання квітки розташовуються наступним чином: 2-а, 3-я, 1-а відповідно (рис. 3.5 Б-Ж). У більшості чотиріквіткових варіантів суцвіть квітки 1-а, 2-а, 3-я за порядком зацвітання розташовані у верхньому монохазії, а 4-а – в нижньому. Траплялись суцвіття, в яких 1-а, 2-а і 4-а квітки були розташовані у верхньому монохазії, а 3-я – у нижньому (рис. 3.5 З-І). У п'ятиквітковому суцвітті у верхньому монохазії є найтипніше розташування квіток, описане в літературі (Подорожний, 2013; Чугаєва, 2004а; Szóllósi et al., 2010): у верхньому суцвітті з'являються 1-а, 2-а і 4-а

квітки, у нижньому суцвітті – 3-я і 5-а (рис. 3.5 К,Л). У шестиквітковому суцвітті здебільшого були представлені типові для п'ятиквіткового суцвіття типи зацвітання квіток.

У дослідженому матеріалі виявлені і аномальні варіанти будови суцвіття, де були наявні три складні монохазії: верхній, середній і нижній, описані R. Szöllösi та співавторами (Szöllösi et al., 2011) як трирівневі суцвіття. У верхньому монохазії були представлені 1-а, 2-а, 5-а і 6-а квітки за порядком зацвітання, у середньому – 4-а квітка, та у нижньому – 3-я квітка (рис. 3.5 М, Н). В іншому варіанті, у верхньому монохазії розміщувались 3-я, 4-а квітки за порядком зацвітання, у середньому – 1-а і 5-а квітки та у нижньому – 2-а і 6-а квітки за порядком зацвітання (Скрипець, Одінцева, 2015).

У всіх суцвіттях вищі за порядком розкривання квітки були менші за розміром, ніж перша. На квітконіжках багатьох квіток спостерігали недорозвинені рудиментарні бутони, які ніколи не зацвітали. Можливо, у шестиквітковому суцвітті останні за порядком галуження квітки зацвітали в верхньому або нижньому суцвітті.

Суцвіття *Iris sibirica* отримувало різні інтерпретації. В.Н. Чугаєва (Чугаєва, 2004) верхню групу квіток в *Iris sibirica* інтерпретує як закрити термінальну флоресценцію, а нижню – як паракладій. На нашу думку, обидва складні монохазії – верхній і нижній, слід розцінювати як пазушні паракладії, оскільки вони обидва вкриті покривними листками. Це узгоджується з іншими даними щодо пазушного розміщення паракладіїв у представників родини Iridaceae (Choob, 2000; Szöllösi et al., 2010). Тоді синфлоресценцію в *Iris sibirica* слід вважати політелічною, без верхівкової квітки або суцвіття. Згідно зі структурним підходом (Кузнецова и др., 1991), у *Iris sibirica* синфлоресценція являє собою відкритий тирс з 1-3 паракладіями, побудованими як малоквіткові (1-3 квіткові) складні віялоподібні монохазії, з різною довжиною квітконіжок і значним ступенем поліваріантності за кількістю, розташуванням і порядком зацвітання квіток. Найтипніше розміщення квіток у 5-квітковій синфлоресценції *Iris sibirica* можна

зобразити у вигляді діаграми (рис. 3.6). Через швидке опадання покривних листків складних монохазіїв і нерівномірне видовження квітконіжок, структуру суцвіття в *Iris sibirica* неможливо проаналізувати, починаючи спостереження зі стадії цвітіння квіток.

Точніше визначити структуру суцвіть в цього виду, зокрема, наявність верхівкової квітки у паракладіях, з використанням лише неруйнуючих методів, не виявляється можливим.

В літературі для підродини Iridoideae наводиться складне цимозне суцвіття – віялоподібний монохазій (rhipidium) (Цвелев, 1982; Goldblatt et al., 1998; Goldblatt et al., 2006). Суцвіття в *Iris sibirica* називають малоквітковою звивиною (Чугаєва, 2004; Подорожний, 2013) або віялоподібним монохазієм (Szóllósi et al., 2010), причому зазначено значну вікову варіабельність кількості квіток на одному генеративному пагоні (Szóllósi et al., 2011). Для *Iris humilis* в літературі наводиться суцвіття, флоральна одиниця якого – відкритий зонтик, частіше двоквітковий, паракладії в якому відсутні (Кузнецова и др., 1992).

На одному з етапів псевдоциклічної еволюції синфлорисценції відбувається редукція термінальної квітки спочатку на головній осі, а потім і на паракладіях (Кузнецова, Тимонин, 2017), що ми спостерігаємо в *Iris sibirica*. Окрім цього на початковому етапі синфлоресценції відбувається рацемізація та гомогенізація (два процеси, які відбуваються паралельно і взаємопов'язано) верхньої флоральної частини, в результаті чого вона зацвітає швидше, ніж бічні осі. Проте і трапляється базипетальне зацвітання бічних осей, в результаті якого розвиваються редуковані термінальні флоральні одиниці (Кузнецова и др., 1991). Як результат цього процесу в *Iris sibirica* формуються редуковані квітки, а розвиток бічних паракладіїв відбувається повніше.

Тож, в результаті наших досліджень встановлено, що в *Iris sibirica* синфлоресценція побудована як відкритий тирс із 1–3 малоквіткових складних віялоподібних монохазіїв. Суцвіття *Iris sibirica* характеризується значною морфологічною поліваріантністю за кількістю квіток, їхнім розміщенням і

порядком зацвітання. Велика різноманітність порядку зацвітання квіток на генеративному пагоні *Iris sibirica* свідчить про те, що морфогенез двох складних монохазіїв здійснюється у неповній залежності один від одного.

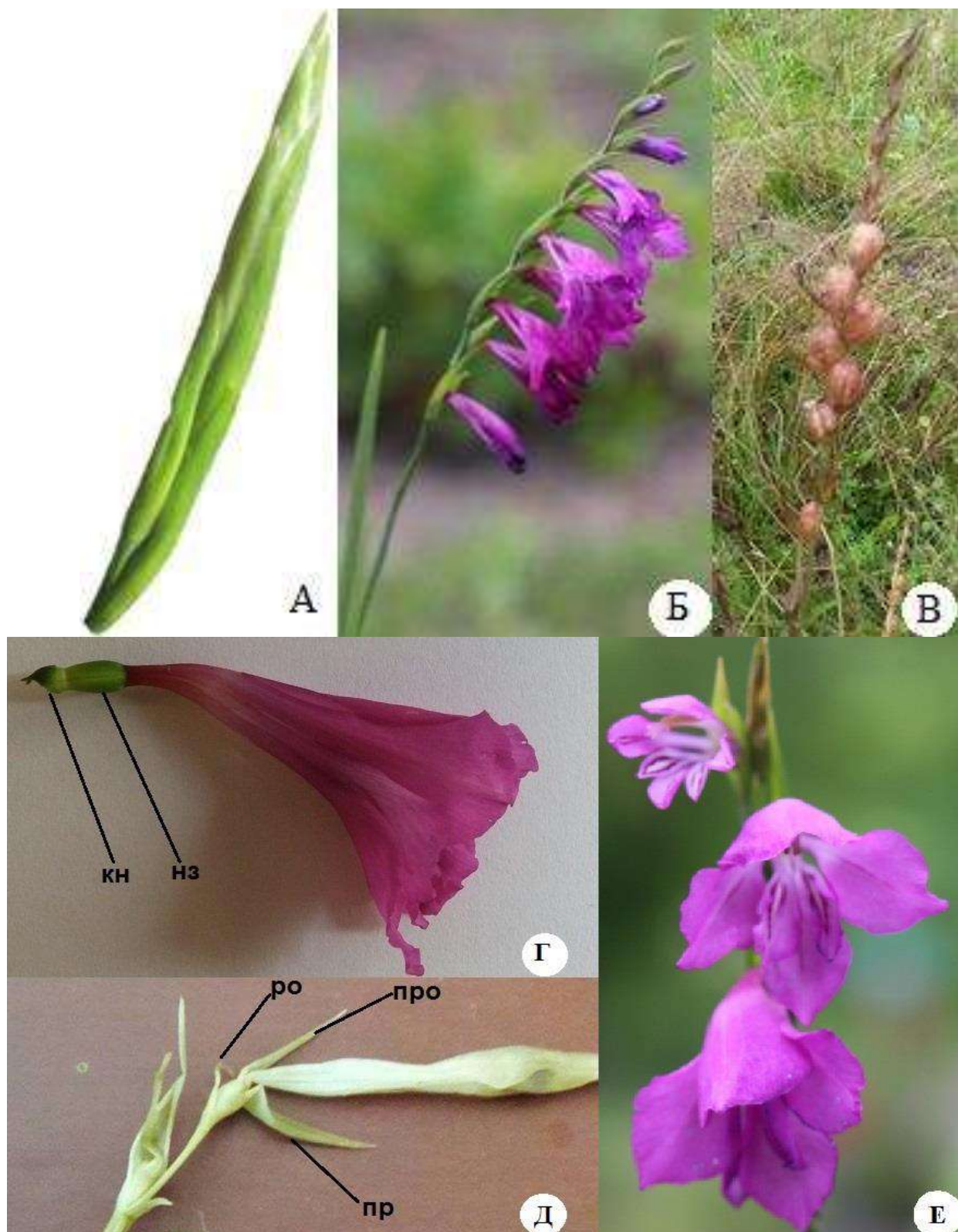


Рис. 3.1 Суцвіття *Gladiolus imbricatus* L. на стадії бутонізації (А), цвітіння (Б), плодоношення (В), загальний вигляд розкритої квітки на короткій квітконіжці (Г) та верхня (псевдотермінальна) квітка в суцвітті (Д, Е): кн – квітконіжка, нз – нижня зав'язь, пр – приквітка, про – профіл, ро – рудимент осі суцвіття

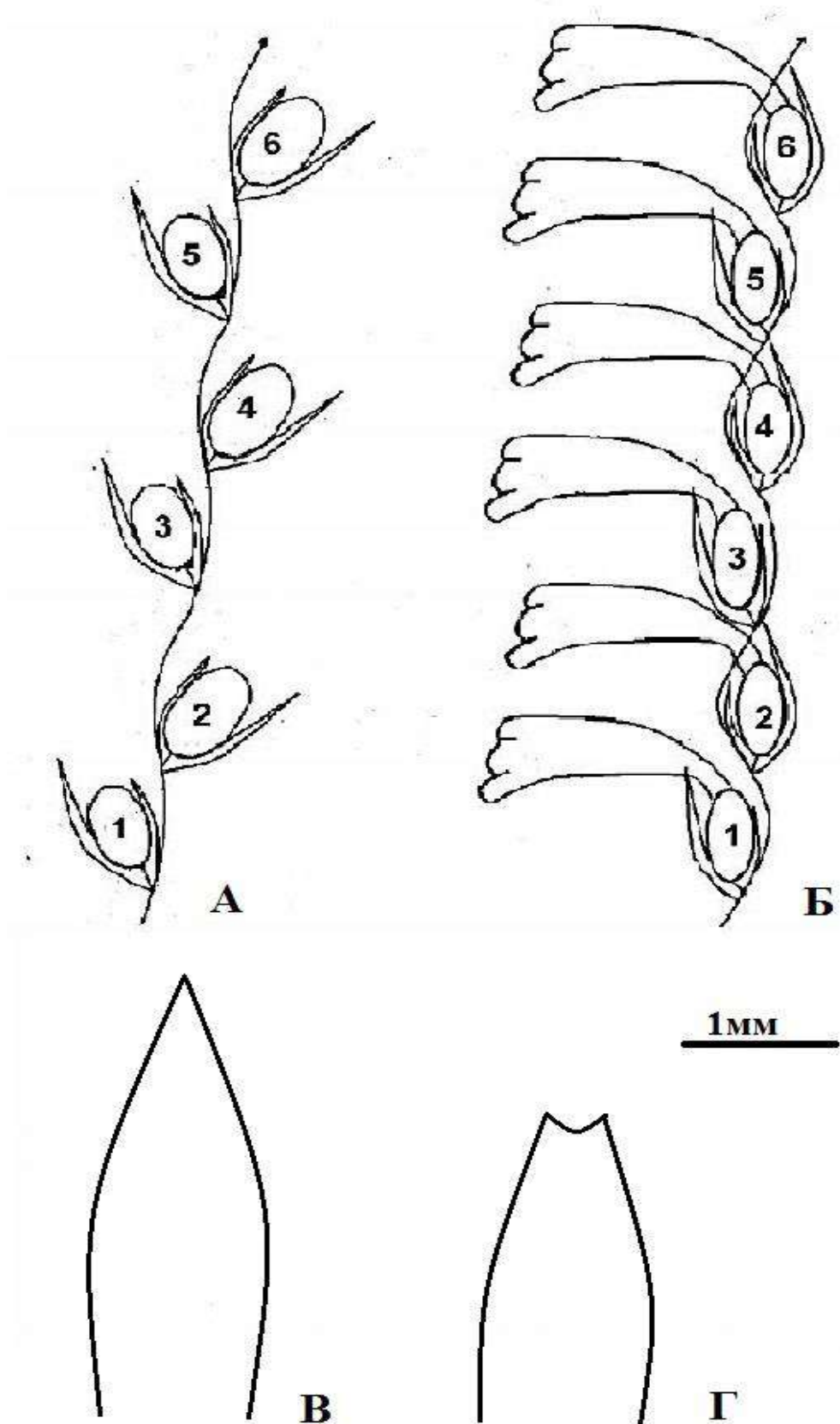


Рис. 3.2 Габітус суцвіть *Gladiolus imbricatus* L. на стадіях бутонізації та плодоношення (А) і цвітіння (Б); приквітка (В) та приквіточка (Г). Лінійка 1 мм



Рис. 3.3 Суцвіття *Iris sibirica* L. на стадії бутонізації (А), цвітіння (Б), плодоношення (В). Покривало нижнього і верхнього суцвіття видалені (рубці відмічені стрілкою)

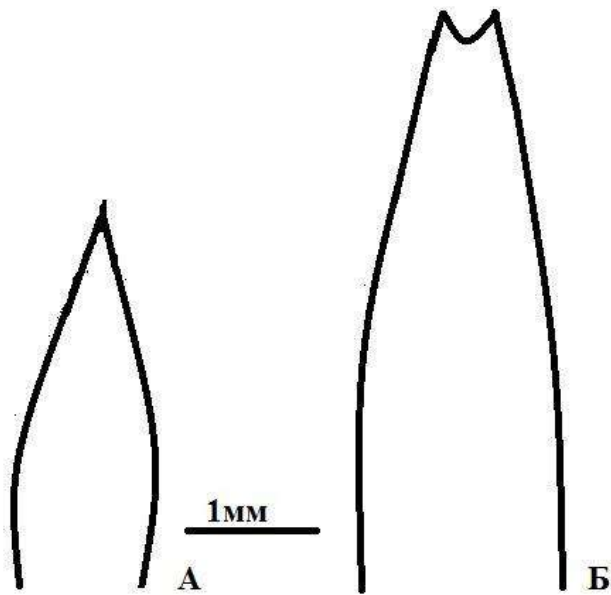


Рис. 3.4 Приквітка (А) та приквіточка (Б) *Iris sibirica* L. Лінійка 1мм

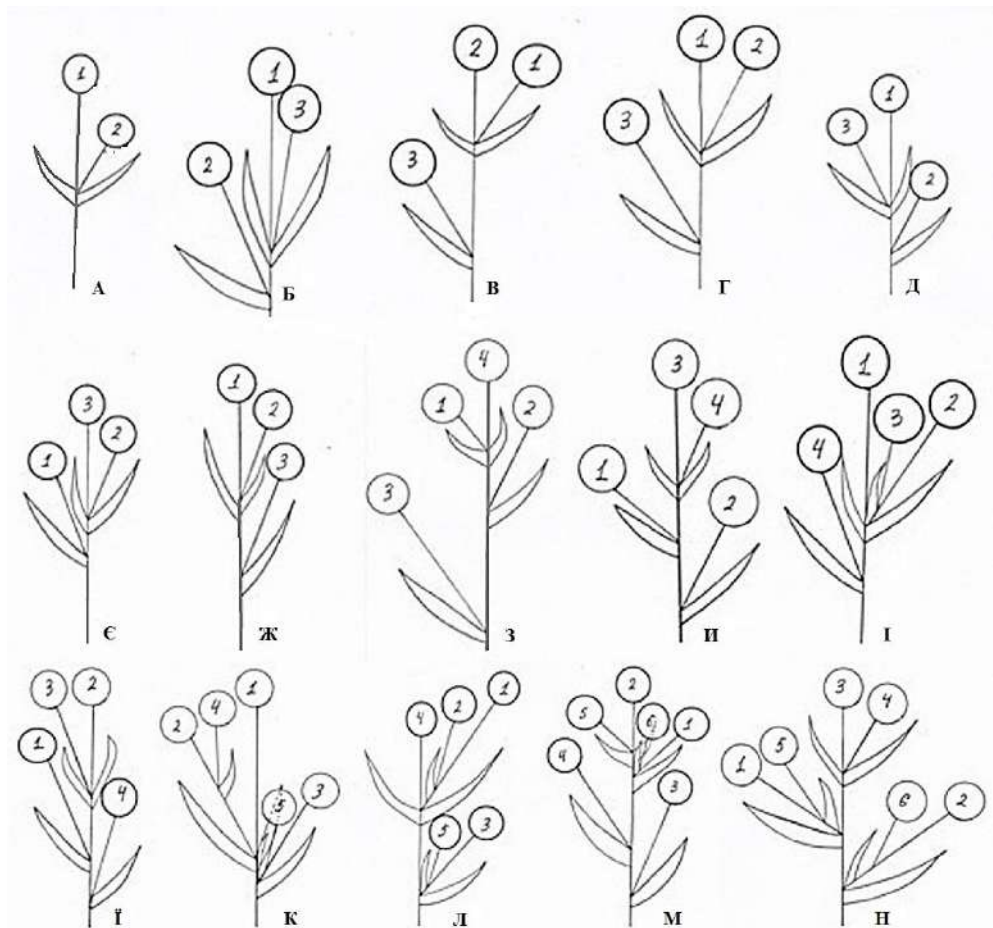


Рис. 3.5 Схеми суцвіть *Iris sibirica* L. з різною кількістю квіток на стадії цвітіння: А – двоквіткове, Б-Ж – триквіткове, З-І – чотирьоквіткове, К, Л – п'ятиквіткове, М, Н – шестиквіткове (покривні листки верхнього і нижнього суцвіть не вказані)

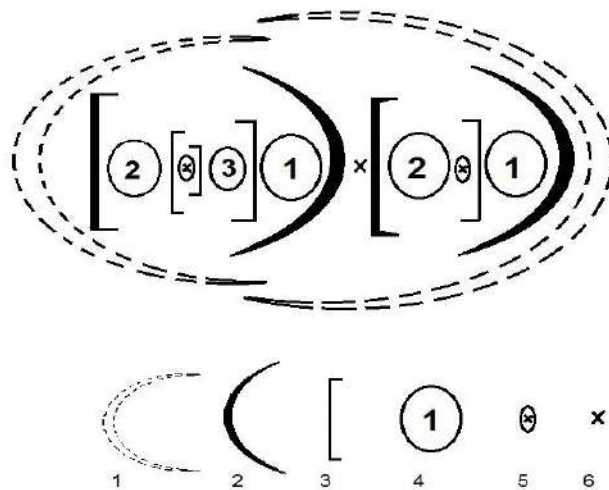


Рис. 3.6 Діаграма п'ятиквіткового суцвіття *Iris sibirica* L.: 1 – покривний листок складного монохазію; 2 – приквітка; 3 – профіль; 4 – квітка із зазначеним номером порядку розкриття в межах складного монохазію; 5 – рудимент квітки; 6 – рудимент осі синфлоресценції

3.2. Морфологічна організація квітки

3.2.1. Зовнішня морфологія квітки

Gladiolus imbricatus L.

Квітки *Gladiolus imbricatus* 3-5 см діаметром, тричленні, зигоморфні, з простою оцвітиною, ззовні оточені приквіткою та листком-профілом. Коротка квітконіжка переходить у нижню зав'язь (рис. 3.3А). В *Gladiolus imbricatus* зав'язь в перерізі опуклотрикутна або округла, в обрисах еліптична. У стані цвітіння довжина зав'язі *Gladiolus imbricatus* в середньому 1,1 см. Трубка оцвітини бокалоподібна, зігнута, роздута на верхівці, завдовжки до 1 см. Листочки оцвітини розташовані у двох колах, пелюсткоподібні, овальні, з тупою верхівкою, рожеві або пурпурово-фіолетові, біля основи зрослі у трубку. Відгини листочків оцвітини в основі звужені у нігтик. Листочки зовнішнього кола оцвітини однакової форми, мають рожеві поздовжні смужки, які є вказівниками нектару (рис. 3.8 б). Листочки оцвітини внутрішнього кола різняться між собою: верхній задній листочок значно більший і слугує шоломом для тичинок і стовпчика (табл. 1.3.1). Два нижніх листочки є меншими, мають чіткі «вказівники нектару» – білі овальні смуги, оточені темно-рожевими краями (рис. 3.8 а). Останні квітки в суцвітті мають значно менші розміри всіх листочків оцвітини (табл. 3.1) і є значно світлішими, ніж перші квітки (рис. 3.3 в).

Андроцей складається з трьох тичинок, які розташовані на радіусах зовнішніх листочків оцвітини. Тичинкові нитки білі, дугоподібно зігнуті, довгі, прирослі глибоко всередині до трубки оцвітини (рис. 3.9 а). Пиляки двох верхніх бічних тичинок дещо коротші, ніж пиляк нижньої передньої тичинки (табл. 3.1). Пиляки лінійні, інтрозні, дугоподібно вигнуті, світло-зеленого кольору (рис. 3.9 б). Всі пиляки розташовуються під верхнім внутрішнім листочком оцвітини і розвернуті так, що щілини розкривання розміщені внизу.

Гінецей синкарпний, зав'язь нижня, тригніздна, в обрисах обернено яйцеподібна, 11 мм завдовжки, 8 мм в діаметрі. Стовпчик довгий, 25-35 мм

завдовжки, на верхівці розділений на три короткі стилодії білого кольору, на внутрішньому боці яких розташована приймочкова поверхня (рис. 3.10 а), яка по краю вкрита великою кількістю папіл (рис. 3.10 б).

З порядком зацвітання квіток в суцвітті змінюється розмір їх оцвітини і забарвлення (табл. 3.1) (Скрипець, Одінцева, 2014).

Таблиця 3.1

Розміри частин оцвітини й андроцею *Gladiolus imbricatus*

Морфологічні ознаки частин квітки			Перша квітка			Остання квітка		
			суцвіття			суцвіття		
			mean	min	max	mean	min	max
Відгин листочка зовнішнього кола оцвітини	Довжина,см		2,7±0,19	2,5	3,0	2,4±0,09	2,3	2,5
	Ширина,см		1,2±0,13	1,0	1,4	0,7±0,08	0,6	0,8
Відгин листочка внутрішнього кола оцвітини	верхній	Довжина,см	3,2±0,12	3,0	3,5	2,1±0,11	2,0	2,3
		Ширина,см	1,6±0,11	1,5	1,8	1,1±0,08	1,0	1,2
	нижній	Довжина,см	2,3±0,11	2,2	2,5	1,6±0,11	1,5	1,8
		Ширина,см	1,6±0,11	1,5	1,8	0,9±0,08	0,8	1,0
Тичинкова нитка		Довжина,см	1,7±0,05	1,7	1,8	0,6±0,11	0,5	0,8
Пиляк	верхній	Довжина,см	1,0±0,03	1,0	1,1	1,0±0,03	1,0	1,1
	нижній	Довжина,см	1,1±0,04	1,1	1,2	1,1±0,01	1,1	1,2

Iris sibirica L.

Квітки *Iris sibirica* (рис. 3.9 А) великі, 5-8 см діаметром, тричленні, актиноморфні, з нижньою зав'яззю на дуже довгій квітконіжці, яка буває різної довжини у квіток різних порядків галуження і в залежності від розміщення на суцвітті. В *Iris sibirica* зав'язь в перерізі трикутна, в обрисах видовжена (рис. 3.9 А, Б). Довжина зав'язі у квітці в середньому 1,3 см. На поздовжньому перерізі квітки (рис. 3.9 Б) видно, що листочки оцвітини та тичинки зростаються у бокалоподібну, роздуту на верхівці, трубку оцвітини завдовжки 1-1,5 см, яка на внутрішній поверхні вкрита великою кількістю коротких папіл (рис. 3.9 В). Оцвітина проста, сформована зі зрослих листочків двох кіл оцвітини, які між собою утворюють складку близько 1-2 см завдовжки. (рис. 3.9 Г). Листочки внутрішнього та зовнішнього кола оцвітини відрізняються між собою за формою і розміром, у 3-4 рази довші від зав'язі. Листочки зовнішнього кола оцвітини – обернено-яйцеподібні, сині, рідше білі, з фіолетовими жилками та світлими борозенками, звужені при основі в обернено-ланцетний нігтик, в розкритій квітці відігнуті донизу. Листочки внутрішнього кола оцвітини фіолетово-сині і в розкритій квітці прямостоячі (рис. 3.10 А). Квітка *Iris sibirica* має систему контрастних «вказівників нектару» для приваблення запилювачів, утворену жовтими смужками на листочках зовнішнього кола оцвітини, які ведуть до центру квітки (рис. 3.10 Б).

На внутрішній поверхні квіткової трубки розташована багат шарова секреторна тканина – перигональний нектарник (рис. 3.9 Г).

Андроцей представлений трьома тичинками, розташованими одним колом. Тичинки розташовані на радіусах зовнішніх листочків оцвітини, прирослі до трубки оцвітини (рис. 3.10 В). Тичинкові нитки прямі, голі, 2 мм завширшки та 1-1,5 см завдовжки, від основи фіолетові, вище – білого кольору, стрілоподібні, внизу розширені, а в місці в'язальця – звужуються (табл. 3.2). Пиляки з розвинутим в'язальцем, лінійні, екстрозні, фіолетові, 10 мм завдовжки, чотиригніздні, з великою кількістю пилку.

Розміри частин оцвіттини й андроцею *Iris sibirica*

Морфологічні ознаки частин квітки		Перша квітка суцвіття			Остання квітка суцвіття		
		mean	min	max	mean	min	max
Листочки зовнішнього кола оцвіттини	Довжина, см	5,1±0,40	4,5	5,9	5,6±0,42	4,0	5,4
	Ширина, см	2,9±0,37	2,3	3,5	2,8±0,39	2,1	3,4
Листочки внутрішнього кола оцвіттини	Довжина, см	3,3±0,18	3,0	3,5	3,1±0,14	2,8	3,3
	Ширина, см	1,2±0,16	1,0	1,5	1,1±0,14	0,8	1,3
Тичинкова нитка	Довжина, см	1,3±0,17	1,0	1,5	1,1±0,16	0,9	1,4
Пиляк	Довжина, см	1,0±0,03	1,0	1,5	1,0±0,03	0,9	1,0

Гінецей синкарпний, зав'язь видовжена, опуклотрикутна, завдовжки близько 13 мм, до 4 мм діаметром, з коротким стовпчиком, який розділяється на три пелюсткоподібні лопаті (стилодії) завдовжки 3,5 см кожна, розміщені на радіусах тичинок (рис. 3.10 Г). Стилодії плоскі, видовжені, синього кольору, по верхньому краю нерівнозубчасті і дволопатеві (рис. 3.10 Д). Кожен стилодій на верхівці між лопатями формує маленьку трикутну приймочку (рис. 3.10 Д), вкриту клейкою поверхнею з одноклітинних біло-фіолетових сосочкоподібних папіл, без помітного шару секрету (Скрипець, 2014).

Розміри листочків оцвітини у дослідженій нами популяції *Iris sibirica* подібні до розмірів квіток із популяцій з Башкортостану (Миронова и др., 2013] і Угорщини (Szöllösi R., 2010) (табл. 3.3), що означає відсутність значної внутрішньовидової диференціації популяцій за цими параметрами квітки. Відзначено, що найбільші відмінності є за розмірами внутрішніх листочків оцвітини.

Таблиця 3.3

Порівняння розмірів частин оцвітини й андроцею *Iris sibirica* за літературними даними (Szollosi et al., 2010; Миронова и др., 2013)

Морфологічні ознаки квітки		Дані Szollosi et al. (література)	Дані Миронова и др. (література)
Листочки зовнішнього кола оцвітини	Довжина, см	4,88	5,3-6,2
	Ширина, см	2,32	2,6-3,4
Листочки внутрішнього кола оцвітини	Довжина, см	4,58	4,3-5,1
	Ширина, см	1,59	2,1-2,2
Тичинкова нитка	Довжина, см	1,31	1,13
Пиляк	Довжина, см	1,10	1,36

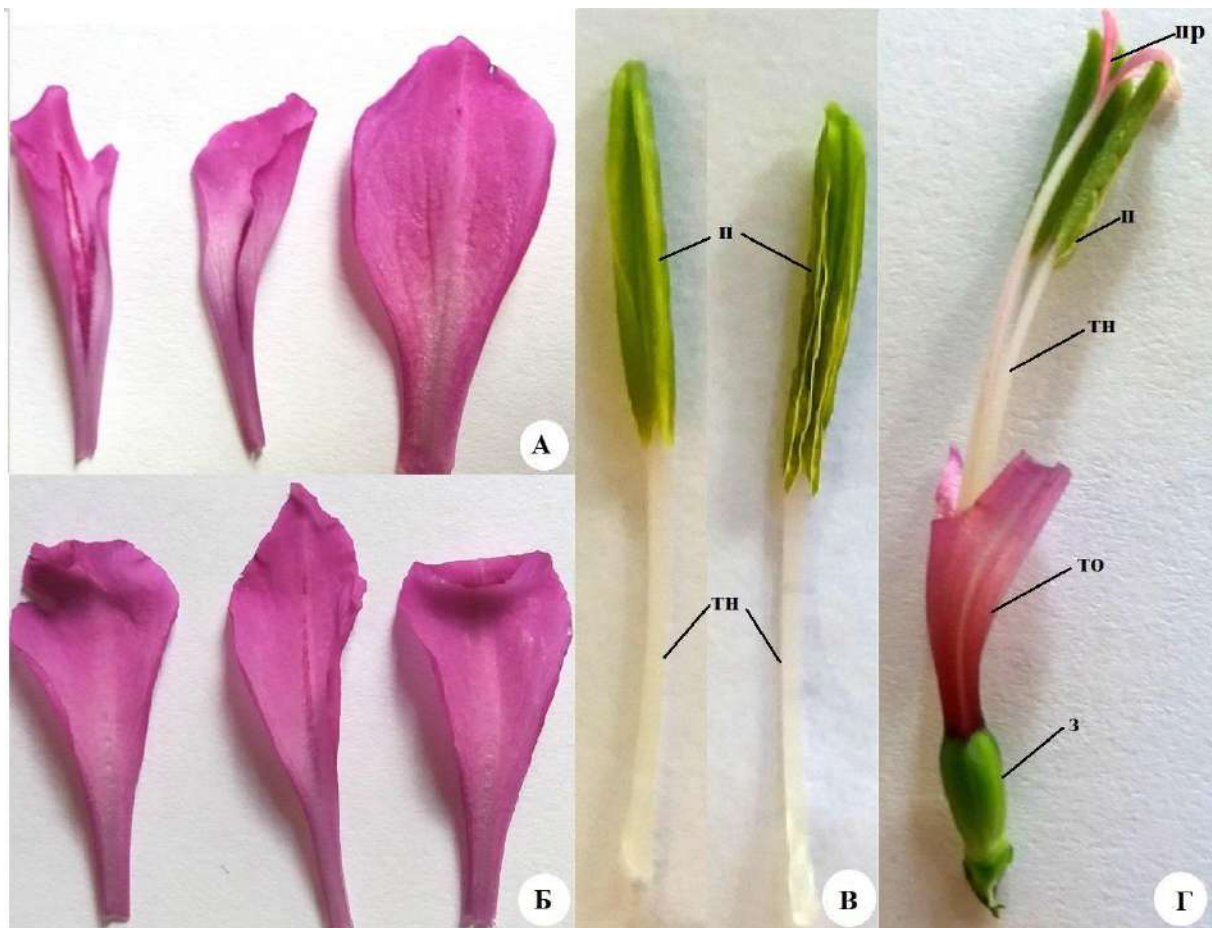


Рис. 3.7 Зовнішні (А) та внутрішні (Б) листочки оцвітини квітки, тичинки (В), взаєморозташування жіночих та чоловічих генеративних структур в квітці *Gladiolus imbricatus* L. (Г): п – пиляк, тн – тичинкова нитка, з – зав'язь, то – трубка оцвітини, пр – приймочка



Рис. 3.8 Стилодій (А) та одноклітинні папіли на поверхні приймочки (Б) *Gladiolus imbricatus* L. Лінійка 50 мкм

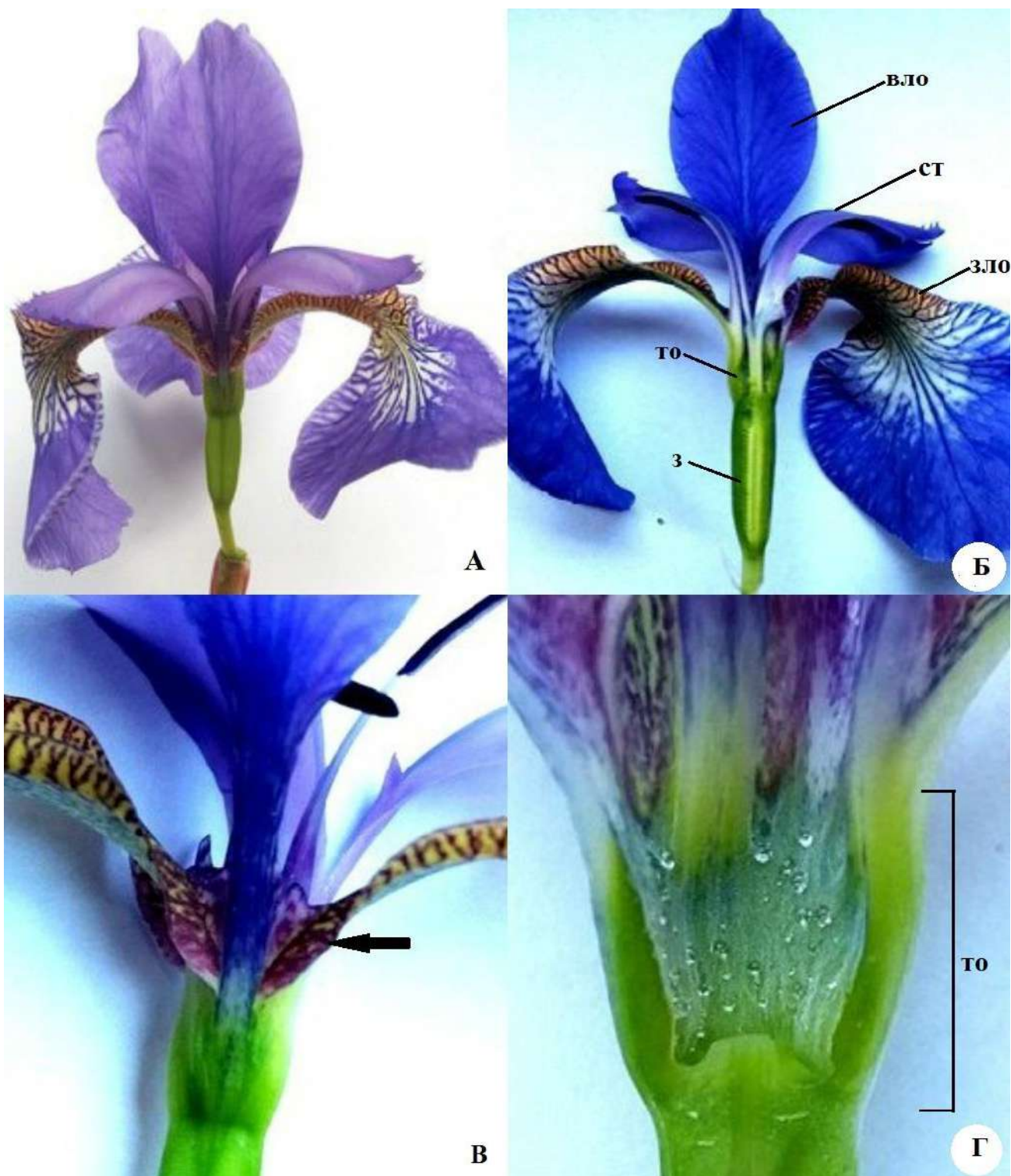


Рис. 3.9 Розкрита квітка *Iris sibirica* L. (А), поздовжній переріз через квітку (Б), місце зростання листочків оцвітини (В), поздовжній переріз через трубку оцвітини з краплинами нектару (Г): вло – внутрішні листочки оцвітини, ст – стовпчик, зло – зовнішні листочки оцвітини, то – трубка оцвітини, з – зав'язь

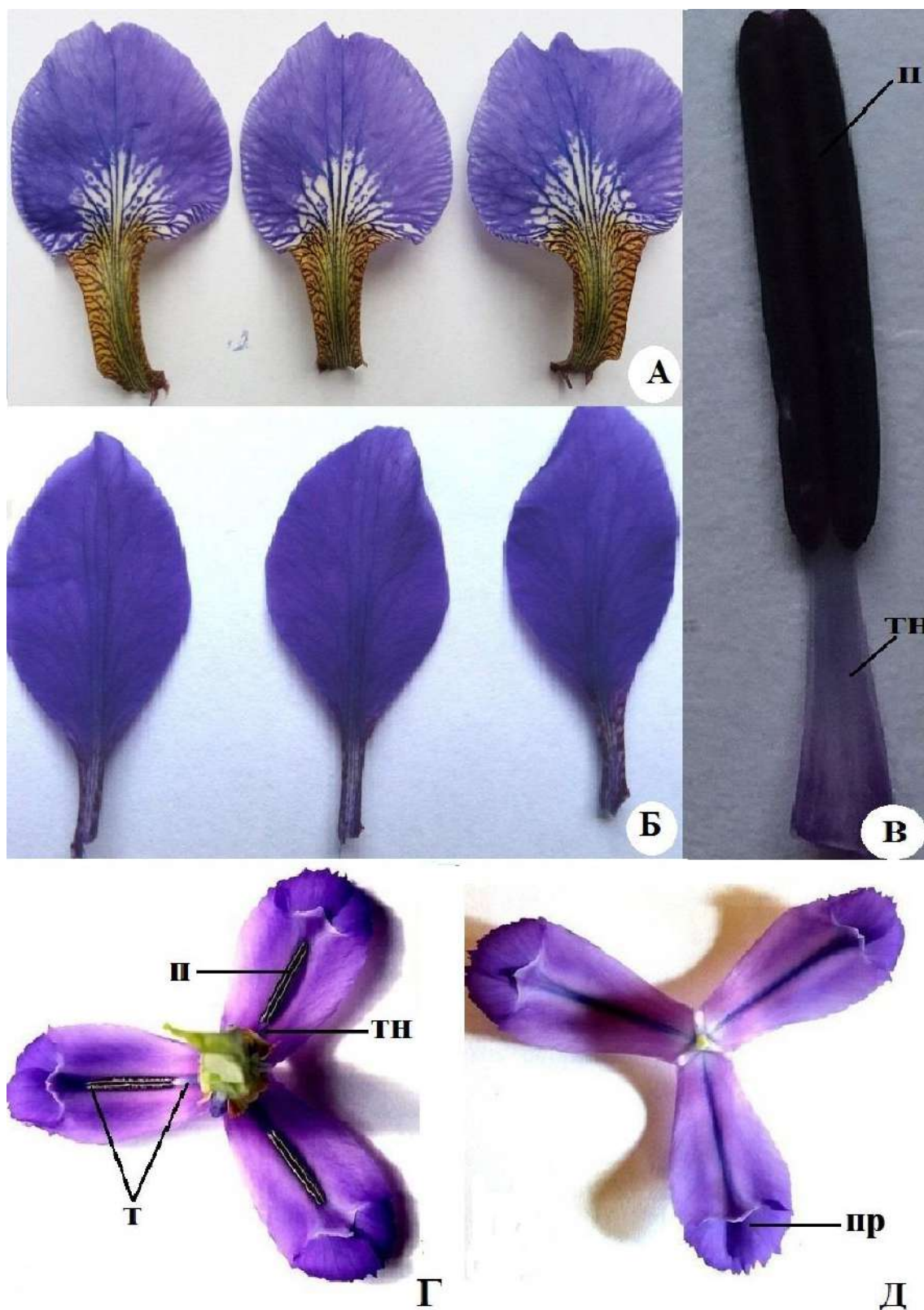


Рис. 3.10 *Iris sibirica* L. – зовнішні (А) та внутрішні (Б) листочки оцвітини квітки, тичинка (В); андроцей та приймочки розкритої квітки (вигляд знизу) (Г); відпрепарований стовпчик з пелюсткоподібними стилодіями (вигляд знизу) (Д): п – пиляк, тн – тичинкова нитка, пр – приймочка

3.2.2. Мікроморфологія гiнецею та васкулярна анатомія квітки

Gladiolus imbricatus L.

Гiнецей *Gladiolus imbricatus*, як правило складається з трьох плодолистків, але трапляються квітки з двома гнiздами в нижній частині зав'язі, і трьома – у верхній частині.

Гнiзда зав'язі в нижній частині овальні або вузько овальні, витягнуті у тангентальній площині, повністю розділені суцільною перегородкою – це синасцидіатна зона за В. Ляйнфельнером, у верхній частині якої розташовані центрально-кутові плаценти (рис. 3.11 А). Вище вентральні краї плодолистків розкриваються і у стінці зав'язі з'являються вентральні щілини між краями плодолистків, які поглиблюються ззовні до центру квітки (рис. 3.15), де епідерміси країв всіх плодолистків об'єднуються – це симплікатна зона гiнецею за В. Ляйнфельнером, вона є фертильною (рис. 3.12 В, Г).

Вище перегородки зав'язі розщеплюються поздовжньо від центру квітки і з'являється центральна порожнина це – гемісимплікатна зона за В. Ляйнфельнером, вона буває фертильною з двома рядами насінних зачатків (рис. 3.12 Г). Ця зона простягається до самого верху гнiзд зав'язі (рис. 3.12 Д,Е). У верхній частині зав'язі плаценти завершуються, гнiзда видовжуються в радіальному напрямку і з проксимального боку гнiзд відокремлюються канали стовпчика (рис. 3.12 Ж, З).

Септальний нектарник об'єданого типу, розташовується від основи гемісимплікатної зони до даху зав'язі, його щілини прямі, не звивисті (рис. 3.12). У структурі септального нектарника наявна зона об'єданого нектарника з постгенітально зімкнутою центральною частиною (рис. 3.11 Е). Секреторна порожнина вистелена секреторним епідермісом з великих клітин, які мають плоскі зовнішні стінки з потовщеними кутикулами. Паренхіма перегородки зав'язі сформована дрібними клітинами з щільним вмістом, рясно збагачена дрібними провідними пучками (по 5-6 з кожного боку) (рис. 3.16). Це дозволяє

класифікувати септальний нектарник як мезофільний. В основі стовпчика щілина септального нектарника звужується в радіальному напрямку і перетворюється у несекреторний канал. У стовпчику септальний нектарник відкривається назовні і таким чином, з цього місця, з'являється асимплікатна зона гiнецея за В. Ляйнфельнером – в якій плодолистки повністю роз'єднані, але можуть бути із злиплими епідермісами (рис. 3.11 З). Аналізуючи структуру гiнецею *Gladiolus imbricatus* за функціональним поділом, ми виявляємо у ньому нижню стерильну зону – 10 %, фертильну зону, яка становить близько 86 %, та верхню стерильну зону, яка займає 4 % (табл. 3.3).

Аналізуючи структуру, синкарпного за функціональним поділом, гiнецею *Gladiolus imbricatus*, ми виділяємо у ньому нижню стерильну зону – 10 %, фертильну зону, яка становить близько 60 %, та верхню стерильну зону, яка займає 8 % (табл. 3.4).

Гiнецей *Gladiolus imbricatus* синкарпний, містить синасцидіатну (рис. 3.13 А, Б), симплікатну (рис. 3.13 В), гемісимплікатну (рис. 3.13 Г, Д, Е) та асимплікатну вертикальні зони (рис. 3.13 Є, Ж), з яких нижні три є фертильними, а стовпчик сформований асимплікатною зоною з постгенітально злиплими плодолисками (табл. 3.2) (Скрипець, 2015).

Провідна система квітколожа *Gladiolus imbricatus* організована з великого числа провідних пучків (рис. 3.11 А). Від них в основі зав'язі назовні відхиляються стовбурові пучки оцвітини та андроцею, а решта провідних пучків входить в центральну колонку зав'язі (рис. 3.11 Б).

Стовбурові пучки внутрішніх листочків оцвітини проходять вздовж нижньої зав'язі в незмінному вигляді, а в її верхній частині розділяються у тангентальній площині на невелику центральну та дві латеральні гілки (рис. 3.11 Ж). На тому ж рівні стовбурові пучки зовнішніх листочків оцвітини відокремлюються від сліду тичинки і від дорзального пучка плодолистка.

Центральна колонка зав'язі організується у три групи пучків на радіусах перегородок зав'язі. Кожна група поступово конденсується в подвійний тяж

провідних тканин з багатьма групами трахеальних елементів – у вентральну жилку (рис. 3.11 Б, В).

У перикарпії *Gladiolus imbricatus* розміщені крупні провідні пучки, які формують три дорзальні жилки (в медіанних площинах кожного плодолистка) (рис. 3.17 А) і три септальні жилки, розташовані в площині перегородок зав'язі (рис. 3.17 Б). Дорзальні жилки в основі плоду складаються з одного провідного пучка, який вище відгалужує до середини дві пари пучків (рис. 3.17 А). Внутрішня пара провідних пучків продовжується вище як медіанний пучок плодолистка, який входить у стовпчик і стилодії, а зовнішня пара пучків формує слід тичинки. Зовнішній непарний пучок продовжується у зовнішній листочок оцвітини. Септальні жилки в основі плоду також складаються з одного провідного пучка, який вище послідовно відгалужує по одному пучку по обидва боки від нього (рис. 3.17 Б). Всі три утворені пучки входять у квіткову трубку і живлять внутрішній листочок оцвітини. Сліди насінних зачатків формуються з парних вентральних пучків плодолистків, які утворюються в центральній колонці зав'язі з решток провідного циліндру квіткового апексу. Від дорзальних жилок відходять дуже дрібні відгалуження в стінку зав'язі, які сліпо закінчуються, або входять по перегородках зав'язі до плацент і зливаються з вентральними пучками. В *Gladiolus imbricatus* вентральні пучки також утворюють рясні відгалуження, які забезпечують живлення септальних нектарників.

Оскільки, до наших досліджень *Gladiolus imbricatus* в роді *Gladiolus* мікроморфологічні ознаки та васкулярна анатомія квітки зовсім не вивчалися, тож ми вважали за доцільне порівняти отримані нами дані з подібними ознаками у близькоспорідненого представника роду – *Gladiolus × hybridus* C. Morren hort.

В основі зав'язь *Gladiolus × hybridus* тригніздна, з масивною центральною колонкою та перегородками. Гнізда зав'язі овальні або вузько овальні, витягнуті у тангентальній площині (рис. 3.18 Б). Ця зона займає близько 1600 мкм, вона є стерильна і відповідає синасцидіатній структурній зоні за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950).

Вище, у стінці гнізд зав'язі з'являються вентральні щілини між краями плодолистків, які поглиблюються ззовні до центру квітки, де епідерміси країв всіх плодолистків об'єднуються. Це – симплікатна зона гінецея (Leinfellner 1950), вона займає близько 3000 мкм, від її основи з'являються плаценти з насінними зачатками, розміщеними у двох рядах. У верхній частині симплікатної зони в перегородках зав'язі з'являються порожнини септальних нектарників у вигляді вузьких щілин, стінки яких конгенітально замкнуті ззовні і зсередини (рис. 3.18 В, Г).

Вище щілини септальних нектарників розкриваються до центру зав'язі, але епідерміси залишаються постгенітально зімкнуті. Така структура зав'язі зберігається ще близько 3000 мкм і відповідає гемісимплікатній структурній зоні за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950) (рис. 3.18 Д-З). В нижній половині цієї зони розташовані дворядні плаценти (рис. 3.18 Д, Е), вище – вона стерильна (рис. 3.18 Ж, З). Тут нектарні щілини видовжуються, а гнізда зав'язі витягуються у радіальному напрямку. У місці переходу зав'язі у стовпчик, гнізда зав'язі поступово звужуються в канали стовпчика, а нектарні щілини звужуються у вивідні канали нектарників, стінка яких вистелена несекреторним епідермісом (рис. 3.18 З).

Вивідні канали нектарників відкриваються назовні при основі стовпчика (рис. 3.18 І). Від цього рівня і вище структура гінецея відповідає асимплікатній структурній зоні за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), в якій плодолистки постгенітально злилися. Загальна висота септальних нектарників складає близько 3240 мкм, що становить майже половину висоти гнізд зав'язі (Скрипець, Одінцова 2013).

Отже, гінецей в *Gladiolus imbricatus* ми визначаємо, як евскарпний за В. Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), з синасцидіатною, симплікатною, гемісимплікатною та асимплікатною структурними зонами та септальними нектарниками, розташованими у верхній частині симплікатної та в гемісимплікатній зонах. Насінні зачатки розміщені від основи симплікатної та в

нижній частині гемісимплекатної зони, стовпчик і приймочка сформовані асимплекатною зоною. У провідній системі квітки наявна інтеграція дорзальних пучків плодолистків із стовбуровими пучками оцвітини й андроцею. В цілому, провідна система гінецея *Gladiolus imbricatus* подібна до провідної системи гінецея в *Gladiolus* × *hybridus*, що свідчить про стабільність провідної системи квітки в межах роду.

***Iris sibirica* L.**

Від основи зав'язь *Iris sibirica* тригніздна, причому одне гніздо розташоване дещо вище від двох інших. Гнізда зав'язі овальні в перерізі, не з'єднані між собою. Ця ділянка відповідає синасцидіатній зоні за В.Ляйнфельнером (Leinfellner, 1950), яка займає близько 20 % і є від основи стерильна, а вище – фертильна (рис. 3.19 А) (табл. 3.4). Насінні зачатки розміщені дворядно, в горизонтальній площині. Вище починається симплекатна зона, яка займає 48 % і є вся фертильною (рис. 3.19 Б). В ній епідерміси вентральних країв плодолистків щільно постгенітально з'єднані, так що порожнини гнізд є відокремлені (рис. 3.19 А). Вище в центрі з'являється трипроменева порожнина через розходження поверхонь перегородок зав'язі (рис. 3.19 Б). Ще вище центральна порожнина стає шестипроменевою, але вентральні шви плодолистків залишаються постгенітально зімкнутими (рис. 3.19 В). Така структура зав'язі зберігається на близько 32 % висоти гнізд і відповідає гемісимплекатній структурній зоні за В.Ляйнфельнером (рис. 3.19 В, Г, Д; рис. 3.21). У верхній половині цієї зони центральна порожнина зникає, гнізда видовжуються в радіальному напрямку і з'єднуються в центрі вузькими щілинами, з яких вище формуються три канали стовпчика (рис. 3.24 Д). У стовпчику три канали з'єднуються із утворенням одного трипроменевого каналу (рис. 3.26 Г). Від рівня формування каналів стовпчика до місця відокремлення зав'язі від гіпантія наявний дах зав'язі, який сформований гемісимплекатною зоною (рис. 3.24 Е). Аналізуючи структуру гінецею *Iris sibirica* за функціональним поділом, ми виявляємо у ньому нижню стерильну зону – 10 %,

фертильну зону, яка становить близько 86 %, та верхню стерильну зону, яка займає 4 % (рис. 3.20; табл. 3.4).

Гінецей *Iris sibirica* синкарпний, за класифікацією В.Ляйнфельнера (1950), з синасцидіатною, симплікатною, гемісимплікатною та асимплікатною зонами. Насінні зачатки розташовані дворядно в синасцидіатній, симплікатній та в нижній частині гемісимплікатної зони, дах зав'язі і стовпчик сформовані гемісимплікатною зоною, а стилодії та приймочка – асимплікатною зоною (рис. 3.20, рис. 3.23).

На внутрішній поверхні квіткової трубки розташовані багат шарова секреторна тканина (рис. 3.22). Секреторний епідерміс нектарника представлений сосочкоподібними клітинами з потовщеною кутикулою (рис. 3.24 А). Субепідермальний шар нектарника дрібноклітинний з щільною цитоплазмою, збагачений численними дрібними провідними пучками; такий нектарник слід визначати, як перигональний мезофільний (рис. 3.24 Б).

На поперечному перерізі стилодія помітно, що в його центральній частині проходить напівзамкнутий зверху канал, який є продовженням гнізда зав'язі і слугує для росту пилкових трубок (рис. 3.23 В, Г). Верхня стінка каналу сформована вільними краями плодолистка, які лише злегка торкаються один одного, а на верхівці стилодія формують дві його лопаті. Поверхня приймочки вистелена залозистим епідермісом – папілами (рис. 3.23 Д, Е) (Скрипець, Одінцова, 2014)

Будова провідної системи *Iris sibirica* така сама, як і в *Gladiolus imbricatus*. Зокрема у стінці зав'язі *Iris sibirica* розташовані крупні провідні пучки, які формують три дорзальні жилки (в медіанних площинах кожного плодолистка) (рис. 3.24 А), і три септальні жилки, розміщені в площині перегородок зав'язі (рис. 3.24 Б).

Провідна система зав'язі у родині Iridaceae вивчалась засновником васкулярно-анатомічного методу М.Ф. Ван Тігемом (Van Tieghem, 1871) на прикладі *Crocus vernus* (L.) Hill та *Iris lutescens* Lam. (в оригіналі – *Iris chamaeiris*

Bertol.). У цих видів виявлено принципово подібний план будови провідної системи, зокрема, розгалуження дорзальної жилки на три радіально розміщені пучки, а септальної жилки – на три латерально розміщені пучки, а також формування дрібних відгалужень від дорзальних жилок плодолистків до насінних зачатків (Van Tieghem, 1871). Наявність провідних пучків у перегородках зав'язі у видів роду *Iris*, які входять до плацент, зазначав також Г.І. Родіоненко (Родионенко, 1961). Досліджені нами види – *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*, характеризуються спільною особливістю, а саме, дорзальна жилка формується п'ятьма, а не трьома провідними пучками (замість двох внутрішніх пучків є дві пари зближених пучків).

Таблиця 3.4

Вертикальна зональність гінецею за В. Ляйнфельнером (1950) у представників родини Iridaceae

Структурна зона гінецея	<i>Gladiolus imbricatus</i>	<i>Gladiolus</i> × <i>hybridus</i>	<i>Iris sibirica</i>
	Відносна висота зони у (%) у зав'язі		
Синасцидіатна	21	21	20
Симплікатна	38	39,5	48
Гемісимплікатна	38	39,5	32
Асимплікатна	—	—	—
Фертильна частина зав'язі	60	60	86

Відмінності гінцея *Iris sibirica* від гінцея *Gladiolus imbricatus* наступні: гінцея *Iris sibirica* синкарпний з синасцидіатною, симплікатною, гемісимплікатною та асимплікатною зонами, а гінцея *Gladiolus imbricatus*, евсинкарпний з синасцидіатною, симплікатною, гемісимплікатною та асимплікатною зонами. Також в *Iris sibirica* відсутній септальний нектарник, синасцидіатна зона фертильна, стовпчик і стилодії сформовані гемісимплікатною, а не асимплікатною зоною, більша частка фертильної ділянки зав'язі (86% у *Iris sibirica* проти 60 % у *Gladiolus imbricatus* і *Gladiolus x hybridus*). В обох видів є конічна центральна колонка в основі зав'язі, а синасцидіатна зона займає близько 70% висоти зав'язі.

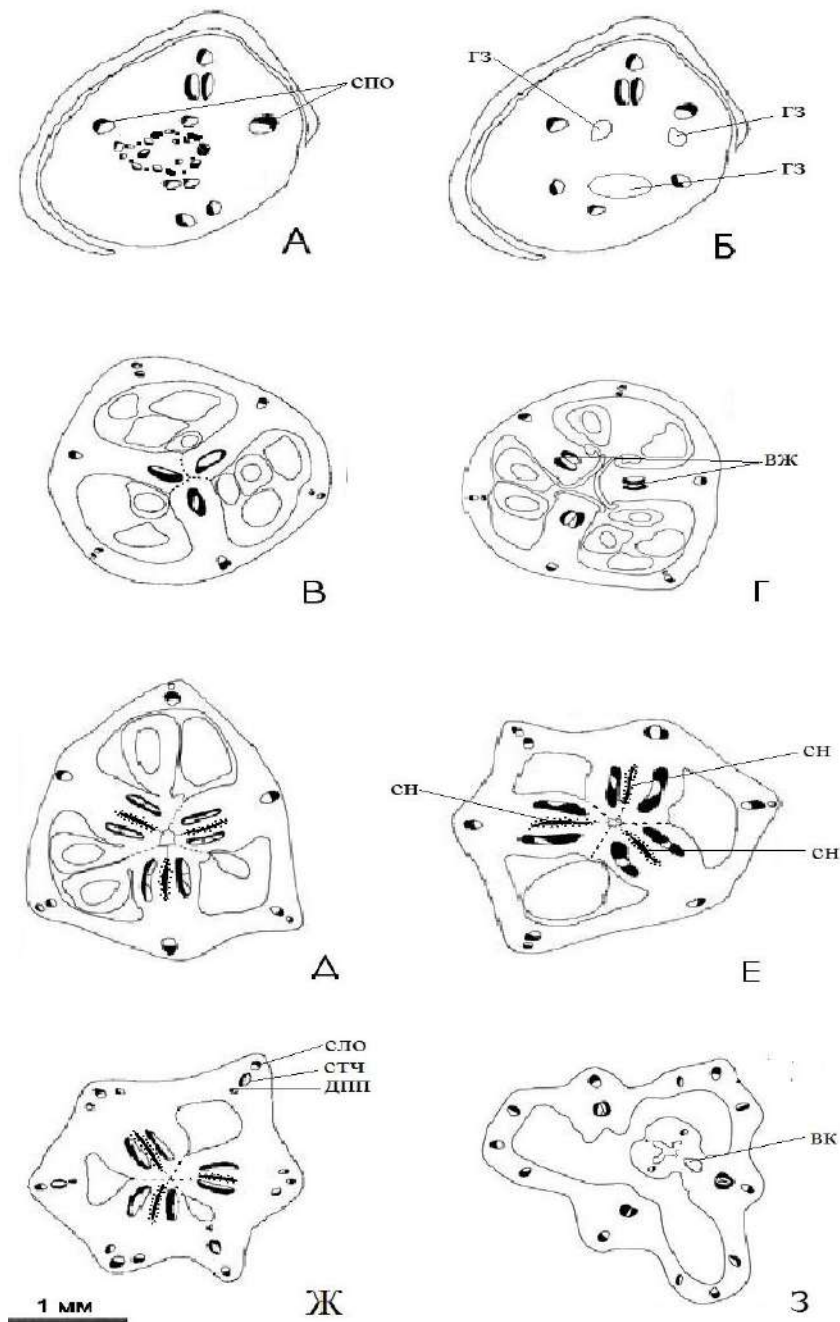


Рис. 3.11 Серія поперечних перерізів через нижню зав'язь *Gladiolus imbricatus* L.: синасцидіатна зона (А, Б), симплікатна зона (В), гемісимплікатна зона (Г, Д, Е, Ж), стовпчик і трубка оцвітини (З) (вж – вентральна жилка, вк – вивідний канал септального нектарника, впп – вентральний пучок плодолистка, гз – гніздо зав'язі, дпп – дорзальний пучок плодолистка, сло – слід листочка оцвітини, слп – сліпий пучок, сн – септальний нектарник, спо – стовбуровий пучок оцвітини, стч – слід тичинки). Лінійка 1 мм

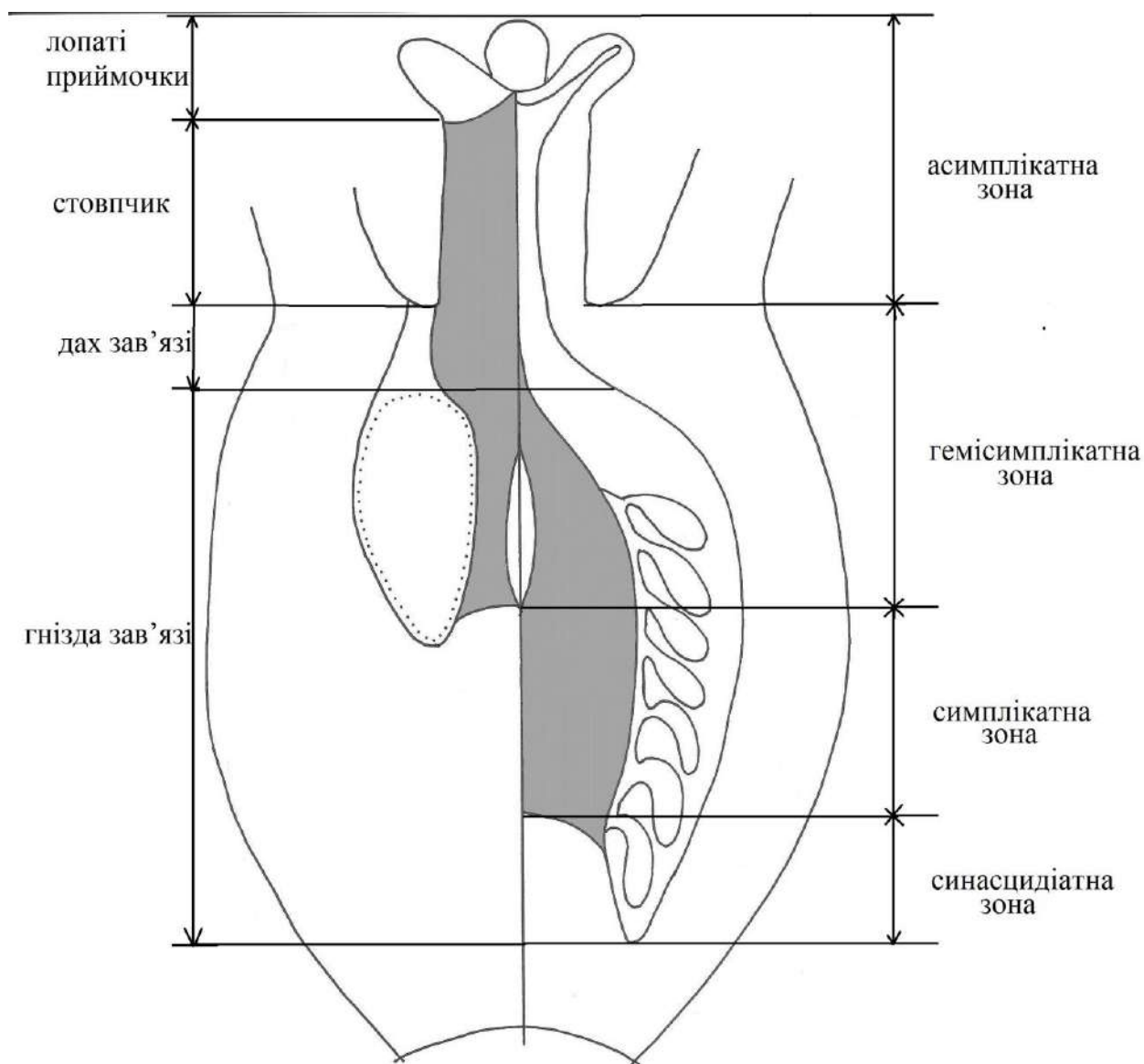


Рис. 3.12 Схема вертикальної зональності гінеція *Gladiolus imbricatus* L., (зона постгенітального злипання поверхонь плодолистків затемнена), порожнина септального нектарника обмежена пунктиром

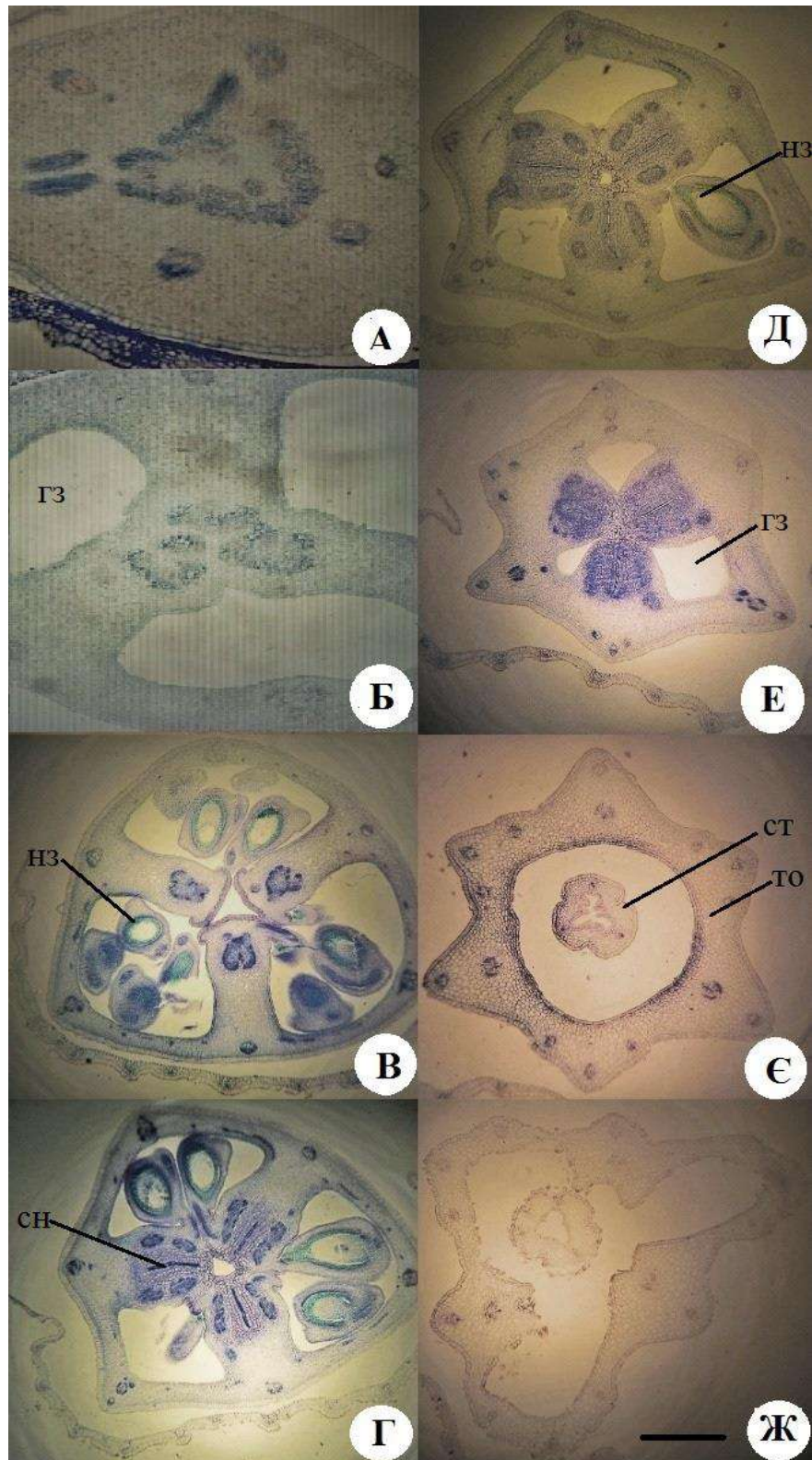


Рис. 3.13 Серія поперечних перерізів через нижню зав'язь *Gladiolus imbricatus* L.: синасцидіатна зона (А, Б), симплікатна зона (В), гемісимплікатна зона (Г, Д, Е), асимплікатна зона (Є, Ж): нз – насінні зачатки, гз – гніздо зав'язі, сн – септальний нектарник, ст – стовпчик, то – трубка оцвітини. Лінійка 50 мкм

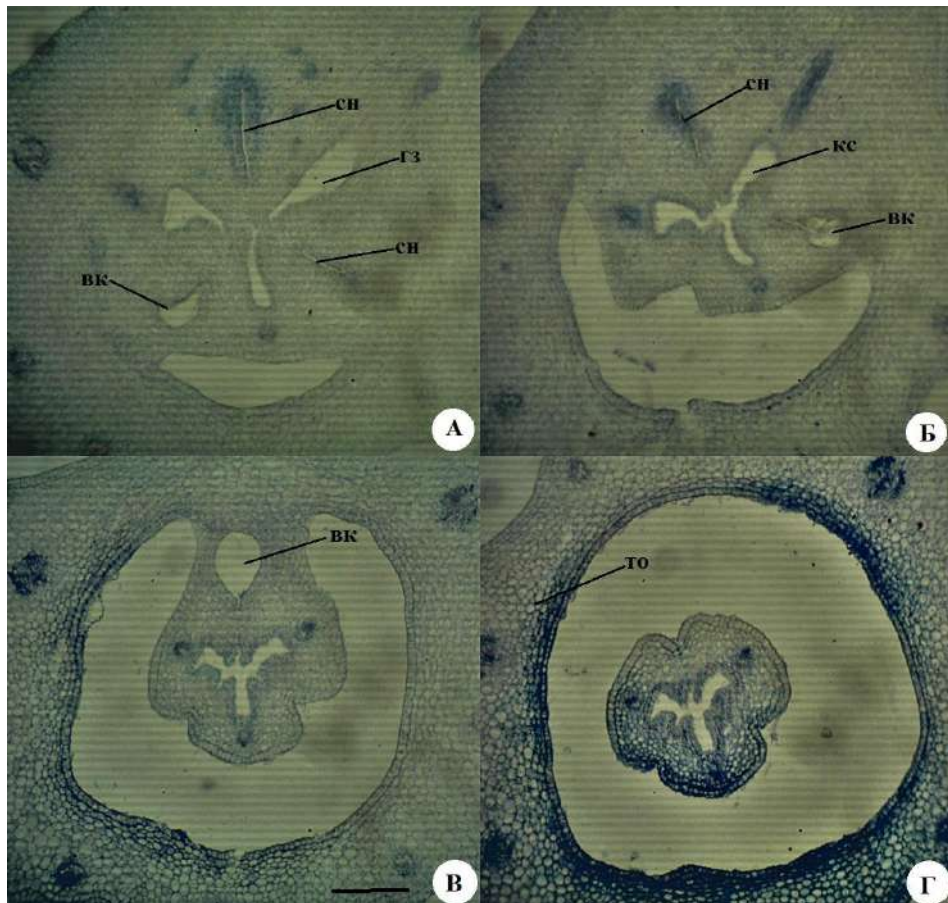


Рисунок 3.14 Серія поперечних перерізів через дах та стовпчик зав'язі квітки *Gladiolus imbricatus* L.: вк – вивідний канал септального нектарника, гз – гніздо зав'язі, сн – септальний нектарник, кс – канал стовпчика, то – трубка оцвітини
Лінійка 100 мкм.

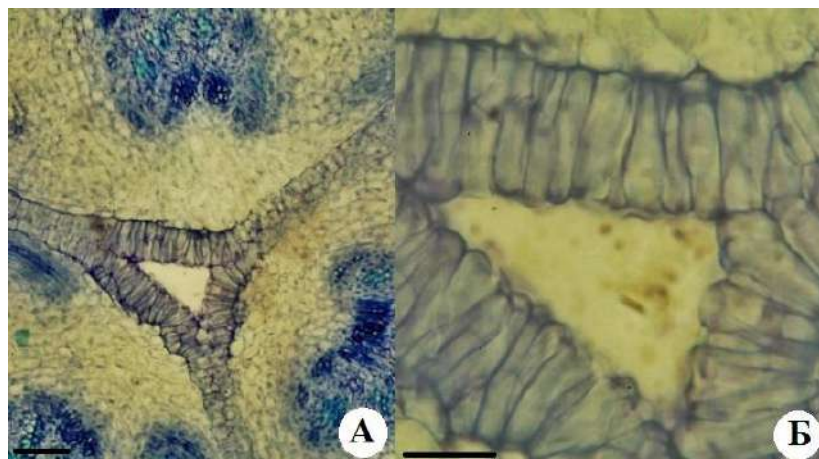


Рисунок 3.15 Поперечні перерізи через центральну порожнину зав'язі в симплікатній зоні (А), залозистий епідерміс (Б) *Gladiolus imbricatus* L. Лінійка: А- 50 мкм, Б-100 мкм

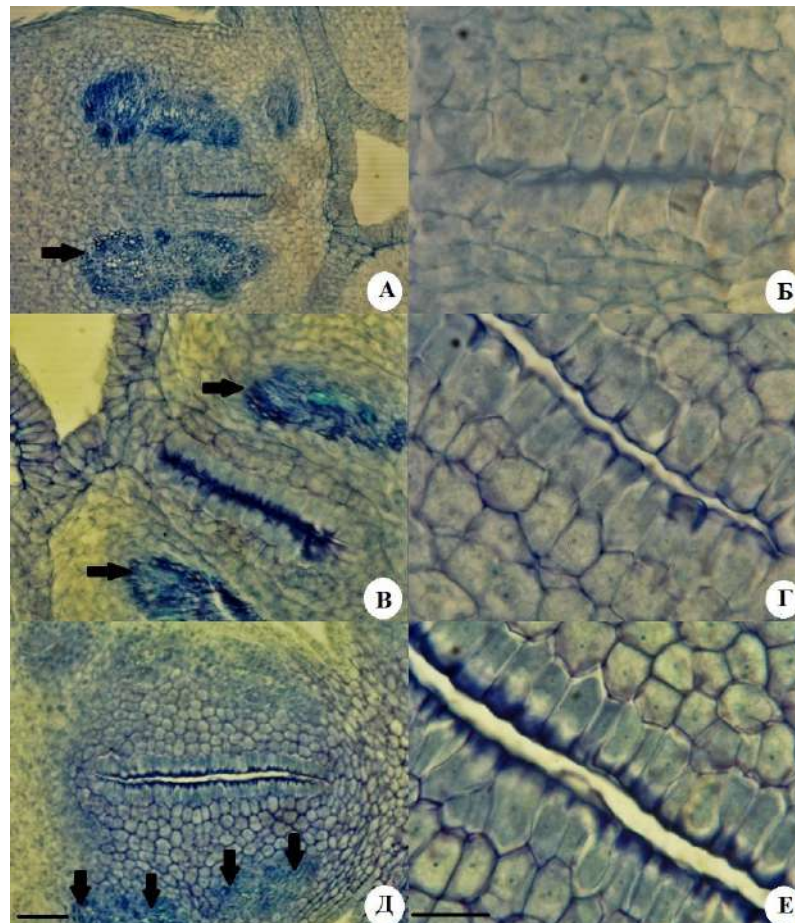


Рис. 3.16 Залозистий епідерміс септальних нектарників зав'язі квітки *Gladiolus imbricatus* L.: загальний вигляд септального нектарника на поперечному перерізі (А – нижня частина, В – середня частина, Д – верхня частина нектарника), фрагмент нектароносної щілини (Б, Г, Е). Стрілочками позначені провідні пучки, які живлять нектарник. Лінійка: А, В, Д-50 мкм, Б, Г, Е-100 мкм

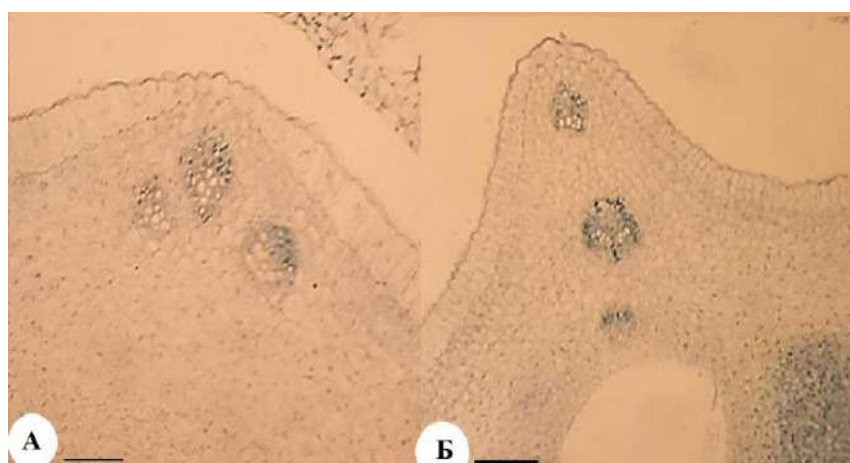


Рисунок 3.17 Провідні пучки в оплодні *Gladiolus imbricatus* L.: дорзальна жилка (А), септальна жилка (Б). Лінійка 100 мкм

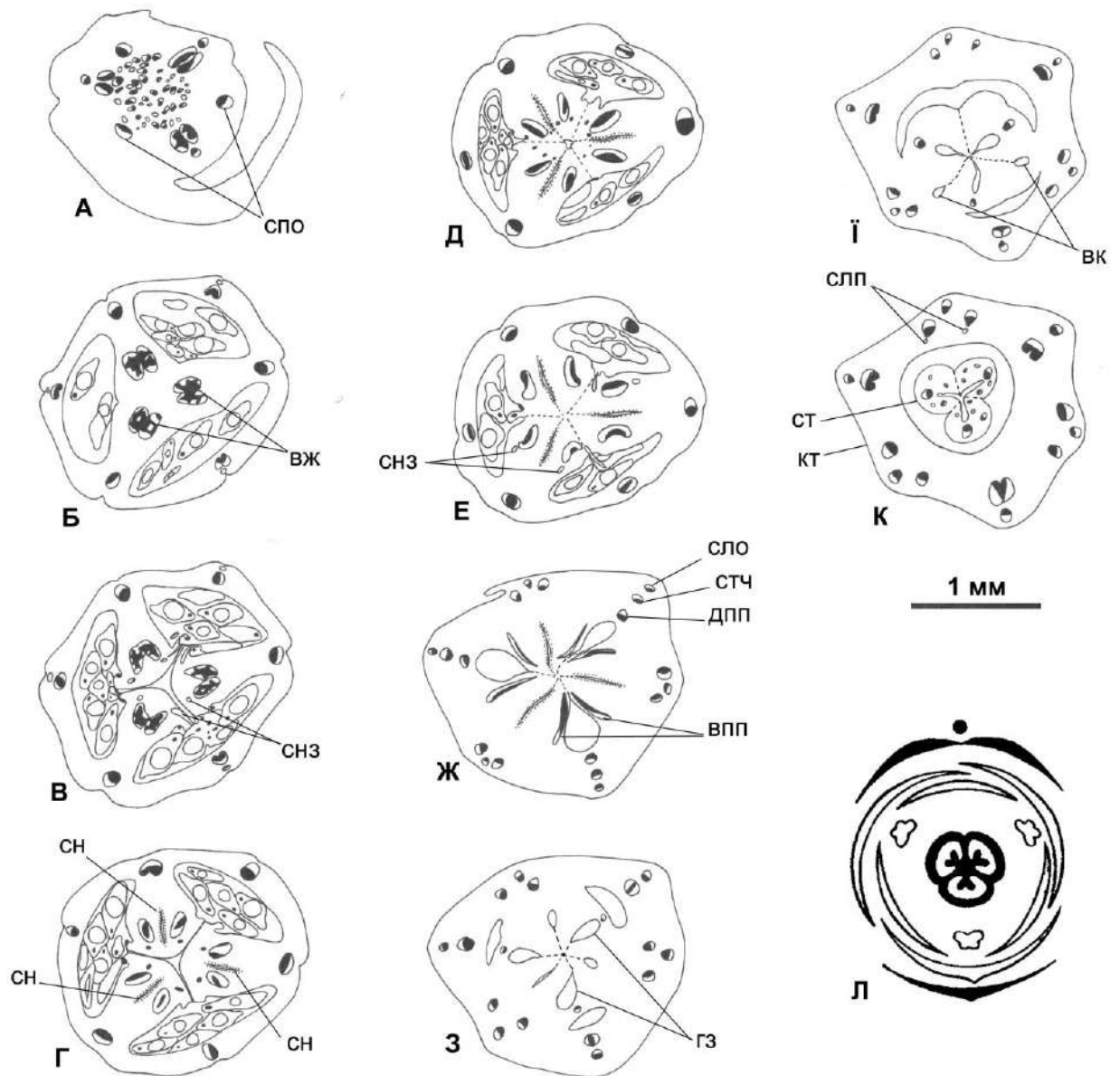


Рисунок 3.18 Серія поперечних зрізів через нижню зав'язь *Gladiolus x hybridus* С.Моррен hort. (А-К) та діаграма квітки Iridaceae (Л): вж – вентральна жилка, вк – вивідний канал септального нектарника, впп – вентральний пучок плодолистка, гз – гніздо зав'язі, дпп – дорзальний пучок плодолистка, кт – квіткова трубка, сло – слід листочка оцвітини, слп – сліпий пучок, сн – септальний нектарник, снз – слід насінного зачатка, спо – стовбуровий пучок оцвітини, ст – стовпчик, стч – слід тичинки. Лінійка 1 мм

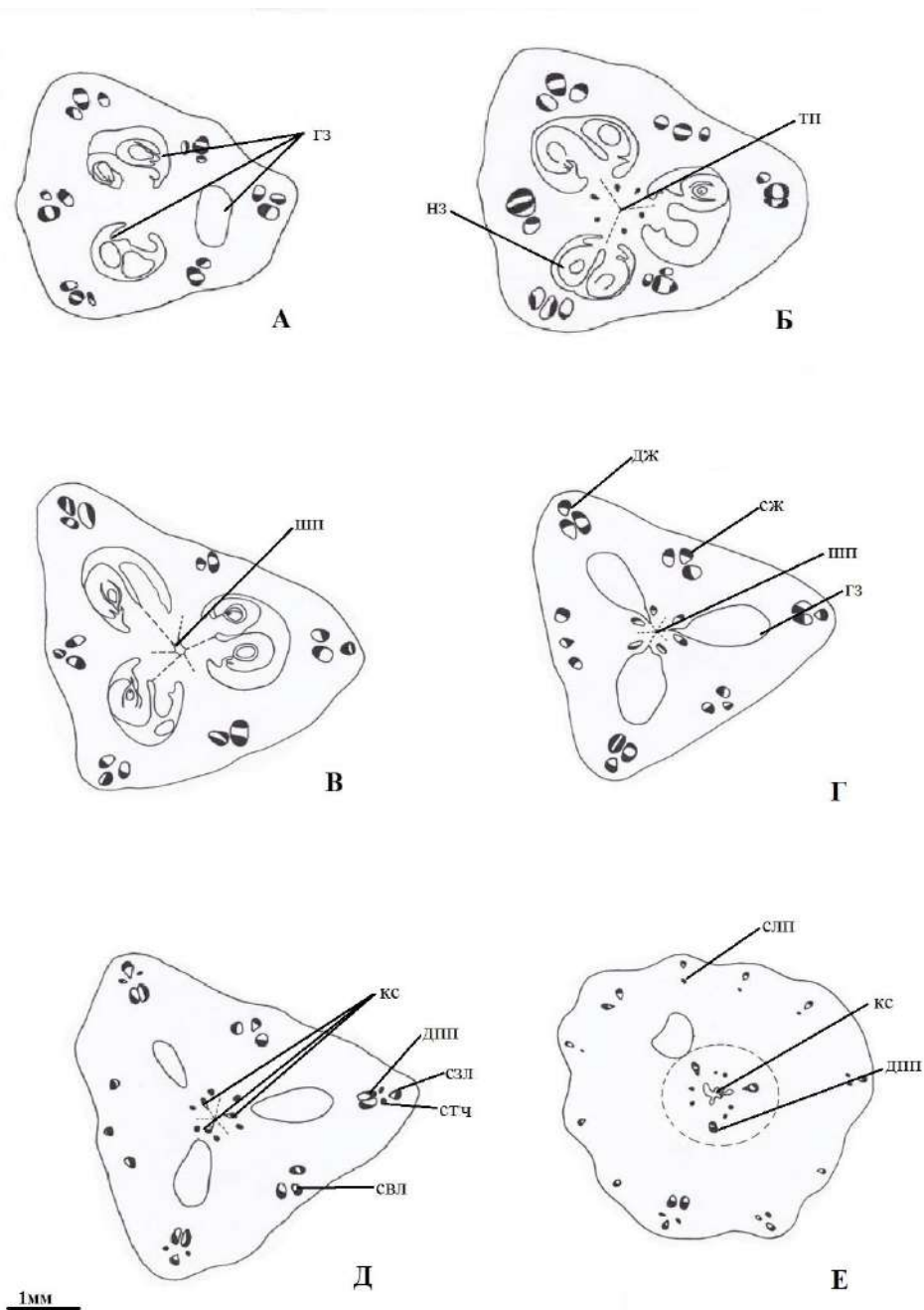


Рис. 3.19 Серія поперечних перерізів через нижню зав'язь *Iris sibirica* L. синасцидіатна зона (А), симплікатна зона (Б), гемісимплікатна зона (В, Г, Д), дах зав'язі (Е): гз – гніздо зав'язі, нз – насінний зачаток, тп – трипроменева порожнина, шп – шестипроменева порожнина, дж – дорзальна жилка, сж – септальна жилка, дпп – дорзальний пучок плодолистика, кс – канал стовпчика, слп – сліпий пучок, стч – слід тичинки, свл – слід внутрішнього листочка, сзл – слід зовнішнього листочка. Лінійка 1мм

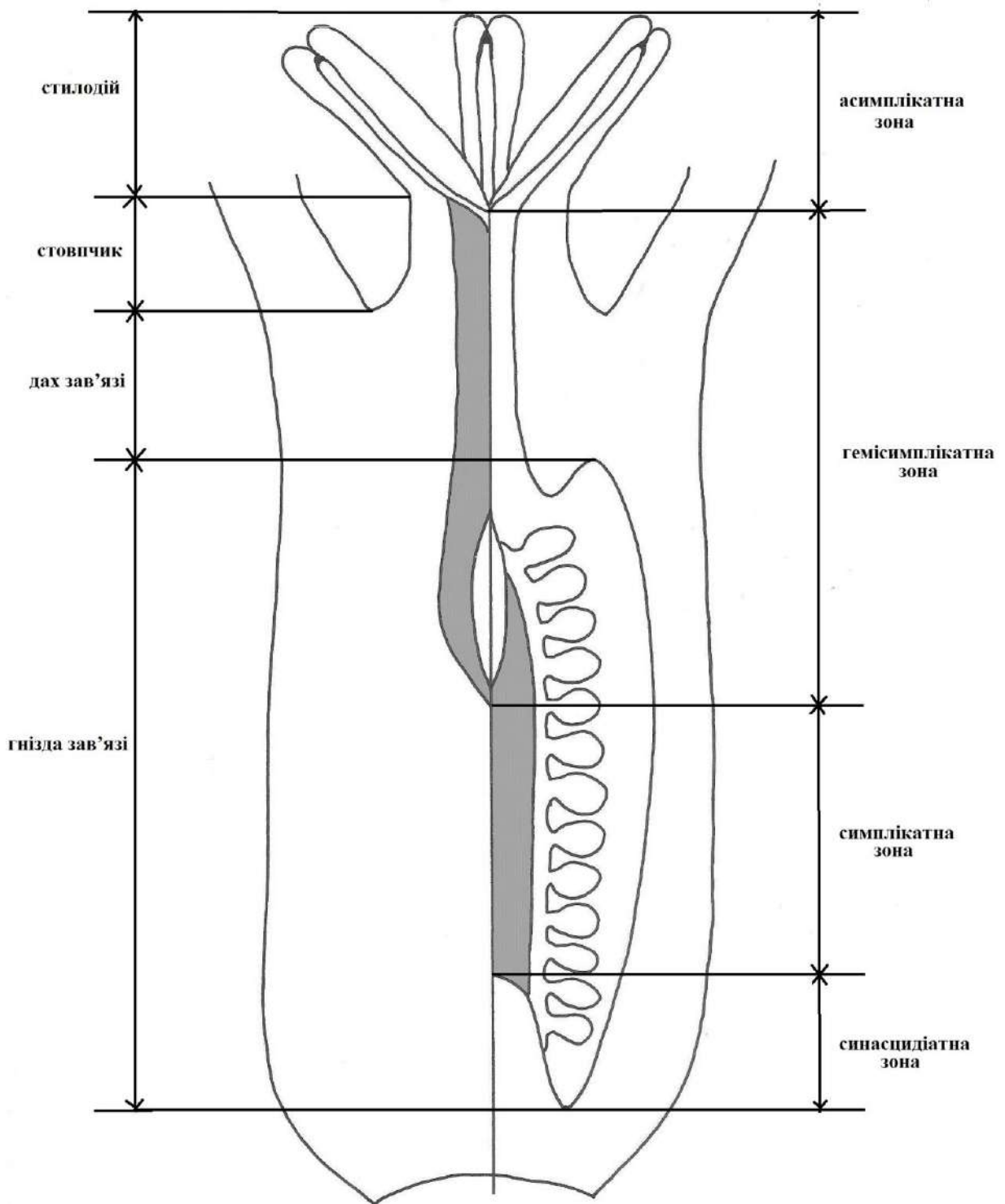


Рис. 3.20 Схеми вертикальної зональності гiнеця *Iris sibirica* L. (зона постгенітального злипання поверхонь плодолистків затемнена), порожнина септального нектарника обмежена пунктиром

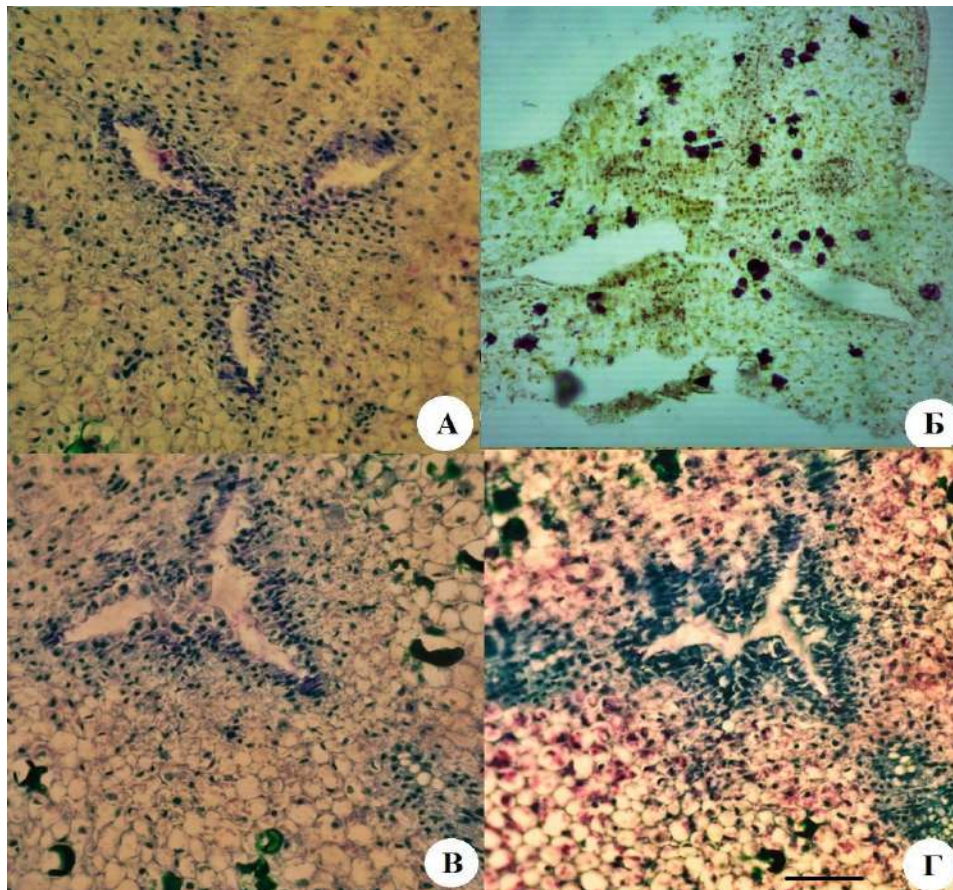


Рис. 3.21 Серія поперечних перерізів через шестипроменеву порожнину в гемісимплекатній зоні зав'язі квітки *Iris sibirica* L. Лінійка 50 мкм

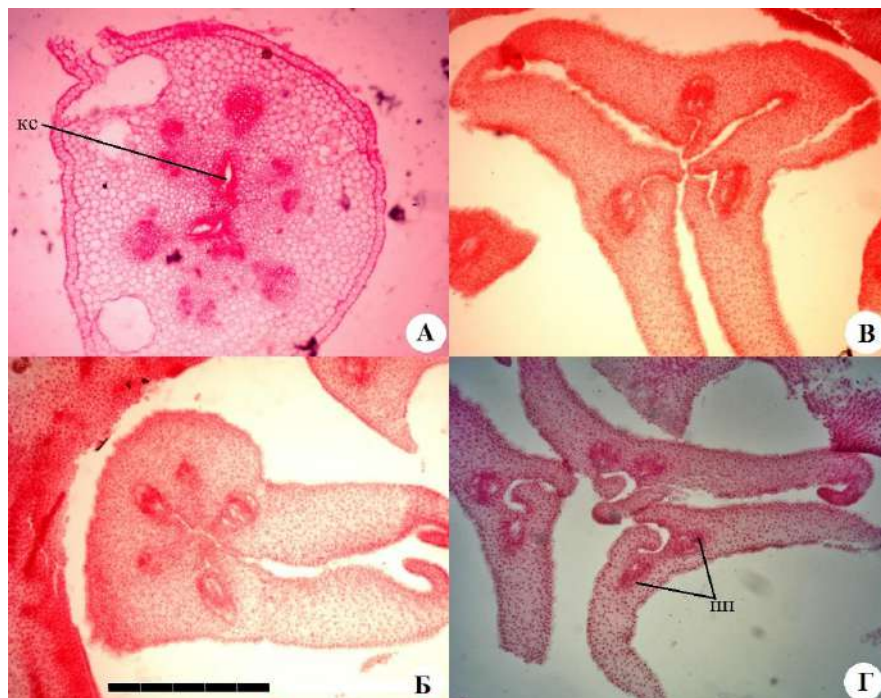


Рис. 3.22 Серія поперечних перерізів через стовпчик (А, Б) і стилодії (В, Г) квітки *Iris sibirica* L.: кс – канал стовпчика, пп – провідні пучки. Лінійка 100 мкм

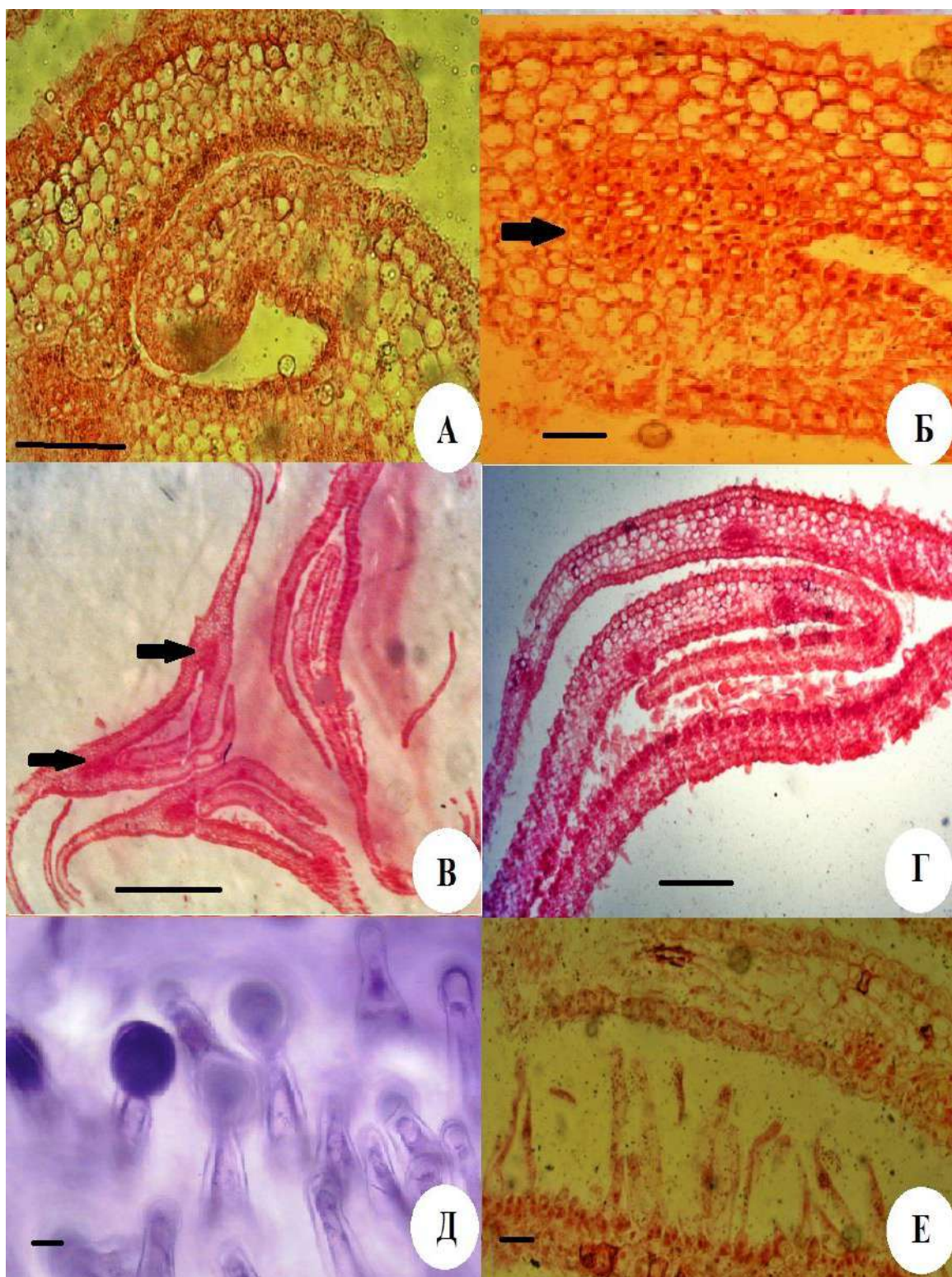


Рис. 3.23 Поперечний переріз через стилодій (А, Б) та приймочку (В, Г) квітки *Iris sibirica* L., збільшений фрагмент внутрішньої поверхні приймочки з папілами (Д, Е). Стрілочками позначені провідні пучки. Лінійка: А, В-200 мкм, Б, Г-100 мкм, Д, Е-50 мкм.

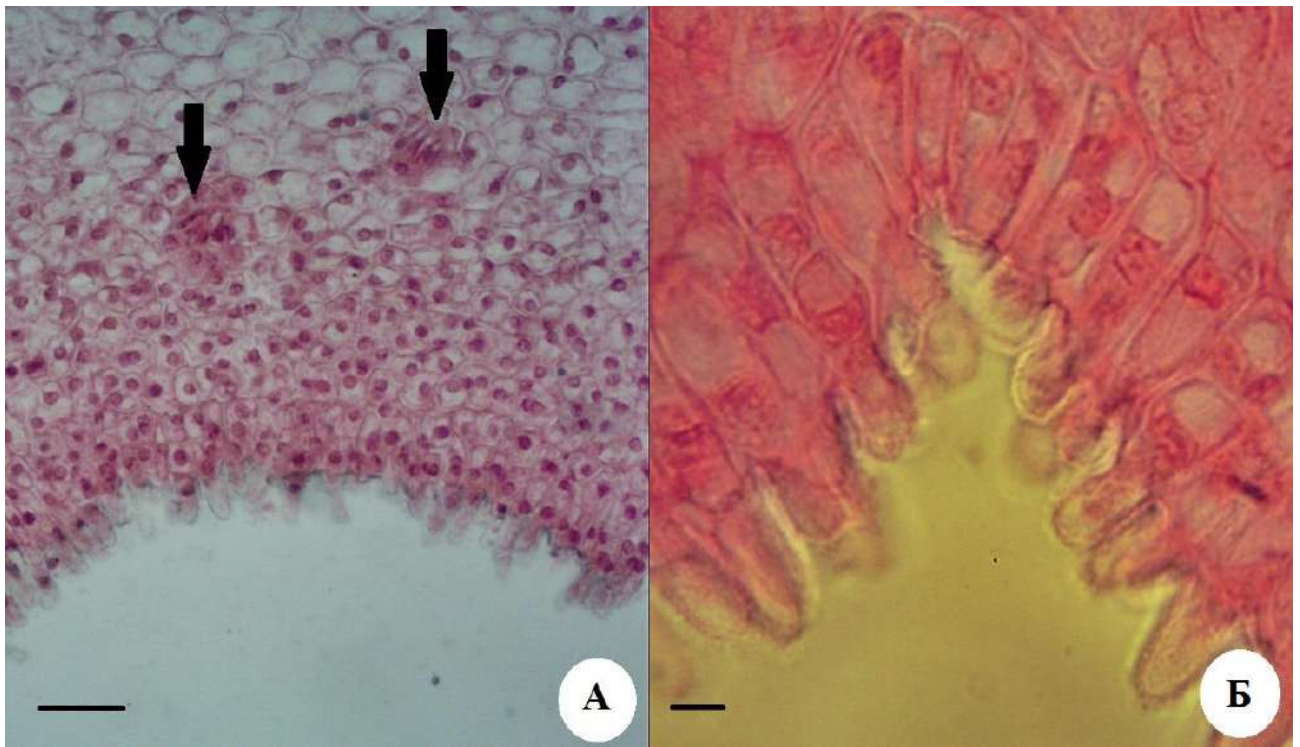


Рис. 3.24 Залозистий епідерміс та мезофіл перигонального нектарника квітки *Iris sibirica* L.: загальний вигляд пертгонального нектарника на поперечному перерізі (А), збільшений фрагмент секреторної нектароносної тканини (Б). Стрілочками позначені провідні пучки, які живлять нектарник. Лінійка: А-50 мкм, Б-100 мкм.

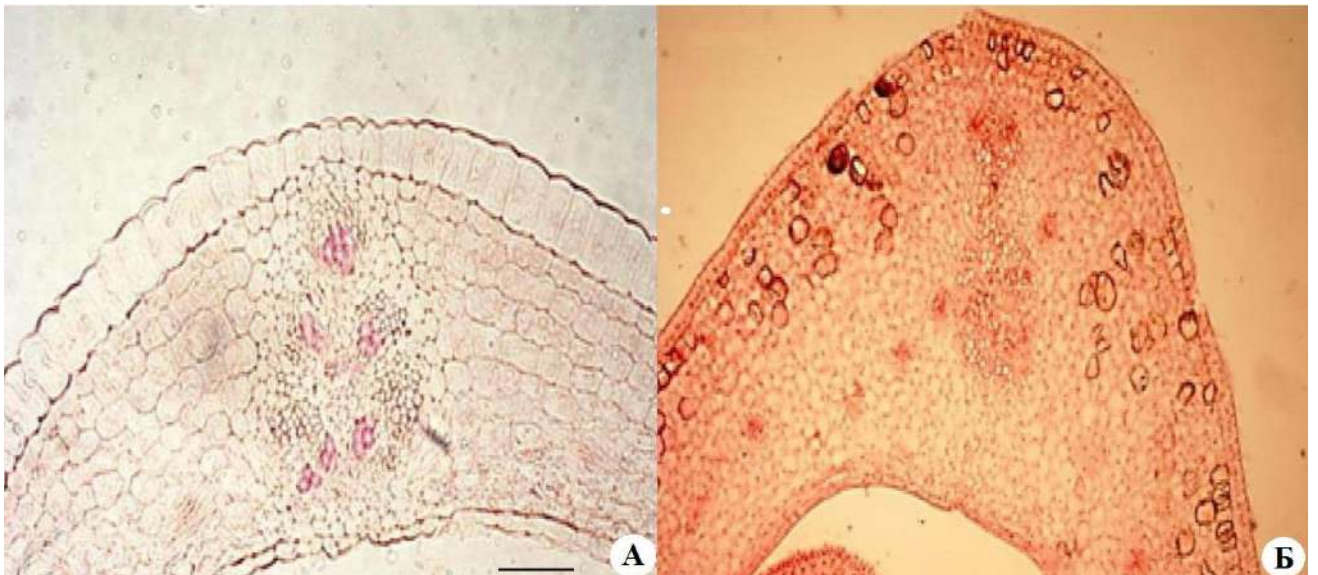


Рис. 3.25 Провідна система плоду *Iris sibirica* L.: дорзальна жилка (А), септальна жилка (Б). Лінійка 100 мкм.

3.3. Особливості генеративних структур

3.3.1. Розвиток стінки пиляка та чоловічого гамето фіта

Gladiolus imbricatus L.

Стінка пиляка *Gladiolus imbricatus* розвивається доцентрово. На ранніх стадіях розвитку квітки (довжина бутона 8 мм) клітини екзотеція, ендотеція та серединного шару майже однакові. А вже на стадії формування діад в бутоні (при 10 мм завдовжки) у стінці пиляка диференціюються ендотецій та серединний шар. В бутоні 15-18 мм завдовжки, стінка сформованого пиляка складається з диференційованих екзотеція, ендотеція, серединного шару і тапетума. Екзотецій складається з одного шару сплосчених видовжених слабковакуолізованих клітин. Ендотецій багат шаровий, складається з ізодіаметричних, сильно вакуолізованих клітин з фіброзними потовщеннями клітинних оболонок, які розвиваються на внутрішніх тангентальних клітинних стінках та розташовані в поперечній площині до екзотецію. В зоні в'язальця ендотецій багат шаровий, а в стінці гнізд пиляка – 1-шаровий. На стадії діад ендотецій 4-шаровий, а в сформованому пиляку – 6-шаровий.

Серединних шарів 1-2, вони сформовані дрібними слабковакуолізованими клітинами (рис. 3.30).

Тапетум *Gladiolus imbricatus* секреторного типу, утворений двохядерними клітинами. Клітини тапетума руйнуються після повного розвитку стінки пиляка. Зовні клітини вкриті тапетальною мембраною, яка зберігається до стадії утворення тетрад мікроспор. Пізніше формується вторинна оболонка клітини, яка на внутрішній тангентальній стороні має орбікули.

Стінка зрілого пиляка перед розкриванням зменшується у товщині вдвічі – до 100 мкм.

Розміри пилкових зерен *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L.

Вид	mean
<i>Gladiolus imbricatus</i> L.	71,5±15,3
<i>Iris sibirica</i> L.	80,6±6,8

Археспорій диференціюється в той час, коли бутони сховані в брунці відновлення, тому для нашого дослідження не збирались, щоб уникнути ушкодження точки росту генеративного пагона.

Мікроспороцит має велике ядро і щільну цитоплазму на стадії довжини бутону 10 мм (рис. 3.27 А). У *Gladiolus imbricatus* формування мікроспор проходить за сукцесивним типом (рис. 3.26). Після першого мейотичного поділу, який відбувається на початку квітня, в бутоні завдовжки 12 мм формується діада (рис. 3.27 Б). В кінці квітня, після другого поділу, в бутоні завдовжки 15 мм формується тетрада мікроспор. Тетрада мікроспор оточена щільною калозною оболонкою (рис. 3.27 В). За літературними даними (Соколовская и др., 1990) в родині Iridaceae тетради бувають: тетраїдальні, хрестоподібні, Т-подібні, ізобілатеральні. Ми виявили тетради тетраїдальні та ізобілатеральні (рис. 3.28).

Зріле пилкове зерно двохклітинне, велике (51-100 мкм) (рис. 3.29). Екваторіальний і полярний розмір пилкового зерна однакові, в середньому становлять 71,5 мкм (табл. 3.5). За формою пилкове зерно сфероїдальне, округло-еліпсоподібне, жовте, середнє, діафрагма з однією борозною. Сухе пилкове зерно має форму човна.

Отже, розвиток стінки пиляка у *Gladiolus imbricatus* відбувається за складною варіацією доцентрового типу (Батыгина, 1994). З первинного паріетального шару стінки пиляка утворюються тапетум та серединний шар, який дає початок серединним шарам. Зовнішній серединний шар дає початок

ендотецію, а внутрішній шар – трофічній тканині серединного шару. Тапетум секреторного типу.

Розвиток пилкового зерна відбувається за Triglochin-типом: спочатку відбувається поділ в мікроспорі і вже потім вона збільшується в розмірі. Отримані нами дані співпадають з даними для родини Iridaceae, в яких загальна характеристика розвитку стінки пиляка подана лише для *Gladiolus × hybridus* (Соколовская и др., 1990).

***Iris sibirica* L.**

Розвиток чоловічого гаметофіту і стінки пиляка відбувається в брунці відновлення, яка схована на кореневищі в пазухах листків. На стадії бутону завдовжки 1,5 см тичинки мають довжину 1 см, пиляки – 1 см, із збільшенням розмірів бутону збільшується лише довжина тичинкової нитки. Стінка сформованого пиляка складається з екзотеція, ендотеція, серединного шару і тапетума завтовшки 200 мкм (рис.3.30 В, Г). Екзотецій складається з одного шару сплосчених слабковакуолізованих клітин (рис. 3.30 В). Ендотецій багат шаровий, складається з 7 шарів ізодіаметричних, сильно вакуолізованих клітин. В зоні в'язальця ендотецій багат шаровий фіброзний. Фіброзні потовщення виражені тільки в горизонтальній площині (рис. 3.30 Б). Серединних шарів – 1-2, сформованих дрібними слабковакуолізованими клітинами (рис. 3.30 В).

Тапетум секреторного типу. Клітини тапетума руйнуються після повного розвитку стінки пиляка. Стінка зрілого пиляка перед розкриванням зменшується в товщині вдвічі до 100 мкм.

На стадії бутону *Iris sibirica* з нерозвиненою оцвітиною, в пиляках завдовжки 9 мм вже сформовані пилкові зерна. Зріле пилкове зерно двохклітинне, велике (51-100 мкм). Екваторіальний і полярний розмір пилкового зерна однакові, в середньому 80,6 мкм (табл. 3.5). За формою пилкове зерно сфероїдальне округло-кулясте з великою кількістю олії на екзині (рис. 3.29 Б). Сухе пилкове зерно у формі човна.

3.3.2. Розвиток насінного зачатка і жіночого гаметофіта.

Gladiolus imbricatus L.

Насінний зачаток *Gladiolus imbricatus* завдовжки 2500 мкм і завширшки 1200 мкм – анатропний, красинуцелятний, бітегмальний (рис. 3.31 А). Зовнішній інтегумент багат шаровий, внутрішній – двошаровий. Зовнішній інтегумент має шар епідермальних клітин кубічної сосочкоподібної форми. Паренхіма зовнішнього інтегументу 5-11-шарова з ізодіаметричних клітин, внутрішня епідерма зовнішнього інтегументу дрібноклітинна. Внутрішній інтегумент 2-шаровий, має кубічні клітини з тангентально потовщеними стінками (рис. 3.31 Б). Мікропіле формується внутрішнім інтегументом (рис. 3.31 Б). Клітини, що формують мікропіле, мають щільну цитоплазму з ядра секреторного типу. Халаза не збільшена (типікохалаза). Постамент і подіум в халазі виражені добре, постамент утворений дрібними клітинами (рис. 3.31 А).

Зародковий мішок завдовжки 2500 мкм і 1000 мкм завширшки – семиклітинний і восьмиядерний, видовжено-овальної форми. Центральна клітина округлої форми, має два полярні ядра.

Насінний зачаток *Gladiolus imbricatus* має фунікулярний обтуратор, який забезпечує проникнення пилкової трубки в насінний зачаток. Клітини фунікулярного обтуратора великі, видовжені, потовщені та мають щільну цитоплазму (рис. 3.32 В). У фунікулюсі є провідний пучок, що веде до гіпостазу (рис. 3.32 Г) (Скрипець, Одінцова, 2016).

В кінці травня у бруньці відновлення в субепідермальному шарі примордія насінного зачатка *Gladiolus imbricatus* закладається одноклітинний археспорій (рис. 3.32 А). Археспоріальна клітина після поділу утворює дві клітини: парієтальну та спорогенну (рис. 3.32 Б). Перша утворює двошарову парієтальну тканину, а друга – мегаспороцит, який утворюється в бутоні завдовжки 1-1,5 см (рис. 3.33 А). На початку червня в бутоні завдовжки 1,5-1,7 см, після мейозу, в мегаспороциті формується лінійна діада мегаспор (рис. 3.33 Б). З лінійної діади

розвивається тетрада (рис. 3.33 В). В середині червня в бутоні завдовжки 2-2,5 см формується зародковий мішок Polygonum – типу (рис. 3.33).

Iris sibirica L.

Насінний зачаток *Iris sibirica*, завдовжки 1500 мкм і завширшки 1000 мкм, – анатропний, красинучелятний, бітегмальний (рис. 3.34 А). Зовнішній інтегумент багат шаровий, внутрішній – двошаровий (рис. 3.34 Б). Зовнішній інтегумент має ряд епідермальних клітин кубічної форми. Паренхіму зовнішнього інтегументу складають 4-8 шарів ізодіаметричних клітин (рис. 3.34 Б). Внутрішній інтегумент двошаровий, утворений сплещеними клітинами з великим ядром. (рис. 3.34 Б).

Мікропіле формується внутрішнім інтегументом та утворене секреторними потовщеними клітинами. Гіпостаза утворена дрібними клітинами. Халаза має постамент і подіум, не збільшена (типікохалаза).

Зародковий мішок семиклітинний і восьмиядерний округлої форми. Центральна клітина овальна.

Насінний зачаток *Iris sibirica* має фунікулярний обтуратор, який утворений великими та сильно видовженими клітинами. Провідний пучок проходить до халази.

В кінці квітня в бутоні *Iris sibirica* (довжина 0,5-0,8 см), в насінних зачатках, археспоріальна клітина утворює паріетальну клітину і мегаспороцит (рис. 3.35 А). В середині травня в бутоні (довжина 1,5-2 см) розвивається лінійна тетрада мегаспор (рис. 3.35 Б). В кінці травня розвивається зародковий мішок Polygonum-типу (рис. 3.36).

Таким чином, дані нашого дослідження співпадають з літературними даними, що стосуються *Gladiolus*×*hybridus* та *Iris sibirica* (Дорофеева, 2013; Дорофеева, Глухова, 2012; Дорофеева и др., 2011, 2012, 2013; Оганезова, 1997; Соколовская и др., 1990), зокрема будова насінного зачатка, тип розвитку зародкового мішка. Окрім цього нами вперше було виявлено, що розвиток стінки пиляка в *Gladiolus*

imbricatus відбувається в бутоні, а в *Iris sibirica* – в бруньці відновлення (табл. 3.6).

Вперше нами було з'ясована будова пиляка та розвиток чоловічого гаметофіту в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*.

Вперше описано розвиток насінного зачатку і жіночого гаметофіту *Gladiolus imbricatus*. З'ясовані спільні та відмінні ознаки розвитку жіночого та чоловічого гаметофіту *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*

Таблиця 3.6

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

Ознаки	<i>Gladiolus imbricatus</i> L.	<i>Iris sibirica</i> L.
Чоловіча сфера		
Розвиток стінки пиляка відбувається	в бутоні	в бруньці відновлення
Тип формування стінки мікроспорангію	доцентровий	не досліджено
Число шарів в 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 пилок зерен	2-клітинні	
Жіноча сфера		
Кількість насінних зачатків у зав'язі	29-55	75-101
Тип насінного зачатка	анатропний, красинуцелятний, бітегмальний	
Розміри насінного зачатка в квітці, мкм	довжина	2500
	ширина	1200
Кількість шарів зовнішнього інтегументу	5-11	4-8
Кількість шарів внутрішнього інтегументу	2	
Мікропіле	видовжене	вкорочене
Тип розвитку зародкового мішка	Polygonum – тип	
Форма зародкового мішка	овальний видовжений	округлий
Нуцелярний ковпачок	відсутній	1-2 шаровий
Специфічні структури насінного зачатка	фунікулярний obturator	



Рис. 3.26 Етапи розвитку стінки мікроспорангію *Gladiolus imbricatus* L. на різних стадіях: **А** – формування клітинних шарів; **Б** – на стадії діад; **В** – стінка сформованого мікроспорангію. Лінійка 50 мкм

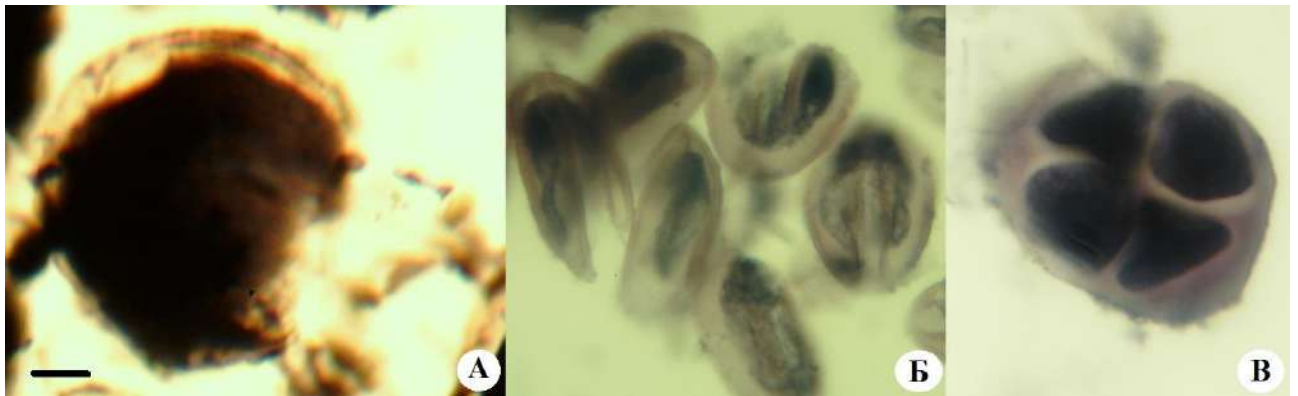


Рис. 3.27 Мікроспорогенез *Gladiolus imbricatus* L. (**А** – мікроспороцит, **Б** – діади, **В** – тетради мікроспор). Лінійка 50 мкм



Рис. 3.28 Типи тетрад *Gladiolus imbricatus* L.: **А** – тетрадіальна, **Б** – ізобілатеральна. Лінійка 50 мкм

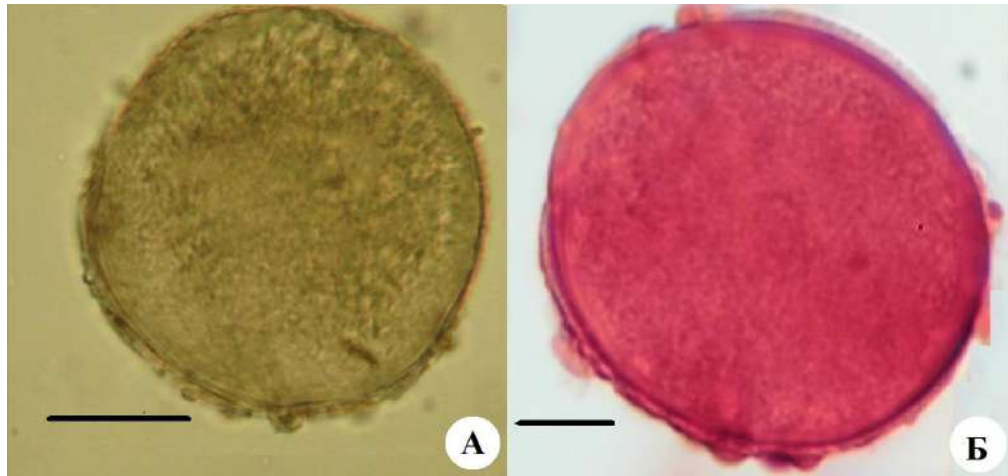


Рис. 3.29 Пилкове зерно *Gladiolus imbricatus* L. (А), *Iris sibirica* L. (Б).

Лінійка 50 мкм

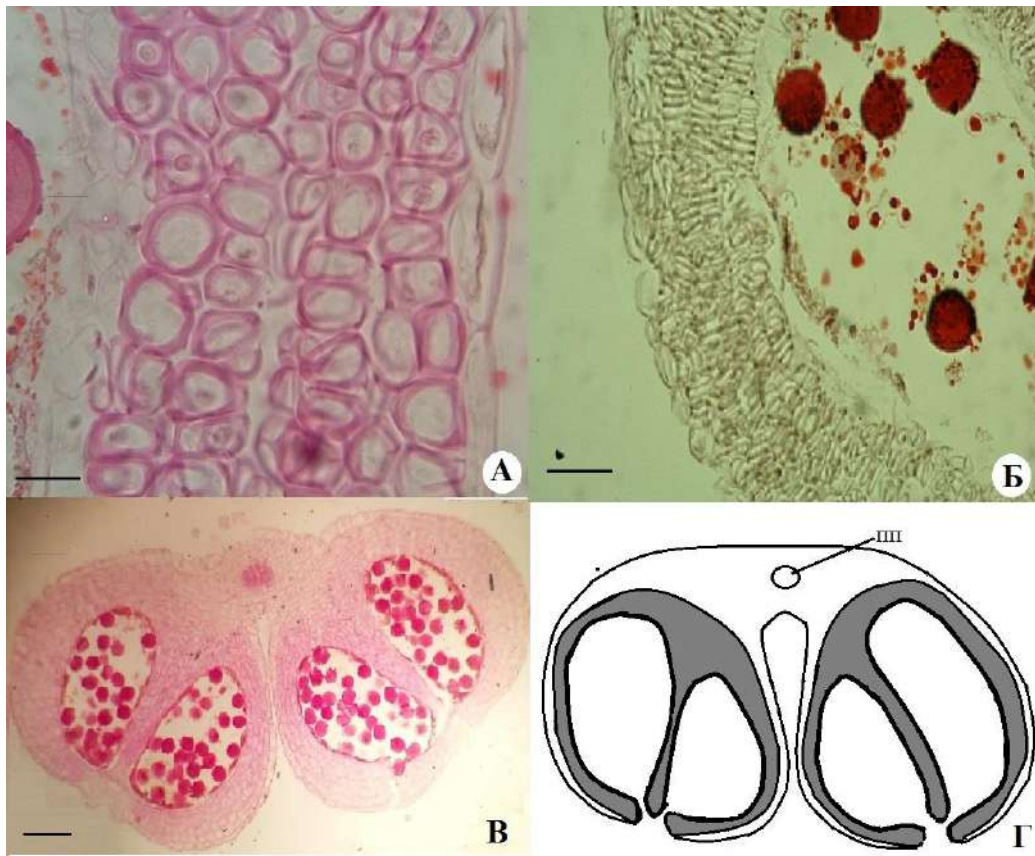


Рис. 3.30 Мікроспорангій *Iris sibirica* L.: А – стінка сформованого мікроспорангію, Б – фіброзні потовщення стінки пиляка, В – поперечний переріз через пиляк, Г – схема поперечного перерізу через пиляк на стадії відкритих тек (сірим позначені фіброзні потовщення, пп-провідний пучок). Лінійка: А, Б – 50 мкм, В – 100 мкм

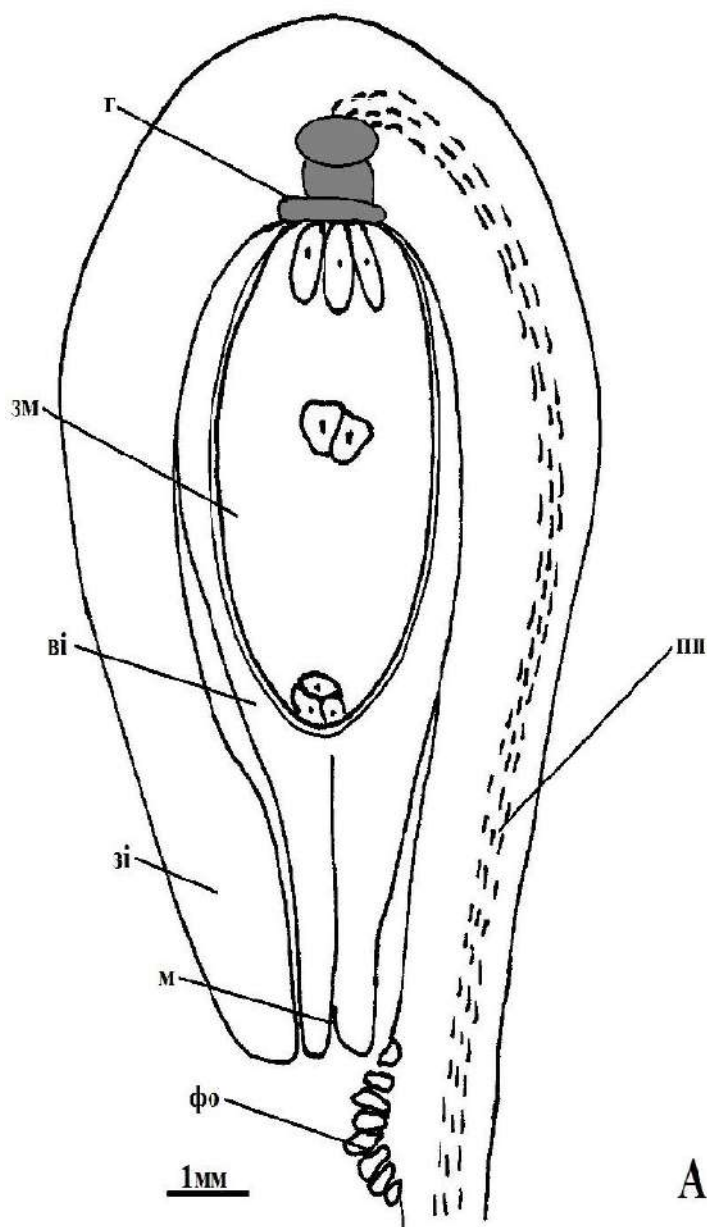


Рис. 3.31 Схема (А) та зрілий насінний зачаток (Б) *Gladiolus imbricatus* L.:
 пп – провідний пучок, фо – фолікулярний обтуратор, м – мікропіле, зі – зовнішній
 інтегумент, ві – внутрішній інтегумент, зм – зародковий мішок. Лінійка 50 мкм.

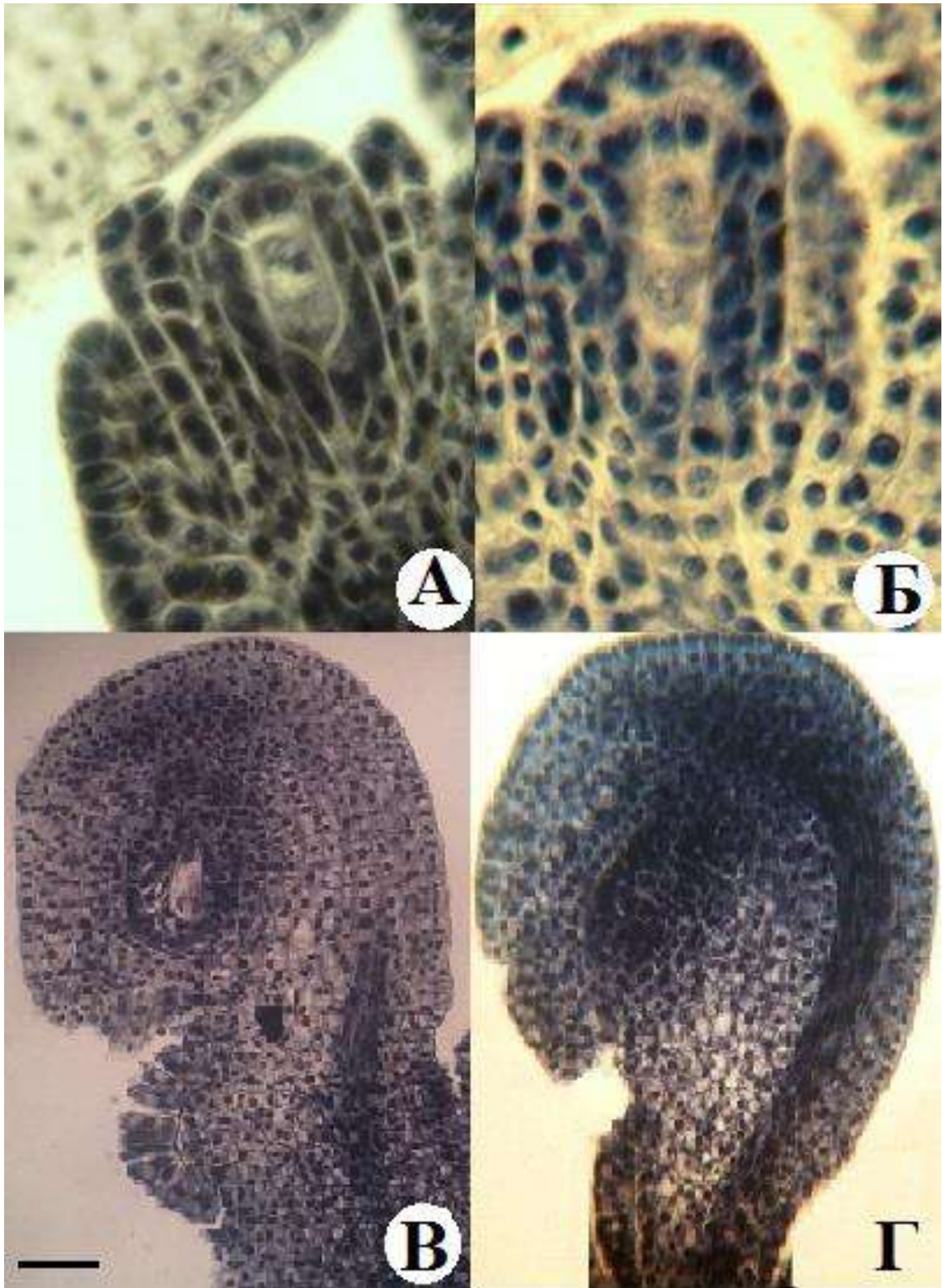


Рис. 3.32 Насінний зачаток *Gladiolus imbricatus* L. на стадії: А – мегаспороцита, Б – 2-ядерного моноспоричного зародкового мішка; В – фунікулярний обтюратор та Г – провідний пучок на стадії розвитку зародкового мішка. Лінійка 50 мкм.

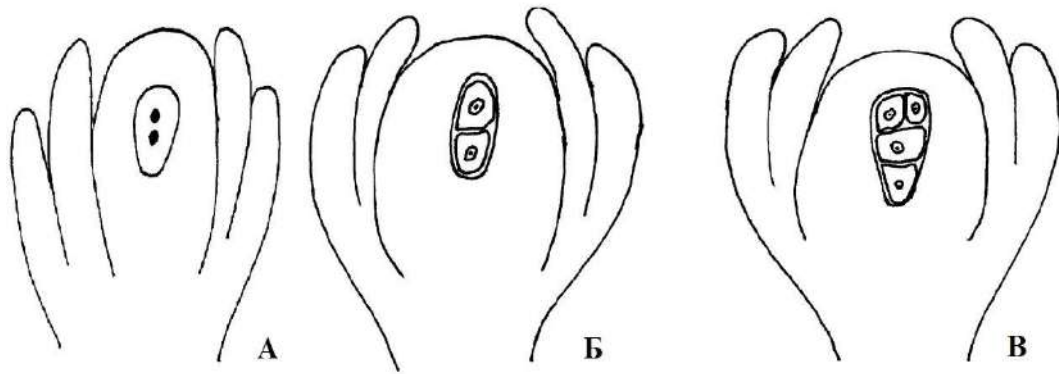


Рис. 3.33 Схема розвитку мегаспорангію *Gladiolus imbricatus* L.:
А – мегаспороцит, **Б** – діада мегаспор, **В** – Т-подібна тетрада мегаспор

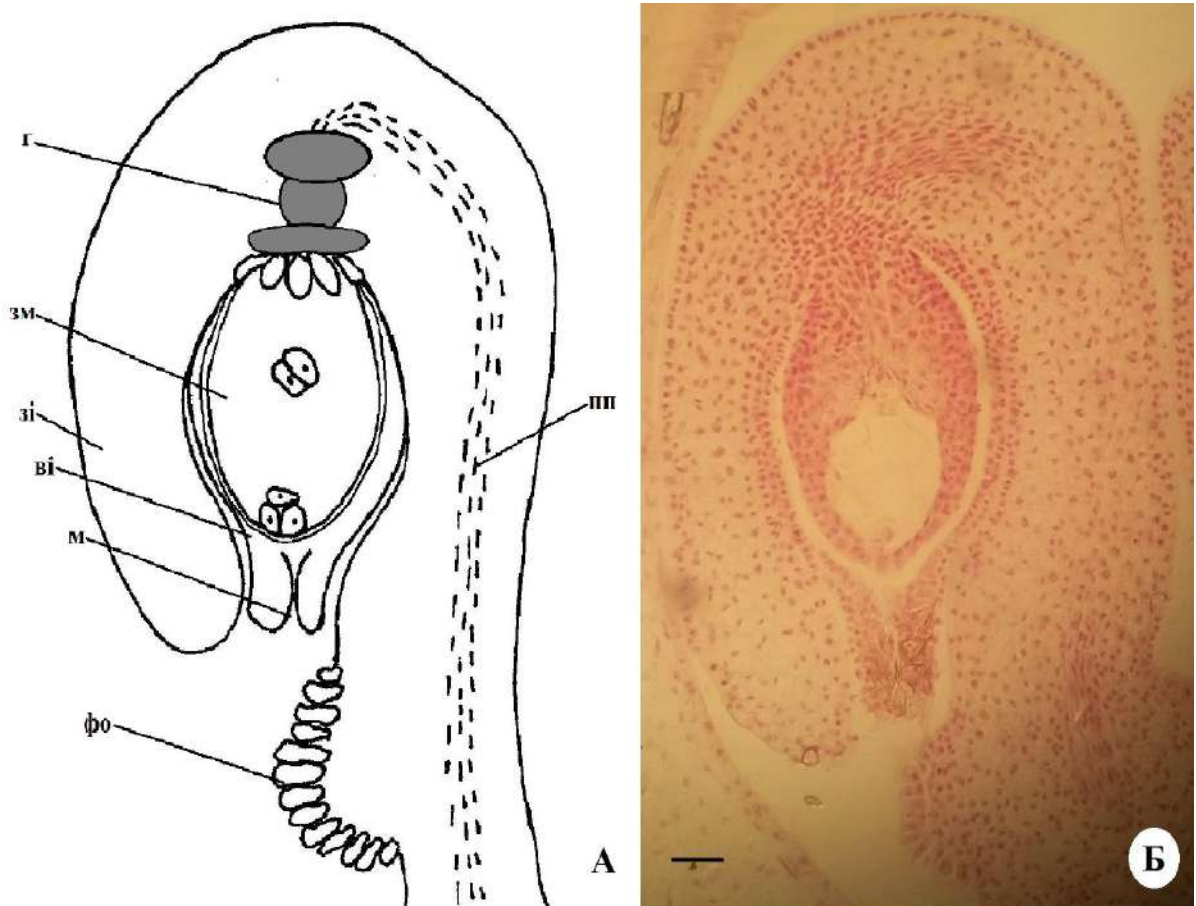


Рис. 3.34 Схема (А) та зрілий насінний зачаток (Б) *Iris sibirica* L.: пп – провідний пучок, фо – фолікулярний обтуратор, м – мікропіле, зі – зовнішній інтегумент, ві – внутрішній інтегумент, зм – зародковий мішок. Лінійка 50 мкм.

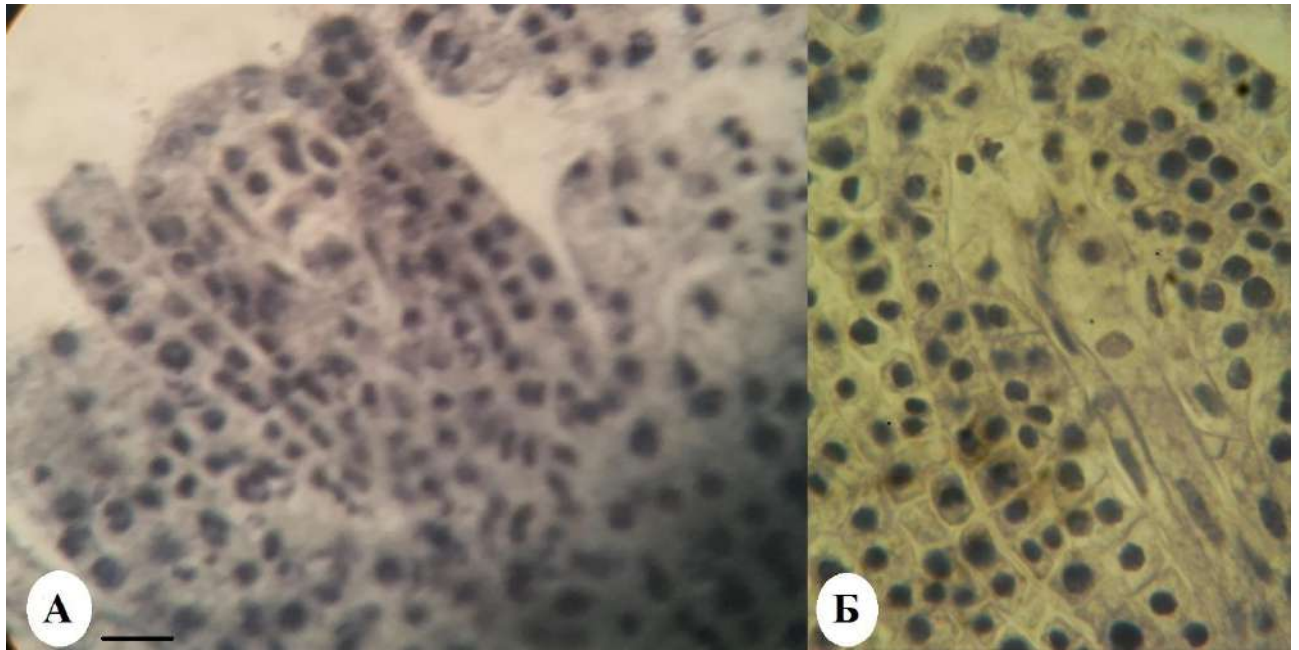


Рис. 3.35 Фрагмент насінного зачатка *Iris sibirica* L. на стадії: **А** – мегаспороцита, **Б** – 4-ядерного моноспоричного зародкового мішка. Лінійка 50 мкм

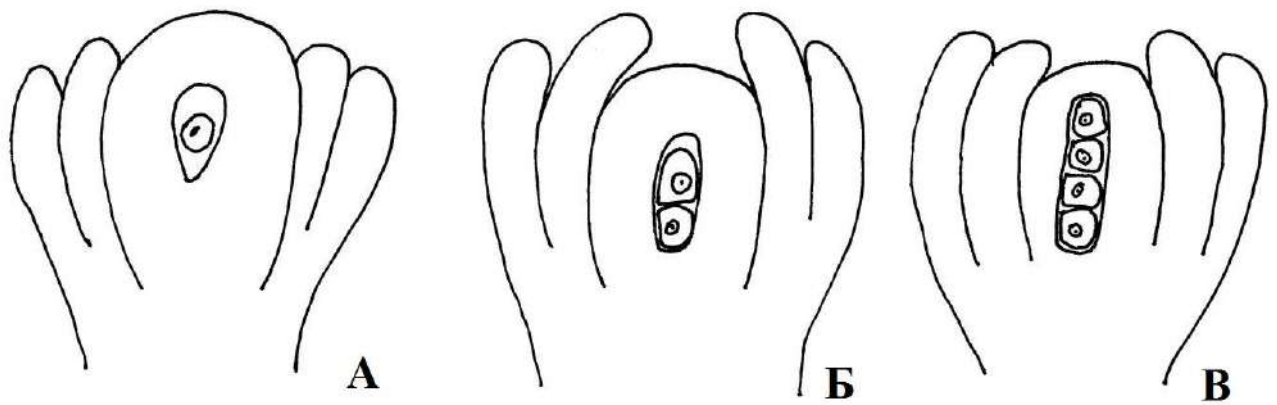


Рис. 3.36 Схема розвитку мегаспорангію *Iris sibirica* L.: **А** – мегаспороцит, **Б** – діада мегаспор, **В** – лінійна тетрада мегаспор

3.4. Антекологічний етап репродуктивного циклу

Gladiolus imbricatus L.

Gladiolus imbricatus цвіте в кінці червня при середньодобовій температурі $+10^{\circ} - +20^{\circ}\text{C}$. За періодом цвітіння цей вид є літньоквітучим. Фаза цвітіння в популяції триває близько 4 тижнів (12.06.2014 – 14.07.2014). Остання (верхня) квітка в суцвітті у 70 % особин не розкривається, її оцвітина редукована, а загальні розміри значно менші від звичайних. Масове цвітіння триває 10-15 днів в середині фази цвітіння популяції. В цей період у суцвітті спостерігали на різних стадіях дозрівання 1-2 плоди, утворені з перших квіток.

У досліджених популяціях особини містять суцвіття, що складаються в середньому з 11 квіток (8-14) квіток. Період цвітіння одного 11-квіткового суцвіття визначили як середньоквітучий, з тривалістю 10 днів. Одночасно можуть цвісти 4-5 квіток в суцвітті, які розкриваються одна за одною, знизу ввверх. Цвітіння квітки триває три доби, на четверту добу квітка в'яне. Згідно з класифікацією квіток В.М. Голубєва і Ю.С. Волокітіна (Голубєв, Волокітин, 1986 а), *Gladiolus imbricatus* належить до групи довгоквітучих рослин, період цвітіння квітки в яких три і більше дні.

Квітка *Gladiolus imbricatus* розкривається в суху погоду близько 6 год. ранку. Розкривання починається з відхилення нижніх зовнішніх листочків оцвітини з вказівниками нектару. У першу добу цвітіння стовпчик і тичинки щільно притиснуті до верхнього зовнішнього листочка оцвітини, стовпчик у довжину досягає до половини довжини пиляків, а стилодії відігнуті догори і сильно притиснуті до себе, так що приймочки не експонуються (рис. 3.37 А,Г). Пиляки у цей день розкриваються двома поздовжніми щілинами, через які видно велику кількість пилку, який експонується назовні з пиляка. Пилок клейкий і не випадає з пиляка, а залишається міцно приліпленим до його стінки. Комахи, які відвідують квітку в перший день її цвітіння, не торкаються приймочок і не вповзають углиб

квітки до квіткової трубки, а збирають пилок з пиляків, внаслідок чого рясно обмащуються пилковими зернами. На ніч квітка не закривається, а в дощову погоду квітки є напіврозкриті.

На другу добу цвітіння стовпчик видовжується і досягає довжини тичинок. До 18-20 год. вечора стилодії звисають над пиляками і дещо від'єднуються один від одного, так що приймочки звільняються (рис. 3.37 Б, Д). В цей час комахи відвідують квітку задля поживи нектаром, що виділяється септальними нектарниками з отворів в основі стовпчика і накопичується у нижній частині квіткової трубки. У цю добу стає можливим перенесення пилку на приймочку, оскільки і пиляки, і приймочки зверху контактують з тілом комахи-запилювача під час відвідування квітки.

На третю добу цвітіння стовпчик ще більше видовжується і нахилиється до пиляків, а стилодії розміщуються між пиляками (рис. 3.37 В, Е). Теки пиляків розкриваються повністю, а пилок стає менш клейким, так що може висипатися на сприймаючу поверхню приймочки. У третю добу цвітіння в *Gladiolus imbricatus* є можливим процес самозапилення в межах квітки (автогенії) у результаті контакту пиляків і приймочок (контактофілія), або осипання пилку на приймочки (барофілія). Внаслідок коливання вітром генеративних пагонів є можливою анемофілія, оскільки сухий пилок легко висипається з пиляків і може потрапити на приймочки цієї або сусідніх квіток. На четверту добу близько 14 год. квітка починає в'янути. Повне в'янення квітки відбувається о 21-22 год. Бджоли відвідують квітку на другий і третій день цвітіння задля нектару, але припиняють відвідування на четвертий день (рис. 3.38) (Скрипець, Одінцева, 2014).

За літературним даними (Goldblatt, 2001), для видів роду *Gladiolus* притаманна фізіологічна самонесумісність, тому ефективність ідіогенного запилення (автогенії та гейтоногенії) вимагає окремого дослідження для з'ясування його значення у системі репродукції *Gladiolus imbricatus*. Для цього ми здійснили експериментальне дослідження ефективності різних типів запилення. Запилюючи квітки *Gladiolus imbricatus* автогенним пилом, у перший день

цвітіння ми не виявили пророслих пилкових зерен на приймочці протягом всього періоду дослідження (від 5 хв. до 24 год.) (рис. 3.39 А).

Таблиця 3.7

Проростання автогенного і ксеногенного пилку після штучного запилення на приймочці в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*

Інтервал від початку запилення	Запилення автогенним пилком в 1-й день цвітіння		Запилення ксеногенним пилком в 1-й день цвітіння	
	<i>Gladiolus imbricatus</i>	<i>Iris sibirica</i>	<i>Gladiolus imbricatus</i>	<i>Iris sibirica</i>
5 хв.	–	–	–	–
15 хв.	–	–	–	–
30 хв.	–	–	+	–
1 год.	–	–	+	–
3 год.	–	–	+	+
6 год.	–	–	+	+
12 год.	–	–	+	+
24 год.	–	–	+	+
	Запилення автогенним пилком в останній день цвітіння		Не досліджували	Не досліджували
6 год.	+	–	Не досліджували	Не досліджували

Примітка: (+) – наявність пророслих пилкових зерен на приймочці;
(–) – відсутність пророслих пилкових зерен на приймочці.

При запиленні ксеногенним пилком в перший день цвітіння, у *Gladiolus imbricatus*, через 30 хв. після запилення, спостерігалось початкове проростання пилку і поява поодиноких коротких пилкових трубок (табл. 3.7; рис. 3.39 Б). Аналогічне дослідження здійснювали в останній день цвітіння квітки (рис. 3.39 В). Квітки *Gladiolus imbricatus* запилювали автогенним пилком на третій день цвітіння (після полудня) і через 6 год. спостерігали велику кількість пророслих пилкових зерен з великою довжиною пилкових трубок.

Довжина пилоквих трубок на приймочці після штучного запилення *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*

Інтервал від початку запилення	Довжина пилоквих трубок, мкм					
	<i>Gladiolus imbricatus</i>			<i>Iris sibirica</i>		
	Mean	min	max	mean	min	max
5 хв.	-	-	-	-	-	-
15 хв.	-	-	-	-	-	-
30 хв.	18	10	20	-	-	-
1 год.	44	40	60	-	-	-
3 год.	88	60	120	14	10	20
6 год.	176	140	200	100	80	120
12 год.	360	340	380	352	320	380
24 год.	480	380	560	568	480	640

Проростання пилку на приймочці *Gladiolus imbricatus* в перший день цвітіння не спостерігалось при штучному запиленні автогенним пилком та відбувалось при запиленні ксеногенним пилком. Запилення автогенним пилком в останній день цвітіння призводило до росту пилоквих трубок в *Gladiolus imbricatus* при штучному та природному запиленнях (табл. 3.7). Після ксеногенного перенесення пилку ми спостерігали досить інтенсивний ріст пилоквих трубок (табл. 3.8; рис. 3.40).

Другою частиною експерименту було дослідження проростання пилку після природного запилення в емаскульованих та інтактних квітках, в яких різними способами запобігалось гейтоногенному запиленню. Не ізольовані емаскульовані квітки *Gladiolus imbricatus* в перший день цвітіння мали пилові зерна на приймочці, що свідчить про рецептивний стан приймочки. Проте в останній день цвітіння на приймочці виявлена велика кількість пилку з довгими пиловими трубками (рис. 3.39 А). Тому можна стверджувати, що квітки *Gladiolus imbricatus* протягом періоду цвітіння інтенсивно відвідують комахи і забезпечують природне запилення ксеногенним пилком шляхом ентомофілії. Ізольовані квітки *Gladiolus*

imbricatus з пиляками 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 (автогенії) шляхом контактофілії в межах квітки наприкінці цвітіння (табл. 3.9) (Скрипець, Одінцева, 2017).

Таблиця 3.9

Проростання автогенного і ксеногенного пилку після природного запилення на приймочці в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*

Інтервал від початку запилення	<i>Gladiolus imbricatus</i>	<i>Iris sibirica</i>
Запилення ксеногенним пилком (не ізольовані емаскульовані квітки)		
Перший день цвітіння (вечір)	+	+
Останній день цвітіння	+	+
Запилення автогенним пилком (ізолювані квітки з пиляками)		
Перший день цвітіння	–	–
Останній день цвітіння	+	–

Примітка: (+) – наявність пророслих пилкових зерен на приймочці;
(–) – відсутність пророслих пилкових зерен на приймочці.

За нашими спостереженнями, квітку *Gladiolus imbricatus* відвідували лише бджоли *Apis mellifera* (рис. 3.38). Упродовж цвітіння запилювачі можуть відвідувати одну і ту саму квітку по декілька разів. Спочатку бджола відвідує нижню квітку суцвіття, а потім – усі наступні квітучі квітки у суцвітті, після чого перелітає на квітки сусідніх особин.

Виразником відношення чоловічого та жіночого репродуктивного успіху квітки є показник P/O (Pollen / Ovule index) – відношення кількості чоловічих і жіночих гамет, що продукуються однією квіткою (Нуралієв, 2012; Cruden, 1977). Вважається, що чим більшим є цей показник, тим краще рослина пристосована до ксеногамії, причому, максимальні значення показника виявляються в

анемофільних рослин, а мінімальні – у клейстогамних квітках. Наші дослідження показали, що в 1-ї квітці суцвіття кількість пилкових зерен і насінних зачатків є більшою на 22-23%, ніж у 14-ї квітці суцвіття (табл. 3.10), проте показник P/O у 1-ї і 14-ї квіток є майже однаковим (796 проти 787), незважаючи на те, що 14-ї квітці у суцвітті, як правило, не розкриваються і містять редуковану оцвітину. Фертильність (виповненість) пилку *Gladiolus imbricatus* становить 83,2% (рис. 3.41).

Таблиця 3.10

**Кількість пилкових зерен та насінних зачатків
у квітці *Gladiolus imbricatus* L.**

Порядок зацвітання квітці на генеративному пагоні	Кількість насінних зачатків у зав'язі	Кількість пилкових зерен у пиляку	Кількість пилкових зерен у квітці	Співвідношення кількості пилкових зерен та кількості насінних зачатків (P/O індекс)
1-а квітка	49 (44-55)	12 996	38 988	796
14-а квітка	38 (29-45)	9 976	29 928	787

Основним способом запилення *Gladiolus imbricatus* вважається мелітофілія – запилення бджолами (Нотов, Наумцев, 2003). Пристосуванням до мелітофілії в *Gladiolus imbricatus* є дзвоникоподібний функціональний тип квітці, наявність вказівників нектару, пропозиція пилку і нектару, а також крупні (51-100 μm) і поодинокі пилові зерна (Жигалова, Футорна, 2013). Наші дані підтверджують також можливість анемофілії та автофілії у *Gladiolus imbricatus* у другій половині цвітіння квітці.

Пристосуваннями до перехресного запилення в квіток *Gladiolus imbricatus* є протерандрія і геркогамія, що характерно в цілому для роду (Goldblatt et al., 1998). Проте геркогамія зникає наприкінці цвітіння, коли відбувається зближення пиляків і приймочок маточки, що призводить до контактофілії. Протерандрія

також не є абсолютною, оскільки не весь пилок висипається протягом чоловічої фази квітки, а залишається в пиляку. Тому автогенне запилення в *Gladiolus imbricatus* є високоімовірне у другій половині періоду цвітіння. З огляду на поєднання геркогамії і протерандрії, у *Gladiolus imbricatus* упродовж цвітіння квітки змінюються три фази цвітіння: 1) чоловіча з пропозицією пилку, 2) двостатева з пропозицією нектару (обидві з переважанням мелітофілії), 3) двостатева з переважанням автофілії.

Ми виявили, що згідно з концепцією динамічної антекології (Голубев, Волокитин 1986 б), для *Gladiolus imbricatus* можливе здійснення запилення на трьох рівнях організації репродуктивної системи виду: автогенне запилення (контактофілія або барофілія в межах квітки), гейтоногенне запилення в межах одного суцвіття (тобто між різними квітками в межах особини) та ксеногенне запилення між різними особинами (табл. 3.11). Останні два способи перенесення пилку здійснюються шляхом мелітофілії (або анемофілії, що потребує підтвердження). Ксеногенія можлива між сусідніми особинами в межах однієї популяції, оскільки інші локалітети *Gladiolus imbricatus*, у випадку з нашою пробною площею, відсепаровані лісовими масивами (Скрипець, Одінцева, 2014).

Таблиця 3.11

Способи запилення *Gladiolus imbricatus* L.

Спосіб запилення за джерелом пилку		Наявність у дослідженій популяції
ідіогенія	автогенія в межах квітки	+
	гейтоногенія в межах суцвіття	+
ксеногенія	ксеногенія в межах групи особин (сусідство)	+
	ксеногенія в межах популяції (між віддаленими групами особин)	–

Iris sibirica L.

Iris sibirica цвіте на початку травня при середньодобовій температурі +10 – +20⁰ С. За періодом цвітіння цей вид є пізньо-весняноквітучою рослиною. *Iris sibirica* має клональну структуру популяції, на одній особині-куртині може розвиватися від 1 до 30 і більше генеративних пагонів. Цвітіння популяції триває близько 4 тижнів. Масове цвітіння триває 5-7 днів в середині періоду цвітіння популяції. Період цвітіння одного п'ятиквіткового генеративного пагона визначили як середньоквітучий, тривалістю 10-12 днів. Генеративний пагін з меншою кількістю квіток має коротший період цвітіння, оскільки квітки розкриваються по чергово одна після одної. Проте одночасно можуть квітнути дві квітки на пагоні. Цвітіння квітки триває півтори доби (32 год.), що відповідає дводенноквітучим рослинам.

Відомо, що квітка *Iris sibirica* є типовим представником генеративного органа в роді *Iris*, яка складається з трьох окремих зигоморфних одиниць – мерантиїв, які вперше описав Г. Мюллер у 1888 році (Goldblatt et al., 2006). Кожен із трьох секторів квітки під час відвідування запилювача є подібним до двогубої квітки, наприклад, у роді *Salvia* (рис. 3.42 Б,В): пелюсткоподібна лопать стовпчика відповідає верхній губі, а листочок зовнішнього кола – нижній губі, яка функціонує як посадкова площадка для комах (Faegri, Van Der Pijl, 1979; Goldblatt et al., 1998; Westerkamp, 2007). Зокрема Н.А. Троїцкий (Троицкий, 1948) експериментальним методом підтвердив, що квітка *Iris sibirica* є одним цілісним функціональним органом. Тичинка з екстрозним пиляком розміщена під кожним із трьох дугоподібно зігнутих стилодіїв. На поперечному перерізі стилодія помітно, що в його центральній частині проходить напівзамкнутий зверху канал, який є продовженням гнізда зав'язі і слугує для росту пилкових трубок (рис. 3.42 А).

Квітка *Iris sibirica* розкривається в суху погоду близько 6 год. ранку. Розкривання квітки починається з відхилення зовнішніх листочків оцвітини з вертикального положення назовні. При цьому стилодії відхиляються також і

щільно притискаються до зовнішніх листочків оцвітини (рис. 3.42 А). Внутрішні листочки оцвітини залишаються прямостоячими і зберігають таке положення протягом усього періоду цвітіння. Тичинки прилягають зверху на зовнішні листочки оцвітини і своєю чергою вкриті стилодіями, так що проникнення комахи-запилувача до них неможливе. В цій фазі цвітіння починають по чергово розкриватися пиляки. Один пиляк розкривається близько 9-ї год. ранку, а в полудень одночасно – два інших пиляки. Спочатку розкривається одна тека пиляка і через годину – інша.

Квітка стає придатною до запилення близько 13 год. першого дня. Це відбувається завдяки тому, що протягом 3-4 год. тичинки піднімаються разом зі стилодіями і з кожного мерантія формується двогуба структура, в яку може заповзати комаха (рис. 3.42 Б). Тичинкові нитки дещо видовжуються під час цвітіння, так що пиляки наближаються до приймочки, але не досягають її. Пилок переноситься з пиляків на спинку запилювача, коли той вповзає у двогубий мерантії задля поживи нектаром, що накопичується у квітковій трубці. Приймочка в цю фазу цвітіння через деякий час відхиляється донизу і може торкатися спинки запилювача зверху. Оскільки приймочка розміщена далі від центру квітки, ніж тичинки, відкладання на ній пилку з тіла комахи відбувається при вповзанні комахи у квітку до того, як на неї відклався власний пилок. Під час вповзання комахи з квітки, приймочка притискається запилювачем рецептивною поверхнею до лопатей стилодія і самозапилення не відбувається. Пилок переноситься на приймочку під час відвідувань інших мерантіїв тієї самої або інших квіток (Goldblatt et al., 1998). Весь пилок до кінця першого дня висипається під час відвідування квітки комахами. На ніч квітка не закривається. На другий день близько 18 год. квітка починає в'янути. Повне в'янення квітки відбувається о 18-20 год. другого дня. В'янення квітки відбувається шляхом скручування зовнішніх листочків оцвітини до середини, таким чином, що приймочка торкається пиляків (рис. 3.43) (Скрипець, Одінцова, 2014).

Оскільки Н.А. Троїцкий (Троицкий, 1948) стверджував, що в *Iris sibirica* будова квітки все ж таки має пристосування до самозапилення, тож ми експериментальним методом вирішили з'ясувати ефективність проростання пилку на приймочці. Запилюючи квітки *Iris sibirica* автогенним пилком у перший день цвітіння, ми не виявили пророслих пилкових зерен на приймочці протягом всього періоду дослідження (від 5 хв. до 24 год.) (рис. 3.45 А). При запиленні ксеногенним пилком в перший день цвітіння, у *Iris sibirica* через 3 год. після запилення ми спостерігали початкове проростання пилку і появу поодиноких коротких пилкових трубок (рис. 3.45 Б). Аналогічне дослідження здійснювали в останній день цвітіння квітки. Квітки *Iris sibirica* запилювали автогенним пилком на другий день цвітіння (зранку), через 6 год. після запилення спостерігали пилкові зерна без пилкових трубок (рис. 3.45 В).

Таким чином, проростання пилку на приймочці *Iris sibirica* в перший день цвітіння не спостерігалось при штучному запиленні автогенним пилком та здійснювалось при запиленні ксеногенним пилком (табл. 3.7). Після ксеногенного перенесення пилку ми спостерігали досить інтенсивний ріст пилкових трубок (табл. 3.8; рис. 3.46).

Другою частиною експерименту було дослідження проростання пилку після природного запилення в емаскульованих та інтактних квітках, в яких різними способами запобігалось гейтоногенному запиленню. Не ізольовані емаскульовані квітки в перший день цвітіння *Iris sibirica* мали пилкові зерна на приймочці, що свідчить про рецептивний стан приймочки. В останній день цвітіння на приймочці виявлена велика кількість пилку з довгими пилковими трубками. Тому можна стверджувати, що квітки *Iris sibirica* протягом періоду цвітіння інтенсивно відвідують комахи і забезпечують природне запилення ксеногенним пилком шляхом ентомофілії. Пилок на приймочці ізольованої квітки *Iris sibirica* не був виявлений ні в перший, ні в останній день цвітіння, що означає відсутність механізму самозапилення (табл. 3.9) (Скрипець, Одінцева, 2017).

Комахи відвідують квітку лише задля поживи нектаром, що виділяється внутрішньою поверхнею квіткової трубки і не збирають пилок для харчування. Серед комах, які відвідували квітку *Iris sibirica*, ми спостерігали перетинчастокрилі *Apis mellifera* і *Bombus terrestris* та твердокрилі – *Variimorda villosa*, *Phyllopertha horticola*, *Lasius niger* та *Aromia moschata*.

Найбільш постійними запилювачами *Iris sibirica* є *Apis mellifera* та *Bombus bombus*. Бджоли відвідують квітку *Iris sibirica* з того часу, коли починають відкриватися пиляки. Спочатку бджола відвідує одну квітку (кожний мерантій квітки по чергово), а потім квітки сусідніх генеративних пагонів, що описано Н.А. Троїцким (Троицкий, 1948). Жуки під час відвідування обсипаються пилом і частіше можуть відвідувати тільки один мерантій квітки (рис. 3.44).

Мурахи *Formica fusca* відвідують квітку у першу фазу цвітіння, коли стилодій є притиснутий до листочка зовнішнього кола оцвітини. У цей час вони крадуть нектар, заповзаючи по квітконіжці у квіткову трубку, не торкаючись пиляків.

Комахи-запилювачі вповзають у двогубі мерантії лише у випадку, якщо раніше цю квітку не відвідували інші комахи, при цьому розпізнавання здійснюється при підльоті до квітки, очевидно за її запахом, оскільки колір оцвітини й стилодіїв після запилення не змінюється. У квітці, що раніше відвідувались комахами-запилювачами або мурахами, комахи не заповзають.

Пристосуваннями *Iris sibirica* до перехресного запилення (алогенії) є протерандрія та геркогамія, яка досягається віддаленим розміщенням пиляка і приймочки у мерантії, а також притисканням рецептивної поверхні приймочки під час вповзання комахи з квітки. Проте, пристосувальне значення протерандрії у першу фазу цвітіння нівелюється неможливістю винести пилок через замкнутість двогубої структури. Наші спостереження показали, що протерандрія в *Iris sibirica* не відіграє суттєвої ролі у системі запилення цього виду, оскільки розкривання пиляків у першу фазу цвітіння не супроводжується висипанням

пилку на запилювача, а цей процес починається практично одночасно з дозріванням приймочки.

За структурою квітки і таксономічним складом комах-запилювачів *Iris sibirica* є переважно і первинно мелітофільним видом, однак кантарофілія також можлива (Гринфельд, 1978). Окрім того, для *Iris sibirica* наводять експериментально підтверджену анемофілію, яка забезпечується наявністю дрібного і сухого пилку (Чугаєва, 2006), однак ці дані вимагають перевірки.

За даними Бурової Е.А. (Бурова, 1970), *Iris sibirica* в несприятливу погоду здатний до самозапилення в межах мерантія, але у наших дослідженнях контактне самозапилення не відбувалося навіть у дощову погоду, оскільки пиляки і приймочка ніколи не контактували.

Для забезпечення кожного способу запилення і типу схрещування необхідна певна кількість і співвідношення чоловічих і жіночих гамет, яке буде виправдано з точки зору економії ресурсів. Проведені нами обрахунки дозволили отримати значення Р/О-індекса для першої і п'ятої квіток генеративного пагона *Iris sibirica* (табл. 3.12). З'ясувалось, що показники як чоловічого, так і жіночого репродуктивного успіху були меншими у квіток п'ятого порядку, так само як і Р/О-індекс.

Таблиця 3.12

Кількість пилкових зерен та насінних зачатків у квітці *Iris sibirica* L.

Порядок зацвітання квітки на генеративному пагоні	Кількість насінних зачатків у зав'язі	Кількість пилкових зерен у пиляку	Кількість пилкових зерен у квітці	Співвідношення пилкових зерен і насінних зачатків (Р/О показник)
Перша квітка	96 (93-101)	16555	49664	517
П'ята квітка	81 (75-88)	9132	27396	338

Дослідження R. Szöllősi та співавторів (Szöllősi et al., 2010) показали, що кількість життєздатного пилку не є лімітуючим фактором для насінневого

відтворення *Iris sibirica*. За даними угорських колег (Szöllösi et al., 2010), кількість пилку в одній квітці становить 51 000, а в одному пиляку – 17 000, незалежно від розміщення квітки у суцвітті. Проте наші дослідження показують, що в першій квітці пилку є майже удвічі більше, ніж у п'ятій квітці цього ж суцвіття. За даними R. Szöllösi (Szöllösi et al., 2010), P/O-індекс з порядком зацвітання квіток збільшується від 580 до 960. Проте, за нашими даними, він зменшується від 517 до 338 (табл. 3.12).

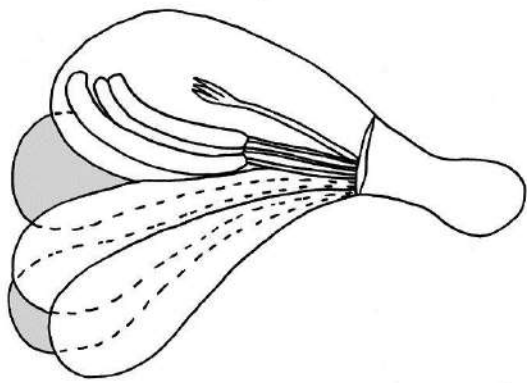
За сукупністю проведених спостережень та на підставі аналізу структурно-функціональних рівнів організації репродуктивної системи виду, ми визначили, що для дослідженої популяції *Iris sibirica* притаманні сім рівнів можливого перенесення пилку на приймочку маточки (табл. 3.13). При цьому гейтоногенне перенесення пилку в межах суцвіття та генеративного пагона мало ймовірно через те, що одночасно цвіте, як правило, лише одна квітка. Ксеногенія можлива лише між сусідніми особинами (або клонами) в межах одного локалітету, оскільки інші відомі оселища віддалені лісовими масивами і значною відстанню (Скрипець, Одінцова, 2014).

Таблиця 3.13

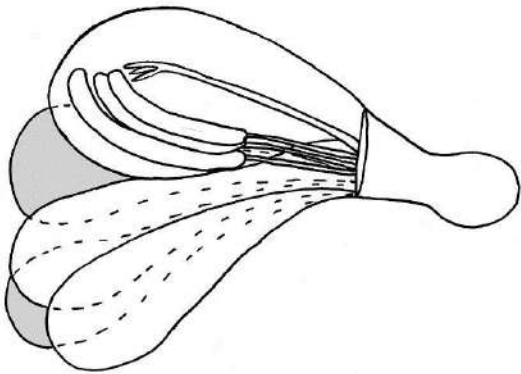
Функціонально допустимі особи запилення *Iris sibirica* L.

Спосіб запилення за джерелом пилку		Наявність у дослідженій популяції
ідіогенія	автогенія в межах мерантия	не спостерігалась
	автогенія в межах квітки, між різними мерантиями	+
	гейтоногенія в межах суцвіття	–
	гейтоногенія в межах генеративного пагона	
	гейтоногенія в межах особини (клону)	
ксеногенія	ксеногенія в межах групи особин (9 генеративних особин)	+
	ксеногенія в межах популяції (між віддаленими групами особин)	–

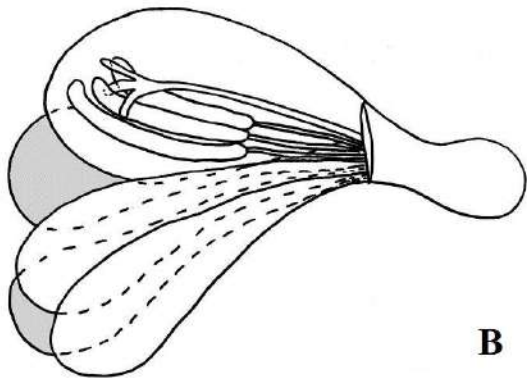
У результаті дослідження ми встановили, що для *Iris sibirica* характерне ідіогенно-ксеногенне запилення. Цікавою особливістю системи запилення цього виду є одноразовість відвідування квітки запилювачами. Як наслідок, кожна квітка (або мерантій) може слугувати або лише донором пилку (якщо відвідування відбулося в чоловічу фазу цвітіння, що мало ймовірно через закритий стан мерантія), або донором та акцептором пилку одночасно, якщо відвідування відбулося у другій фазі цвітіння комахою, що несла алогенний пилок.



А



Б



В

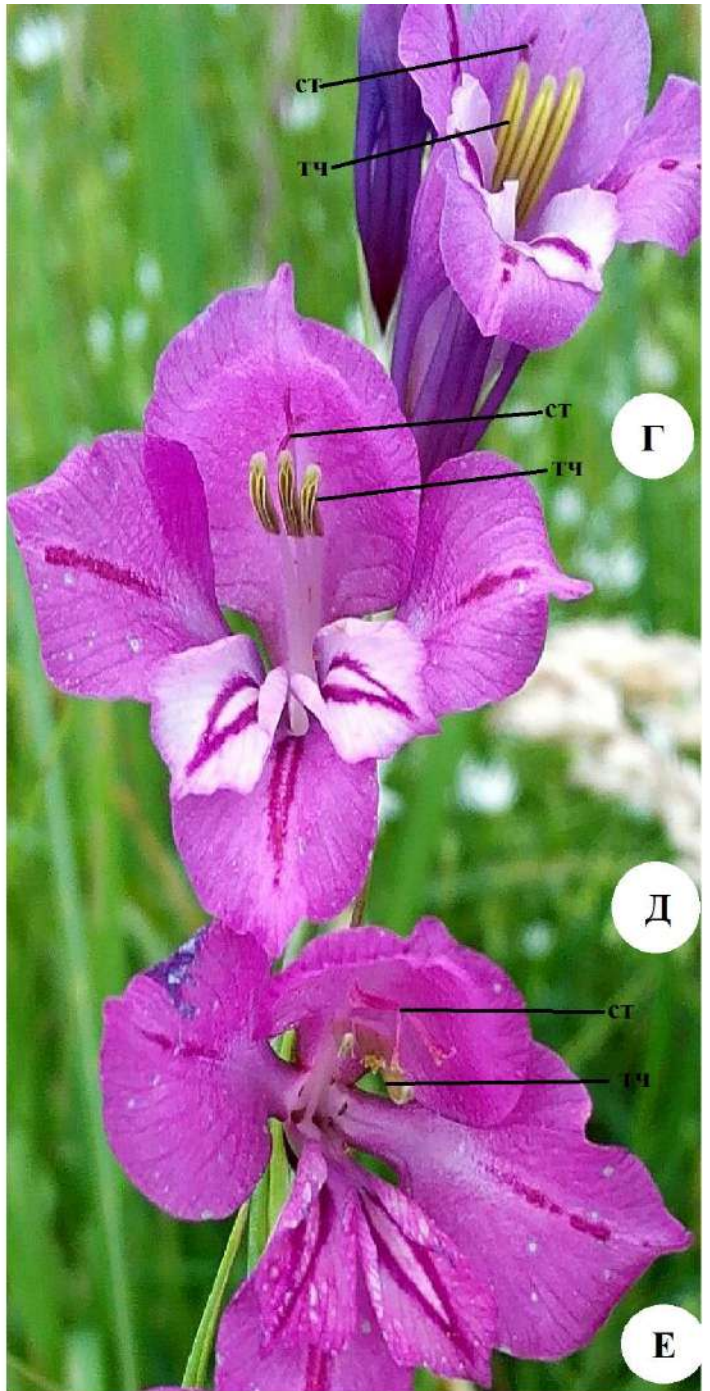


Рис. 3.37 Взаєморозміщення пиляків і приймочки протягом цвітіння квітки *Gladiolus imbricatus* L. (на схемі один зовнішній листочок оцвітини видалений (А, Б, В): А, Г – перший день; Б, Д – другий день; В, Е – третій день цвітіння: ст – стовпчик, тч – тичинка



Рис. 3.38 Мелітофілія в *Gladiolus imbricatus* L. (стрілкою позначено редукований внутрішній листочок оцвітини з вказівником нектару)

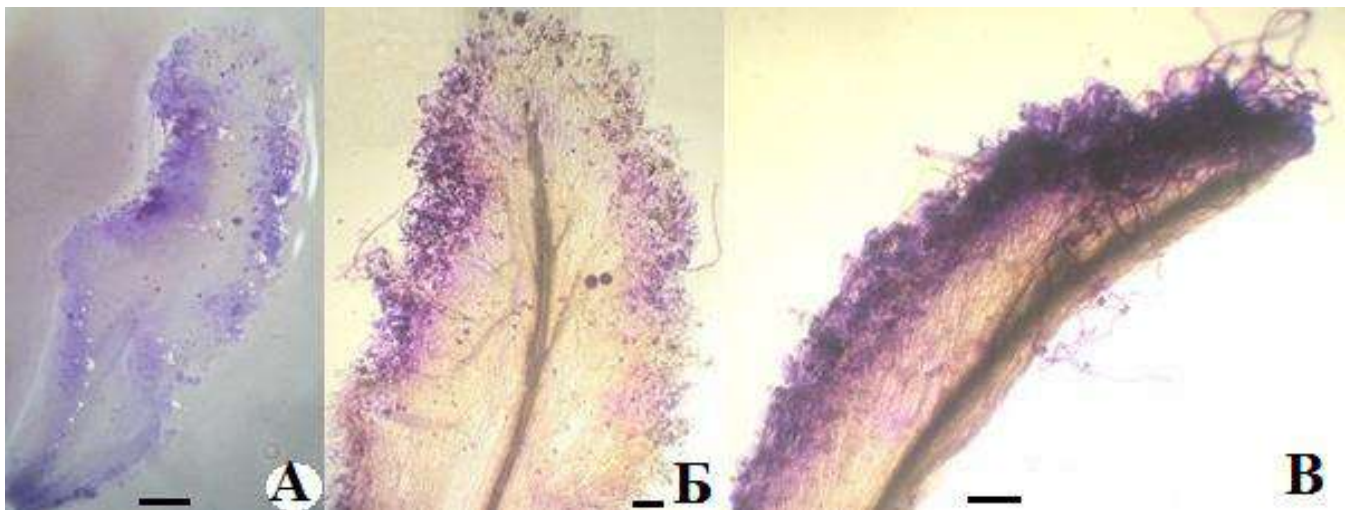


Рис. 3.39 Проростання пилкових трубок на приймочці *Gladiolus imbricatus* L.: **А** – при запиленні автогенним пилком у перший день, **Б** – ксеногенним пилком у перший день (30 хв після запилення), **В** – автогенним пилком на четвертий день. Лінійка 100 мкм

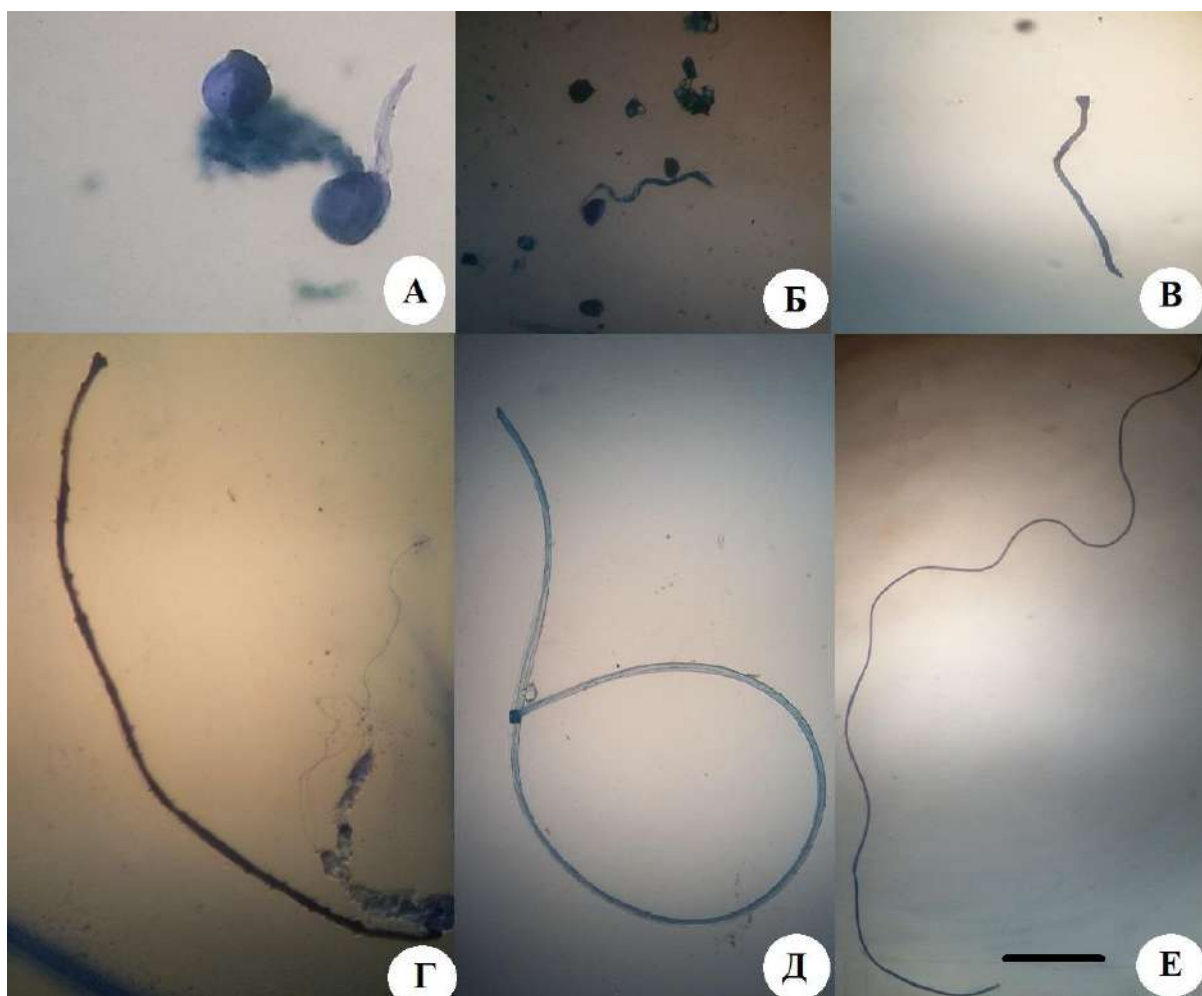


Рис. 3.40 Пилкові трубки після проростання на приймочці *Gladiolus imbricatus* L.: А – 30 хв., Б – 1 год., В – 3 год., Г – 6 год., Д – 12 год., Е – 24 год. Лінійка 50 мкм

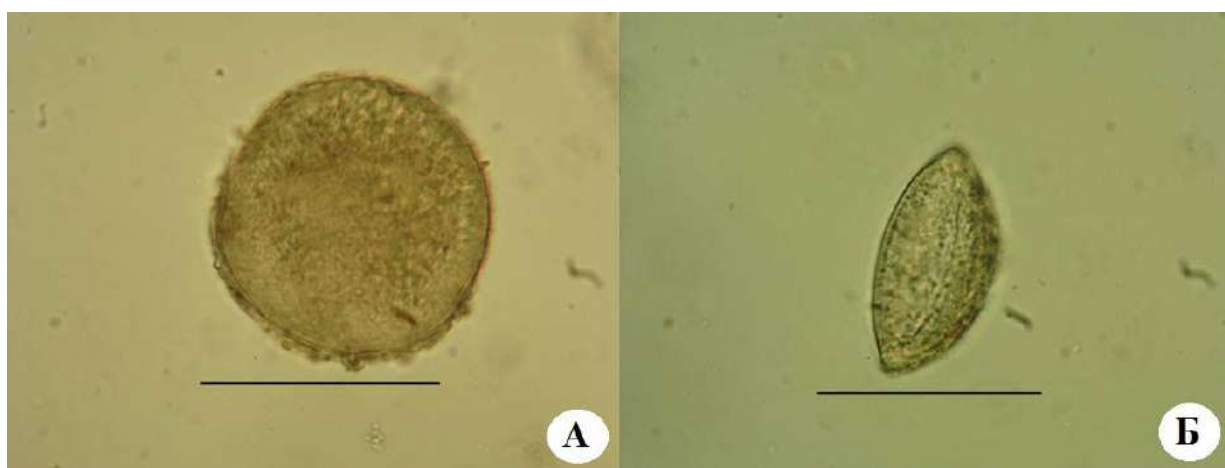


Рис. 3.41 – Пилкові зерна *Gladiolus imbricatus* L.: А – фертильне, Б – стерильне. Лінійка 50 мкм

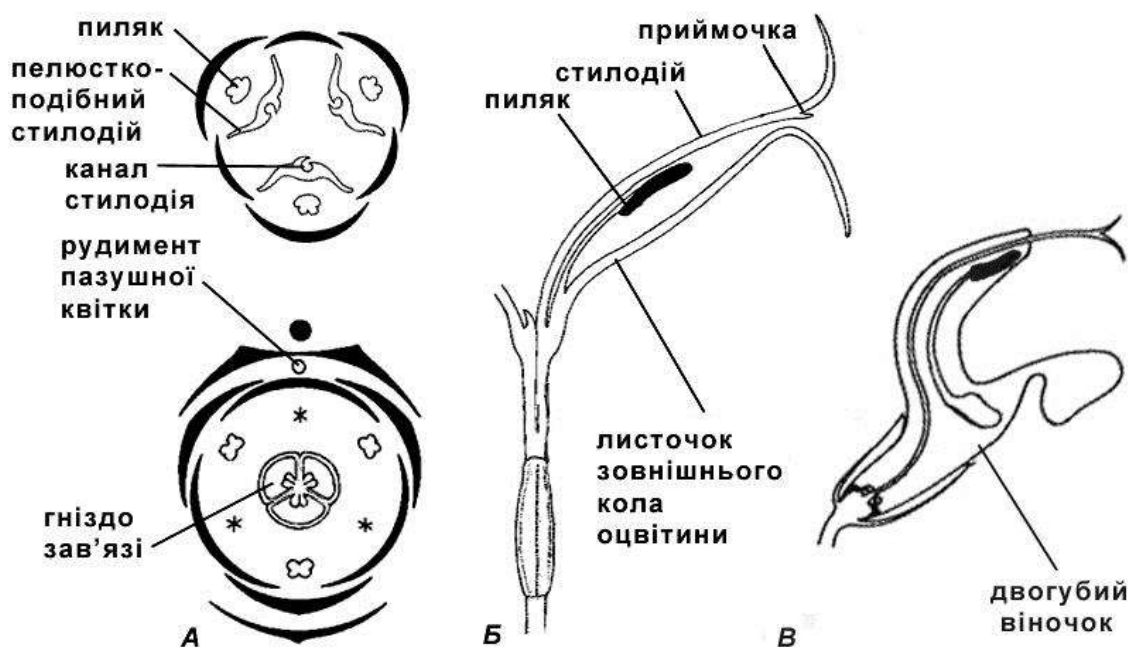


Рис. 3.42 Діаграми квітки на рівні зав'язі і на рівні стилодіїв (А) та поздовжня схема будови двогубого мерантию *Iris sibirica* L. (Б) за W.Troll (Troll, 1937); двогуба квітка *Salvia* sp. для порівняння (В)

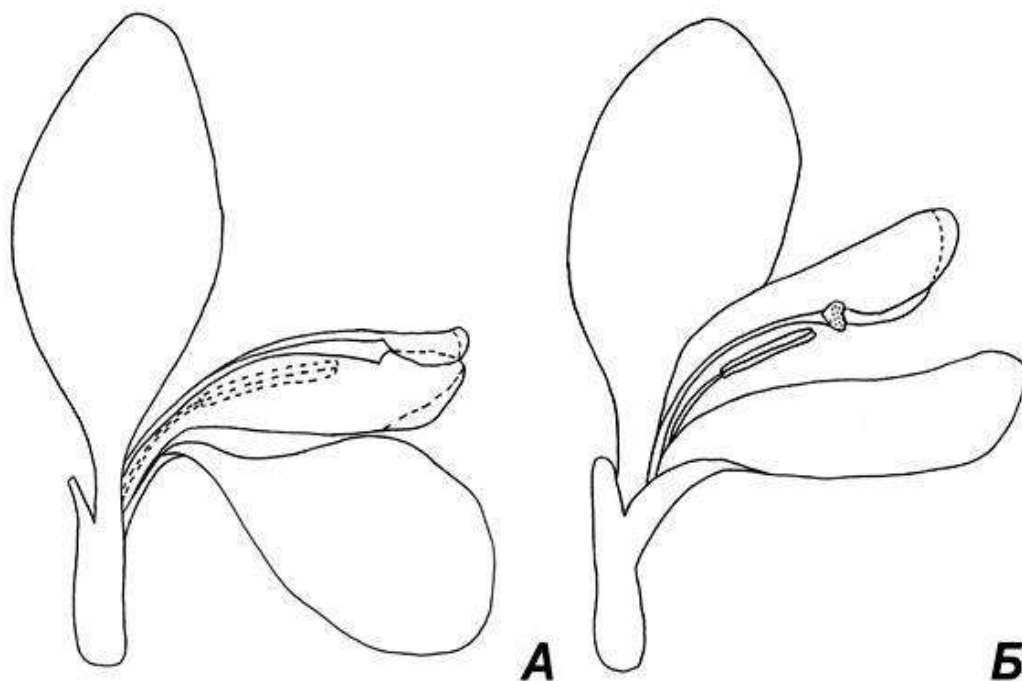


Рис. 3.42 Схема взаєморозташування частин квітки *Iris sibirica* L.: А – на початку цвітіння, Б – під час цвітіння. Показаний фрагмент квітки, який відповідає одному мерантию та одному внутрішньому листочку оцвітини



Рис. 3.43 Квітка *Iris sibirica* L. під час в'янення: А – перший день, Б – третій день

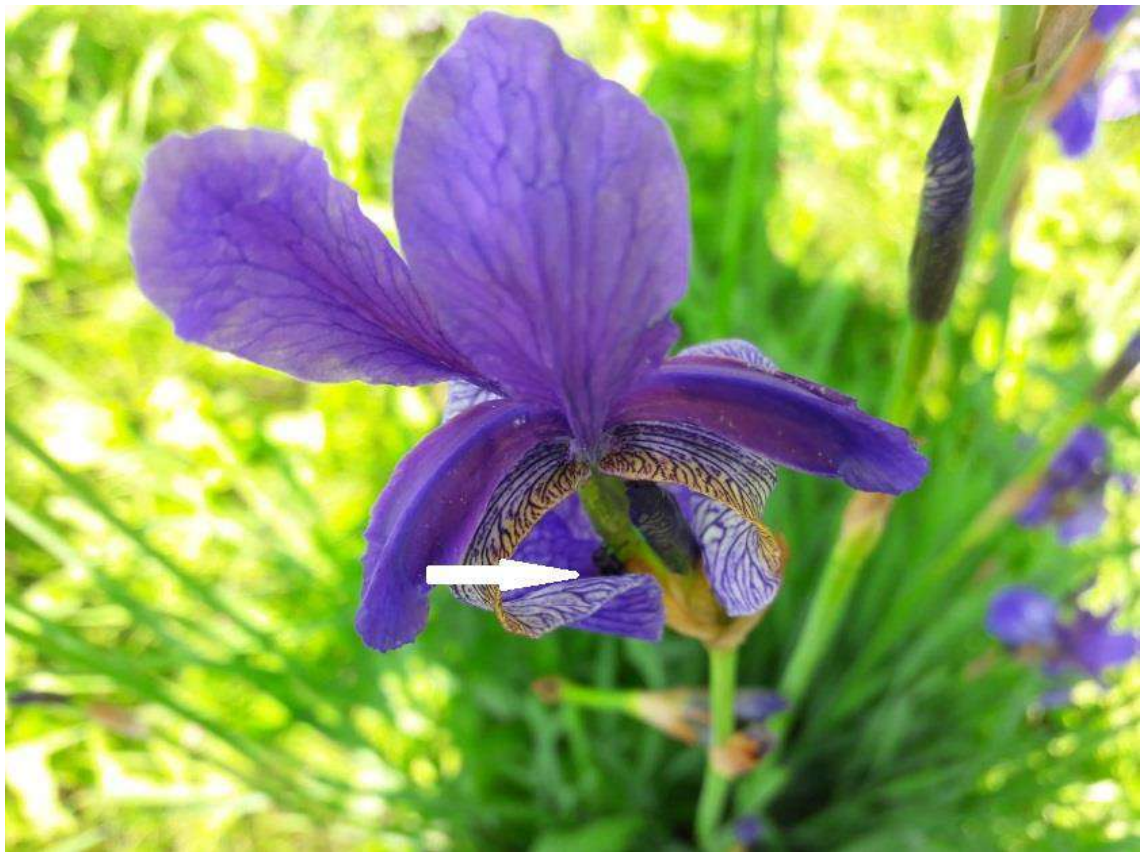


Рис. 3.44 Кантарофілія в квітці *Iris sibirica* L.

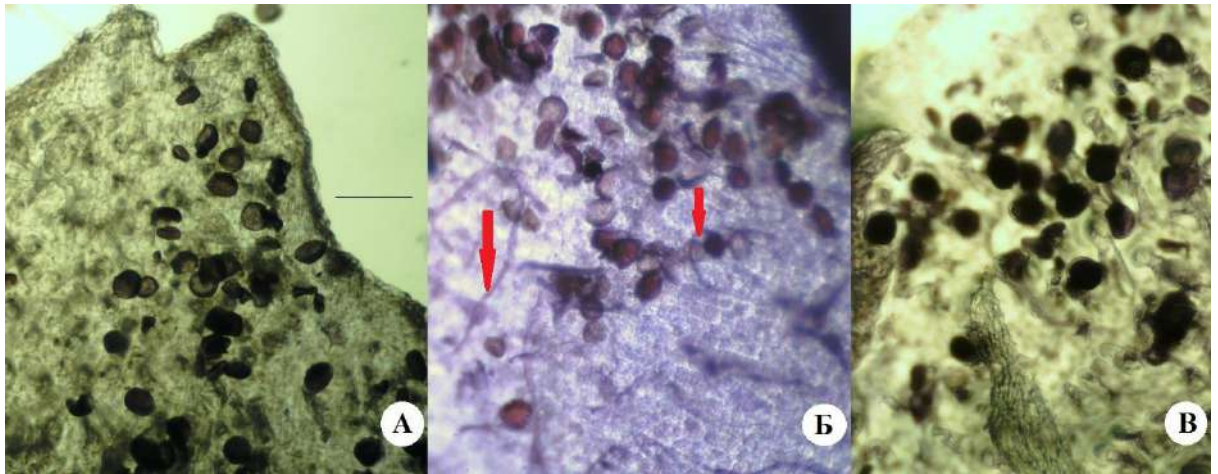


Рис. 3.45 Проростання пилкових трубок на приймочці *Iris sibirica* L.: **А** – при запиленні автогенним пилком першого дня, **Б** – ксеногенним пилком першого дня (3 год. після запилення), **В** – автогенним пилком другого дня (пилкові трубки позначені червоними стрілками). Лінійка 100 мкм

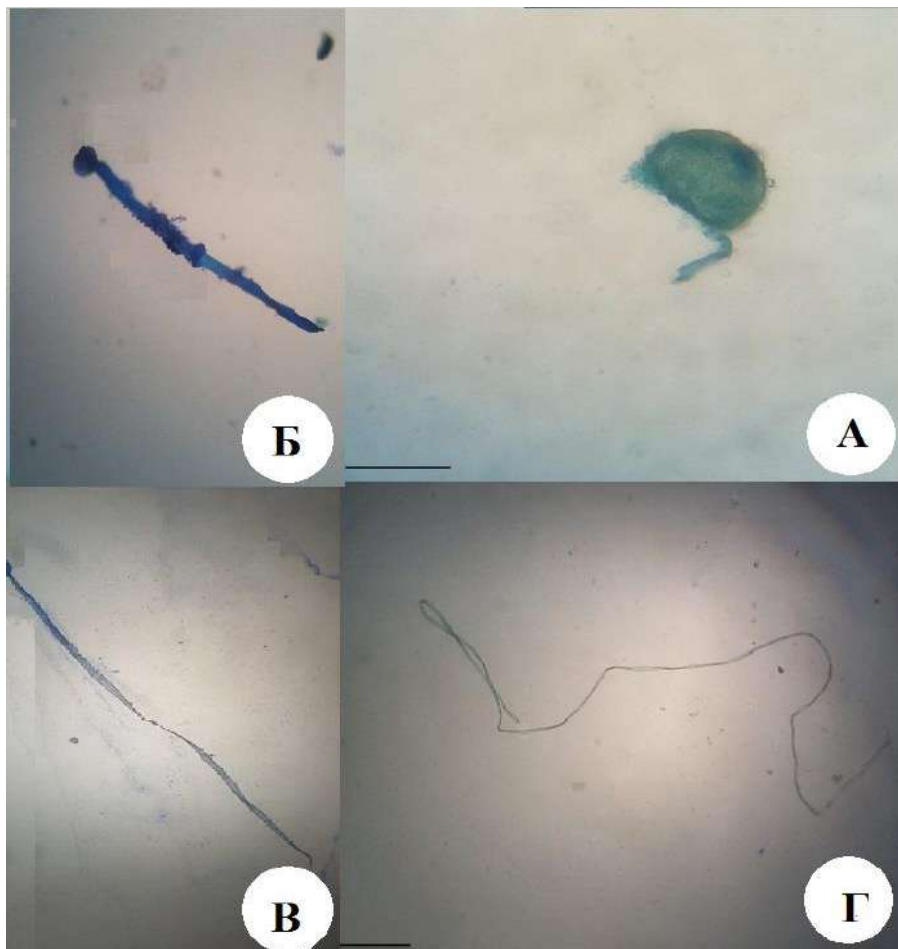


Рис. 3.46 Пилкові трубки *Iris sibirica* L. після проростання: **А** – 3 год., **Б** – 6 год., **В** – 12 год., **Г** – 24 год. Лінійка 50 мкм



Рис. 3.47 Фертильне та стерильне пилокві зерна *Iris sibirica* L. Лінійка 50
МКМ

Таким чином в розділі представлені результати комплексних досліджень структури суцвіття, анатомо-морфологічної будови генеративних органів та механізми їх функціонування в антекологічному аспекті.

Встановлено, що суцвіття *Gladiolus imbricatus* являє собою просту колосоподібну дворядну китицю з рудиментарними квітками. Гінецей *Gladiolus imbricatus* містить синасцидіатну, симплікатну, гемісимплікатну та асимплікатну зони. Насінні зачатки розташовані від основи симплікатної та в нижній частині гемісимплікатної зони, а стовпчик сформований асимплікатною зоною. Виявлено, що нектарник в *Gladiolus imbricatus* септальний, об'єднаний, нелабіринтний та розташований в гемісимплікатній зоні.

Виявлено, що в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* у стінці зав'язі проходять три дорзальні жилки і три септальні жилки, які розділяються кожна на три провідні пучки, з яких похідні дорзальної жилки розташовані радіально, а похідні септальної жилки – тангентально. Водопостачання насінних зачатків здійснюється від вентральних пучків, розміщених у центральній колонці зав'язі.

Розвиток стінки пиляка у *Gladiolus imbricatus* відбувається за комплікатною варіацією доцентрового типу, формування пилкового зерна – за Triglochis-типом, а зародкового мішка – за Polygonum-типом.

Фаза цвітіння в обох популяціях *Gladiolus imbricatus* триває близько 4 тижнів, цвітіння одного 11-квіткового суцвіття – 10 днів, цвітіння квітки – 4 дні. Серед комах-запилювачів *Gladiolus imbricatus* виявлено лише бджолу *Apis mellifera*. За сукупністю проведених спостережень та аналізу структурно-функціональних рівнів організації репродуктивної системи виду визначено, що в досліджених популяціях *Gladiolus imbricatus* притаманне ідіогенно-ксеногенне запилення. Показники розмірів оцвітини, чоловічого і жіночого репродуктивного успіху є меншими в останніх квіток суцвіття, порівняно з першими квітками, проте Р/О-показник у квіток майже однаковий. За значенням Р/О показника можна зробити висновок, що *Gladiolus imbricatus* є факультативним ксеногамом, тобто в його репродуктивній системі є місце і ксеногамії, і ідіогамії, що

підтверджується нашими даними з екології запилення. Експериментом підтверджено, що геркогамія в *Gladiolus imbricatus* зникає в останній фазі цвітіння і забезпечує самозапилення (контактну автофілію).

Суцвіття *Iris sibirica* складається з 1–3 віялоподібних монохазіїв і характеризується значною морфологічною поліваріантністю за кількістю квіток, їхнім розміщенням у паракладіях та порядком зацвітання.

Встановлено, що гінецей *Iris sibirica* містить синасцидіатну, симплікатну, гемісимплікатну та асимплікатну зони. Синасцидіатна зона фертильна, стовпчик і стилодії сформовані гемісимплікатною зоною. Стилодій в центральній частині має напівзамкнутий канал, а на верхівці, між лопатями, формує маленьку трикутну приймочку. В трубці оцвітини вперше виявлений перигональний нектарник, утворений багат шаровою секреторною тканиною. В *Iris sibirica* вперше з'ясовано розвиток чоловічого гаметофіту і стінки пиляка.

Цвітіння в обох популяціях *Iris sibirica* триває близько чотирьох тижнів, цвітіння одного п'ятиквіткового генеративного пагона – 10-12 днів, цвітіння квітки – близько 32 год.

Виявлено відсутність просторового контакту пиляка і приймочки в межах мерантию, проте векторна автогенія перенесення пилку в межах мерантию та між мерантіями є можливою.

Серед комах-запилювачів *Iris sibirica* відзначено перетинчастокрилі *Apis mellifera* і *Bombus terrestris* й твердокрилі – *Variimorda villosa*, *Phyllopertha horticola*, *Lasius niger*, *Aromia moschata*.

З'ясовано, що протерандрія в *Iris sibirica* не відіграє суттєвої ролі у системі запилення цього виду, оскільки розкривання пиляків у першій фазі цвітіння відбувається у закритому мерантії і не супроводжується перенесенням пилку на запилювача.

Кожен мерантії відвідується комахами лише один раз. Визначено сім рівнів можливого перенесення пилку на приймочку маточки, з яких реалізується

переважно гейтоногенне запилення в межах особини або клону і ксеногенне запилення в межах ізольованого локалітету.

Показники як чоловічого (кількість пилку), так і жіночого (кількість насінних зачатків) репродуктивного успіху є меншими у квіток п'ятого порядку, порівняно з квітками першого порядку, так само як і Р/О-показник (338 проти 515). За значенням Р/О-показника *Iris sibirica* є факультативно перехреснозапильним видом.

Експериментальним шляхом підтверджено самонесумісність в *Iris sibirica*, яка в дослідженій популяції перешкоджає здійсненню запліднення після успішного перенесення пилку в межах квітки, особини і клону.

При написанні даного розділу були використані наступні посилання:

Одінцова А. В., Фищук О. С., Скрипець 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.

Скрипець Х. І. Морфологія та васкулярна анатомія гинецея *Gladiolus × hybridus* C. Morren hort. (Iridaceae Juss.) / А. Одінцова, Х. Скрипець // Сучасна фітоморфологія / Modern Phytomorphology. – 2013. – Т. 4. – С. 241 - 244.

Одінцова А. Нові дані щодо запилення *Iris sibirica* L. (Iridaceae) / А. Одінцова, Х. Скрипець // Біологічні Студії / Studia Biologica. – 2014. – Т. 8. №4. – С. 197-208.

Скрипець Х.І. Особливості цвітіння і запилення *Gladiolus imbricatus* L. / Х. Скрипець, А. Одінцова // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. – Сер. Біол. – 2014. – № 4 (61). – С. 37-43.

Скрипець Х. І. Морфологічна структура суцвіть *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae) / Х. І. Скрипець, А. В. Одінцова // Біологічні Студії / Studia Biologica. – 2017. – Т. 11. № 1. – С. 109-116.

Скрипець Х. Вертикальна зональність гінецею *Iris sibirica* L. (Iridaceae) / Х.Скрипець, А. Одінцева // *Молодь і поступ біології: збірник тез X Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів* (8-11 квітня 2014 р., Львів). – Львів, 2014. – С. 73-74.

Скрипець Х.І. Життєздатність та кількість пилку *Iris sibirica* L., *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris pseudacorus* L. (Iridaceae Juss.) / Х. Скрипець // *Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах та дендропарках: збірник тез міжнародної наукової конференції присвяченої 80-річчю від дня заснування Національного ботанічного саду ім. М. М.Гришка* (15-17 вересня 2015 р.). – Київ, 2015. – С. 227-228.

Скрипець Х.І. Вертикальна зональність гінецею *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae) / Х. Скрипець // *Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція: матеріали VII міжнародної конференції молодих вчених, аспірантів, студентів* (18-19 вересня 2015 р.). – Одеса, 2015. – С. 42-43.

Скрипець Х.І. Розвиток стінки мікроспорангію *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae) / Х.І. Скрипець, А. В. Одінцева // *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології: матеріали IV Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів і молодих вчених* (12–14 квітня 2016 р.). – Вінниця, 2016. – С. 20-21.

Скрипець Х. Проростання пилку на приймочці *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae) / Х. Скрипець, А. Одінцева // *Молодь і поступ біології: збірник тез XIII Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів* (25–27 квітня 2017 р.). – Львів, 2017. – С. 95-96.

РОЗДІЛ 4. РОЗВИТОК ПЛОДУ ТА ДИСЕМІНАЦІЯ

4.1. Морфологічна будова плоду та гістогенез перикарпію

Gladiolus imbricatus L.

Плоди *Gladiolus imbricatus* формуються з нижньої зав'язі після опадання від неї квіткової трубки разом із стовпчиком, об'єднаних в основі (рис. 4.1 А). Середня довжина плоду *Gladiolus imbricatus* – 18 мм (15-25 мм) (табл. 4.1), що значно перевищує опубліковані дані 8-10 мм (Нотов, Наумцев, 2003). Діаметр зрілого плоду – 9,2 мм (8-10 мм), діаметр розкритого плоду – 13 мм. Довжина зав'язі і плоду менша в останніх квіток в суцвітті.

Коробочки *Gladiolus imbricatus* в обох досліджених популяціях широко-обернутояйцеподібні, в перерізі тупотригранні, з тонкою стінкою (рис. 4.2 А). Плоди, сформовані із верхніх квіток суцвіття, як правило, не містять зрілих насінин, проте також висихають і розкриваються, але їхні розміри залишаються співставними з розмірами зав'язі квітки, а не фертильного плоду. Упродовж дозрівання коробочка змінює колір із зеленого на світло-коричневий, а консистенція оплодня змінюється із шкірястої на перетинчасту. Насінини розміщені дворядно у верхній половині коробочки і звисають вниз, так що у розкритому плоді повністю експонуються назовні (рис. 4.2 Б, В). Кількість насінин в плоді в обох досліджуваних популяціях майже однакова і становить – 14–46 насінин, в середньому – 36 (табл. 4.1).

Характеристика плодів *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L.

Ознака		<i>Gladiolus imbricatus</i>		<i>Iris sibirica</i>	
		НПП «Ужанський»	НПП «Сколівські Бескиди»	с. Ролів	с. Надітичі
Забарвлення плоду	на початку плодоношенн я	зелений		зелений	
	в кінці плодоношенн я	темно-коричневий		світло-коричневий	
Форма плоду		широко- обернутояйцеподібний		подовгасто-овальний	
Довжина плоду, см		1,83±0,06	1,9±0,1	2,57±0,1	2,6±0,2
Ширина плоду, см		0,92±0,021	0,8±0,02	1,99±0,58	2,0±0,1
Кількість насінин в одному плоді (n=30)		36,19±2,02	34,5±1,2	73,65±0,57	79,9±16,1

В обох популяціях розкривання плоду вздовж дорзальної жилки в *Gladiolus imbricatus* є довершеним (до основи зав'язі) (рис. 4.1 Д; рис 4.3В).

Під час розходження стулок плоду і розділення вентральних швів, насінини відриваються від центральної колонки і експонуються до дії вітру як агенту дисемінації, або опадають. Розсіювання насінин відбувається автохорно через щілини розкривання. Ефективність розсіювання насінин на великі відстані значно підвищується за допомогою вітру, оскільки квітконос в *Gladiolus imbricatus* тонкий і гнучкий (присосований до балістохорії), а насінини мають крило валикоподібного типу (присосовання до анемохорії) (див. п.4.3). Крило і мала вага забезпечують анемохорне поширення насінин, завдяки чому проростки можуть з'являтися віддалено від материнського організму і не зазнавати впливу внутрішньовидової конкуренції.

Багато півникових не мають пристосувань до поширення насінин: коробочка розтріскується, і насінини поступово висипаються в ґрунт (Немирович-Данченко, 1985). Тобто автохорія є характерною ознакою цілої родини. У зв'язку

з цим, пристосування насінин *Gladiolus imbricatus* до анемохорії у вигляді крила, що сприяє далекому рознесенню насінин, є спеціалізованою адаптивною ознакою, зрідка поширеною серед трав'янистих рослин середньоевропейської флори.

Розвиток структури перикарпію *Gladiolus imbricatus* відбувається зі зміною його консистенції і кольору. Перикарпій в *Gladiolus imbricatus* на початку розвитку плоду зелений, трав'янистий, згодом стає світло-бурим і сухим, у зрілому стані – темно-бурим. Товщина перикарпію на стадії зеленого плоду близько 300 мкм, у зрілому плоді – 200 мкм. Екзокарпій в *Gladiolus imbricatus* одношаровий, утворений крупними клітинами, які на стадії цвітіння є радіально видовженими, з дещо потовщеними тангентальними стінками (рис. 4.4 А). У процесі розвитку плоду клітини екзокарпію збільшуються в тангентальному напрямку і стають на поперечному перерізі ізодіаметричними, завширшки до 80 мкм, з опуклими зовнішніми стінками, які потовщуються до 10 мкм. В плані клітини зрілого екзокарпію в *Gladiolus imbricatus* неправильно-багатокутної форми; порожнини в екзокарпії не виявлені (рис. 4.4 А).

Мезокарпій в *Gladiolus imbricatus* паренхімний, сформований 10-11 шарами клітин, під час цвітіння гомогенний, упродовж розвитку плоду диференціюється на дві зони. Клітини зовнішньої зони мезокарпію, яка займає два-п'ять шарів клітин, містять хлоропласти, у процесі розвитку плоду вони дещо тангентально видовжуються, але залишаються дрібними (до 30 мкм завдовжки). Клітини внутрішньої зони мезокарпію безхлорофільні, збільшуються в розмірах до неправильної форми, з формуванням міжклітинників (рис. 4.5 А).

Ендокарпій одношаровий, його клітини на початку розвитку плоду дрібні, дещо сплюснені, з потовщеними тангентальними стінками (рис. 4.5 А). У процесі розвитку плоду клітини ендокарпію сильно видовжуються у тангентальному напрямку (до розмірів 50×100-200 мкм), їхні внутрішні стінки сильно потовщуються (до 20 мкм) і дерев'яніють, про що свідчить реакція з флороглюцином і соляною кислотою на тимчасових препаратах та реакція з

сафраніном на постійних препаратах (рис. 4.5 А). Здерев'яніння ендокарпію проявляється вже на ранніх стадіях розвитку плоду (у зеленому плоді).

В ділянці дорзальної жилки клітини екзокарпію та ендокарпію помітно менші, ніж в інших частинах плоду, оболонки клітин ендокарпію слабше лігніфіковані (рис. 4.3 А).

В ході гістогенезу перикарпію під час формування дорзальних щілин в *Gladiolus imbricatus* стінка зеленого плоду в ділянці дорзальної жилки сильно звужується з формуванням добре помітної дорзальної борозенки. У борозенці шари клітин екзокарпію та ендокарпію перериваються, а клітини мезокарпію сплющуються. При формуванні щілини дорзальна жилка розділяється поздовжньо навпіл (рис. 4.3 А) (Скрипець, Одінцева, 2020).

Iris sibirica L.

Плоди *Iris sibirica* формуються з нижньої зав'язі після опадання від неї квіткової трубки разом із стовпчиком, об'єднаних в основі (рис. 4.1 Б). Довжина зрілого плоду *Iris sibirica* – 1,5-3,7 см, також довжина зав'язі і плоду менша в останніх квіток в суцвітті.

Коробочка *Iris sibirica* подовгасто-овальна, тригранна на верхівці, без носика (рис. 4.2 Г, Е). Середня довжина плоду *Iris sibirica* – 26 мм, діаметр зрілого плоду – 14 мм, що відповідає опублікованим даним (Чугаєва, 2006). Розміри плоду дуже залежать від кількості насінин, які дозрівають у плоді (рис. 4.1 Є). Так, розміри малонасінних плодів є значно меншими (15 мм завдовжки, 12 мм в діаметрі), ніж розміри плодів з великою кількістю насінин (32 мм завдовжки, 19 мм в діаметрі). Форма малонасінних плодів трикутна або увігнуто-трикутна в перерізі, з борозенками на радіусах перегородок, в обрисах – еліптична. Форма багатонасінних плодів – опукло-трикутна або округла в перерізі, видовжено-еліптична в обрисах. Забарвлення плоду на початку плодоношення зелене, в кінці плодоношення – темно-коричневе (рис. 4.2 Г, Е). Консистенція оплодня змінюється з м'ясистої на тверду і щільну. Насінні зачатки розміщені дворядно у

кожному гнізді зав'язі, прикріплюються від основи до верхівки гнізда (рис. 4.2 Г, Е). В обох популяціях кількість насінин в одному плоді *Iris sibirica* майже однакова – 69-80, в середньому – 74 (табл. 4.1).

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 (рис. 4.1 Е). Такий спосіб розкривання плоду відзначено й іншими дослідниками (Чугаєва, 2006). В результаті розходження стулок, насінини у верхній частині плоду відриваються від плацент і висипаються назовні. В нижній частині плоду насінини залишаються у гніздах зав'язі і висипаються з них лише при струшуванні. Часто насінини з нижньої половини коробочки залишаються в ній до полягання і загнивання генеративних пагонів.

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 вони не з'являються. Стулки плоду не розходяться, а залишаються міцно з'єднаними з центральною колонкою, в результаті чого насінини експонуються з коробочки завдяки тільки одному типу щілин – дорзальному (рис. 4.1 Є). Зазначаємо, що в цій популяції в плоді міститься значно більше насінин, ніж у рослин з популяції в Дрогобицькому районі (близько 100, проти 70 насінин).

За Г.І. Родіоненком (Родионенко, 1961), у видів роду *Iris* відмічені обидва зазначені нами способи розкривання коробочки – стулчастий, який починається від верху коробочки і здійснюється за участю двох типів щілин (дорзальних і вентральних), і щілинний, який здійснюється тільки завдяки дорзальним щілинам в середній частині коробочки. Г.І. Родіоненко (Родионенко, 1961) пов'язує відмінності у способах розкривання коробочки у різних видів роду *Iris* з відсутністю центральної колонки вздовж усієї зав'язі (при стулчастому розкриванні), або з її наявністю (при щілинному розкриванні) (рис. 4.1 Ж). Так, у деяких видів зі стулчастим розкриванням у центрі розкритого плоду, між

стулками, може залишатися тонкий «стерженьок» або колонка (*Iris imbricata* Lindl., *I. hybrida* Retz., *I. aphylla* L. та у більшості видів секції *Iris*). У видів зі стулчастим розкриванням, до яких належать переважно види з підродів *Limniris*, *Xyridion*, *Pardanthopsis*, у тому числі, *Iris sibirica* та *Iris pseudacorus*, колонка відсутня. Щілинне розкривання плодів, за Г.І. Родіоненком (Родионенко, 1961), характеризується ще більш вираженою диференціацією тканин колонки в центрі зав'язі і властиве видам з підсекцій *Regelia Schauer*, *Pseudoregelia Dykes*, *Oncocyclus Baker*.

Наявність спеціалізованої тканини колонки в центрі плоду Г.І. Родіоненко (Родионенко, 1961) оцінив як еволюційно просунуту ознаку і поклав її в основу своєї системи підроду *Iris*. Водночас, він зауважив, що щілинне розкривання плоду (як еволюційно молодше) притаманне видам, що ростуть в посушливіших частинах ареалу роду і мають швидший темп розвитку і росту плодів. Виявлення нами обох способів розкривання плодів в рослин одного виду ставить під сумнів доцільність використання цієї ознаки як таксономічно важливої і, в той же час, дозволяє оцінити *Iris sibirica* як вид з варіабельним способом розкривання плодів, залежно від умов оселища і кількості насінин.

Згідно з класифікацією способів розкривання синкарпних плодів за М.М. Каденом (Kaden, 1962), у плодів *Iris sibirica* наявне дорзальне (локуліцидне) розкривання плоду, яке відповідає щілинному способу за Родіоненком (Родионенко, 1961), та дорзивентральне розкривання (стулчасте за Родіоненком (Родионенко, 1961)), яке полягає в розщепленні плодолистків вздовж дорзальної жилки та, додатково, розділенні країв плодолистків вздовж вентрального шва (рис 4.3 Е). Останній спосіб був наведений для багатьох представників родин *Liliaceae* та *Iridaceae* як найбільш поширений (Каден, 1965).

Ми спостерігали, так само як Чугаєва В.Н. (Чугаєва, 2006), що в коробочках минулорічних пагонів *Iris sibirica* залишається велика кількість насінин, які не розсіялися упродовж попереднього сезону. За даними Подорожного Д.С. (Подорожний, 2013), 20% насінин перезимовують і висіюються весною, проте ми

не спостерігали висівання, оскільки насінини в плодах загнивають. Розсіювання насінин відбувається переважно в межах однієї куртини (клону) або навколо куртини, оскільки насінини не мають ніяких пристосувань для поширення вітром. Якщо рослина росте поблизу води, можливе поширення насінин водою (гідрохорія), оскільки насінини *Iris sibirica* не тонуть (Чугаєва, 2006). У досліджених популяціях можливість поширення насінин водою є мінімальна, оскільки в період дисемінації *Iris sibirica* (червень-липень) на дослідженій території немає повені, а рівень води не піднімається вище рівня ґрунту.

Перикарпій в *Iris sibirica* на ранніх стадіях розвитку зелений, м'ясистий, згодом – жовтий, в період розкривання плоду – темно-бурий, твердий і сухий (рис. 4.4 Г, Д, Е). Товщина перикарпію на стадії зеленої коробочки близько 620 мкм (рис. 4.5 Б), на стадії розкривання коробочки – близько 300 мкм. Екзокарпій в *Iris sibirica* одношаровий, на стадії цвітіння утворений радіально видовженими клітинами, які за розмірами не перевищують клітин мезокарпію, тангентальні стінки клітин дещо потовщені, зовнішні стінки плоскі (рис. 4.5 Б). У процесі розвитку плоду клітини екзокарпію видовжуються вздовж осі плоду і в тангентальному напрямку, так що на поперечному перерізі клітини стають ізодіаметричними, завширшки 30-50 мкм (рис. 4.5 Б). В плані клітини екзокарпію набувають видовженої або видовжено неправильно-багатокутної форми, антиклінальні клітинні оболонки потовщуються. В екзокарпії виявлені багаточисельні продихи аномоцитного типу, оточені 4–7 основними клітинами. Замикаючі клітини продихів дрібні, дещо припідняті над рівнем основних клітин екзокарпію (рис. 4.4 С, В).

Мезокарпій сформований з 13-16 шарів клітин, під час цвітіння гомогенний, в зрілому стані нерізко диференційований на дві зони. Клітини чотирьох-п'яти зовнішніх шарів хлорофілоносні, розміщені щільно, дещо довші у тангентальному напрямі, за розмірами подібні до клітин екзокарпію. Клітини внутрішньої зони мезокарпію майже вдвічі крупніші, супроводжуються міжклітинниками. У

мезокарпії наявні численні ідіобласти з таніноподібним вмістом, який забарвлюється сафраніном у червоний колір (рис. 4.5 Б).

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 (рис. 4.5 Б). Найбільш вираженою є диференціація ендокарпію в медіанних ділянках гнізд зав'язі, в той час як ендокарпій, який прилягає до перегородок зав'язі, має меншу кількість шарів клітин, менші розміри та ступінь здерев'яніння оболонок. Протягом розвитку плоду в *Iris sibirica* структура ендокарпію змінюється повільно. На стадії зеленого плоду клітини ендокарпію не здерев'янілі (рис. 4.4 Г). На стадії жовтого плоду, в реакції на здерев'яніння з флороглюцином, клітини екзокарпію злегка темніють, що свідчить про початок здерев'яніння (рис. 4.4 Д). На стадії бурого плоду клітини ендокарпію видовжуються і зафарбовуються в рожевий колір, що свідчить про слабке здерев'яніння цього шару (рис. 4.4 Е). Максимальне здерев'яніння оболонок екдокарпію досягається лише у плоді перед розкриванням.

В ході гістогенезу перикарпію під час формування дорзальних щілин в *Iris sibirica* борозенки вздовж дорзальної жилки у зеленому плоді непомітні, структура оплодня не порушена (рис. 4.3 Б). Борозенки з'являються тільки на стадії бурого здерев'янілого плоду і лише у верхній частині плоду.

Наявність ідіобластів-вмістилищ зазначалась для видів роду *Iris* і раніше (Родионенко, 1961). На думку цього автора ідіобласти містять флобафени – продукти полімеризації і окислення дубильних речовин, які чинять протимікробну дію. Закономірною вважається наявність великого числа вмістилищ у видів, які рідко вражаються гниллю плодів, в тому числі, в *Iris sibirica* (Скрипець, Одінцева, 2020).

Отже, незважаючи на те, що досліджені види належать до різних підродин, в них виявлені подібні особливості розміщення механічних шарів у перикарпії. Згідно з гістогенетичним підходом у карпології (Бобров та ін., 2009), розміщення механічних шарів в екзо-, мезо- або ендокарпії є важливою характеристикою

коробчастих плодів і критерієм їхньої класифікації на п'ять гістогенетичних типів. Оскільки в досліджених видів виявлено здерев'яніння лише клітинних оболонок ендокарпію, ми стверджуємо, що для них характерна коробочка *Lilium*-типу (із здерев'янілим ендокарпієм).

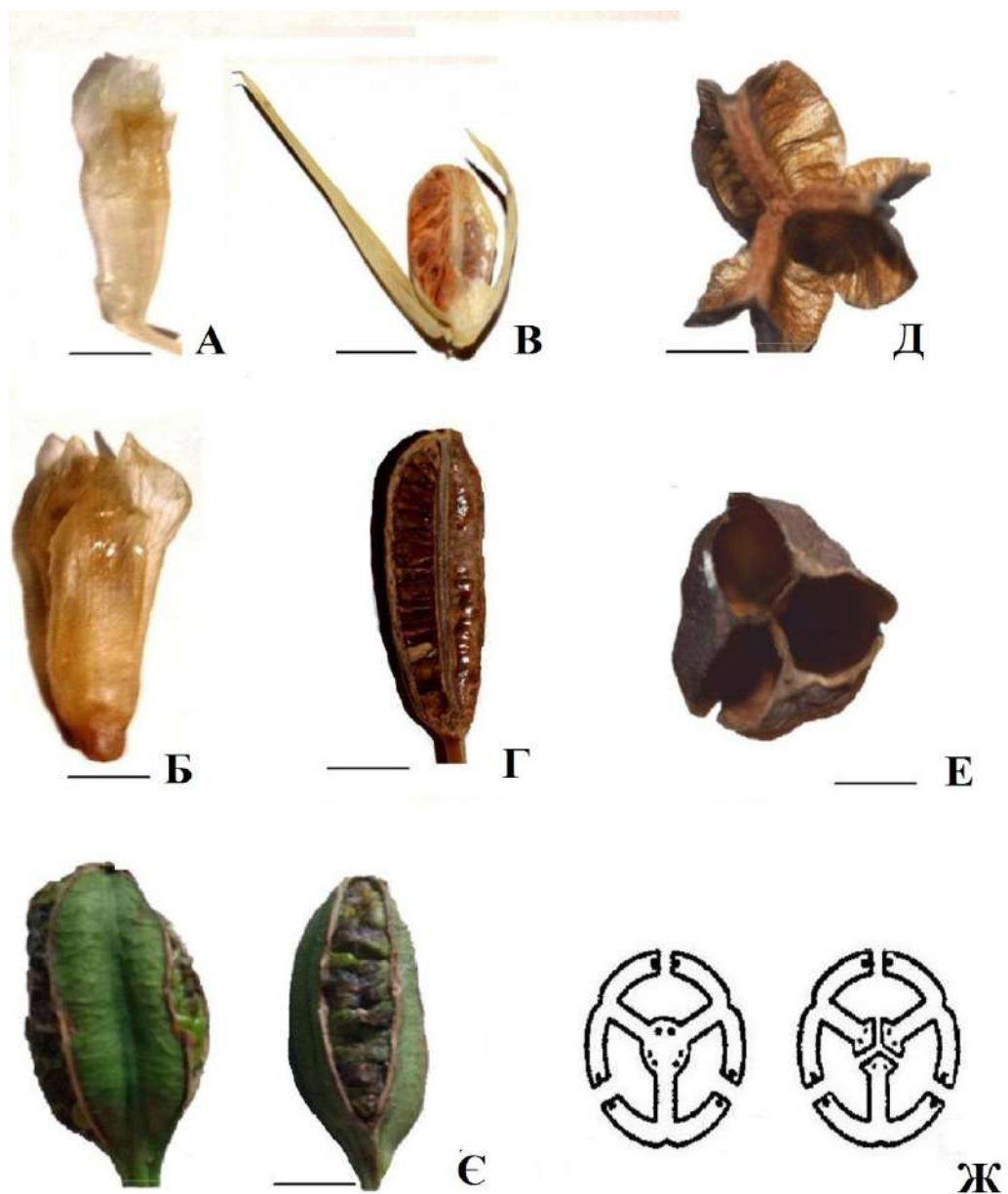


Рис. 4.1 Морфологічні особливості плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* : опадні частини квітки (А – *Gladiolus imbricatus*, Б – *Iris sibirica*), поздовжній переріз через плід (В – *Gladiolus imbricatus*, Г – *Iris sibirica*), розкритий плід зверху (Д – *Gladiolus imbricatus*, Е – *Iris sibirica*), щілинне і стулчасте розкривання плодів *Iris sibirica* (Є), дорзальний і дорзовентральний способи розкривання плодів за Каденом (Каден, 1962), (Ж). На (Д) помітні потовщені перегородки зав'язі, в яких розміщувались септальні нектарники. Лінійка 200 мкм

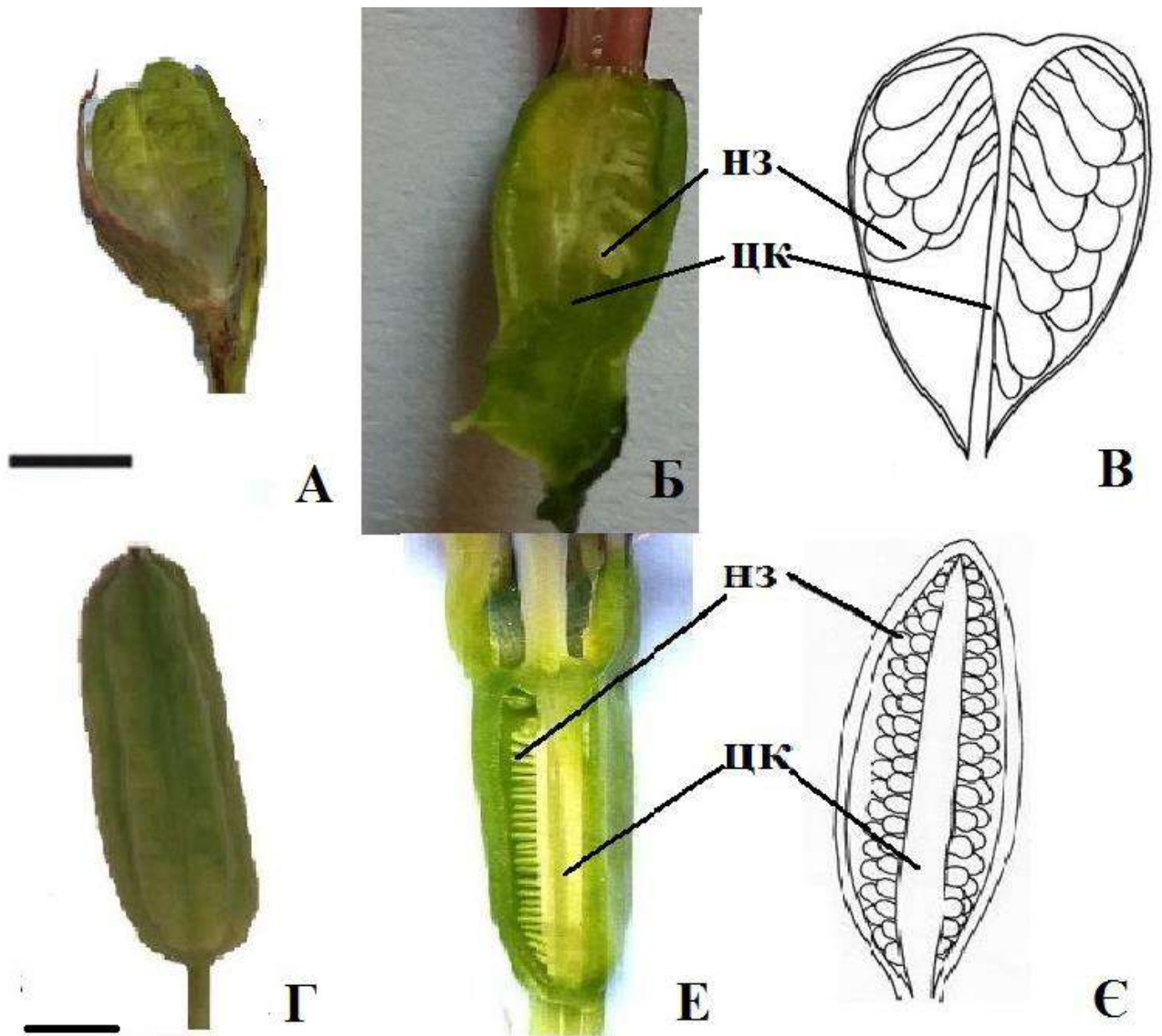


Рис. 4.2 Розташування насінних зачатків у плоді *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*: плід (А – *Gladiolus imbricatus*, Д – *Iris sibirica*), поздовжній переріз через плід (Б – *Gladiolus imbricatus*, Е – *Iris sibirica*), схематичне зображення (В – *Gladiolus imbricatus*, Ф – *Iris sibirica*). Лінійка 200 мкм

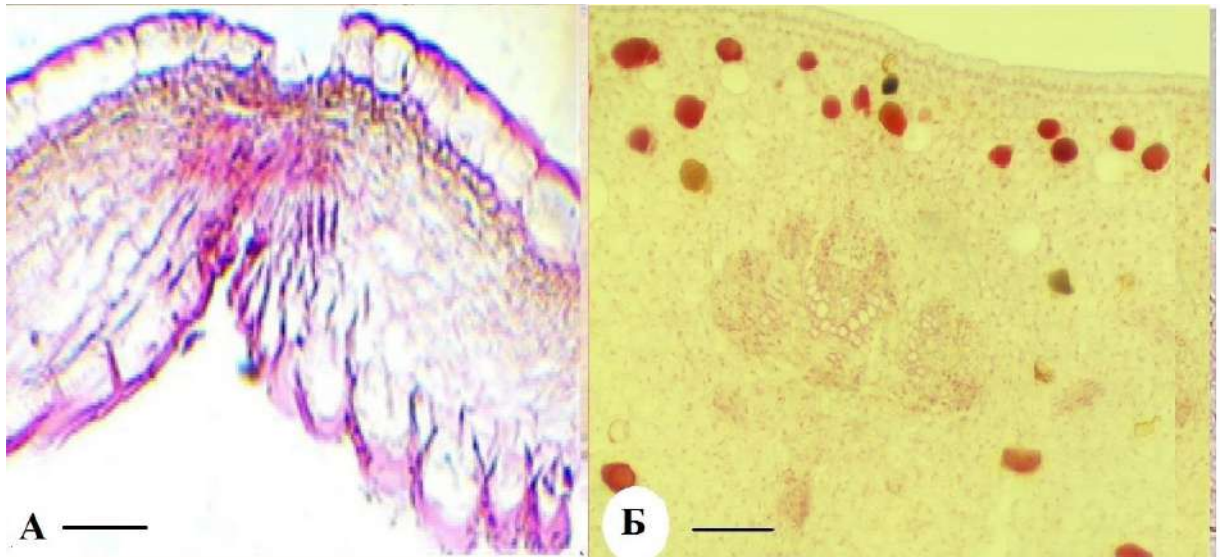


Рис. 4.3 Оплодень в ділянці дорзальної жилки перед розкриванням плоду *Gladiolus imbricatus* (А) та *Iris sibirica* (Б): постійні препарати. Лінійка 100 мкм

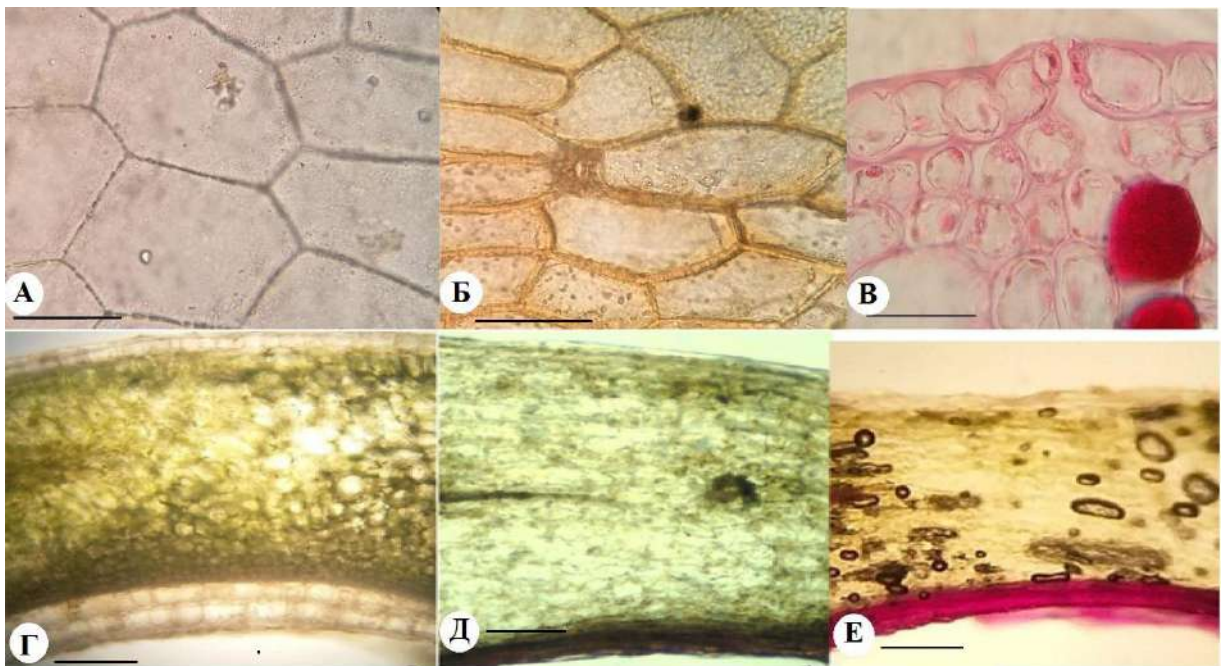


Рис. 4.4 Структура екзо- та ендокарпію в *Gladiolus imbricatus* (А) та *Iris sibirica* (Б–Е): (А, Б – парадермальні зрізи, В – Е – поперечний зріз, Б, В – проди в екзокарпії, лігніфікація ендокарпію на стадії зеленої коробочки (Г), пожовтіння коробочки (Д) та побуріння коробочки (Е) (реакція з флороглюцином). Лінійка: А–В – 50 мкм, Г–Е – 200 мкм

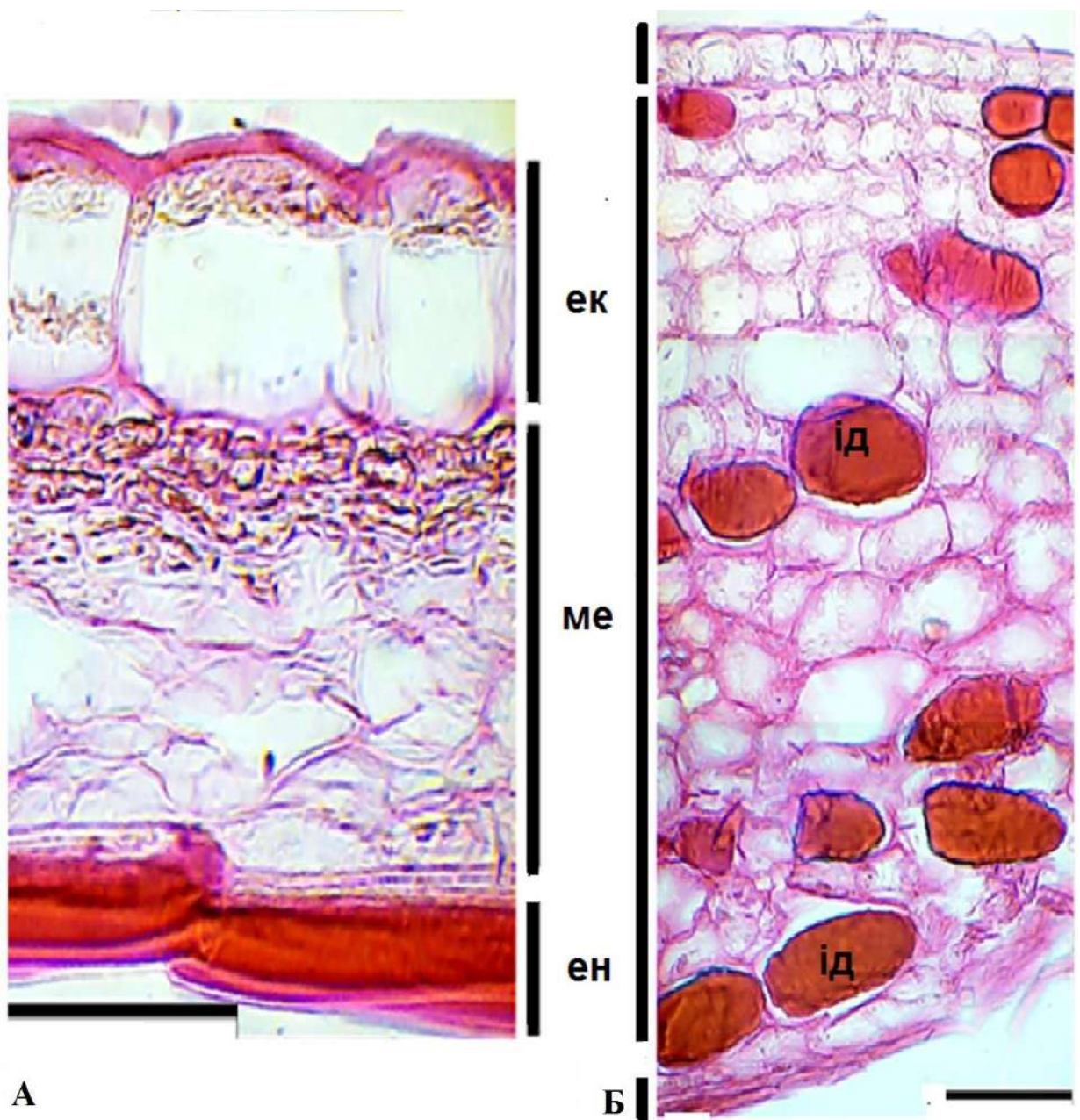


Рис. 4.5 Структура перикарпію *G. imbricatus* (А) та *I. sibirica* (Б): ек – екзокарпій, ен – ендокарпій, ід – ідіобласти, ме – мезокарпій (постійні препарати, сафранін). Лінійка: А – 100 мкм, Б – 50 мкм

4.2. Особливості будови насінини

Gladiolus imbricatus L.

Насінини *Gladiolus imbricatus* були різної форми: яйцеподібні, трикутні, зігнуті, округлі, крилаті, блискучі, світло-коричневі (рис. 4.6 А, Б, В). Довжина насінини *Gladiolus imbricatus* в різні роки в обох досліджених популяціях становила 0,49-0,59 мм, ширина насінини – 0,32-0,41 мм. Для насінин *Gladiolus imbricatus* вказують наявність летючки (Немирович-Данченко, 1985), або арилуса (Артюшенко, Федоров, 1990; Нотов, Наумцев, 2003), очевидно маючи на увазі оперізує крило. Наявність інших придатків в зрілій насінині нами не підтверджено.

Таблиця 4.2

Характеристика насінин *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L.

Ознака	<i>Gladiolus imbricatus</i>			<i>Iris sibirica</i>		
	НПП «Ужанський»		НПП «Сколівські Бескиди»	с. Ролів		с. Надітичі
	2013 р.	2014 р.	2017 р.	2013 р.	2014 р.	2017 р.
Довжина насінини, см	0,49±0,01	0,59±0,01	0,46±0,01	0,46±0,01	0,48±0,01	0,47±0,01
Ширина насінини, см	0,32±0,01	0,41±0,01	0,34±0,01	0,36±0,01	0,36±0,01	0,36±0,01
Маса 1000 насінин, г	2,0			11,6		
Колір незрілої насінини	коричневий / бурий			зелений		
Колір зрілої насінини	світло-коричневий			темно-коричневий		

Крило напівпрозоре, оперізує насінину майже по всьому діаметру, має зморшкуватість у вигляді невиражених рівномірних пухирців (рис. 4.6 Б, В). Вага 1000 насінини у *Gladiolus imbricatus* – 2 г, вага однієї насінини – близько 0,002 г (табл. 4.2).

У *Gladiolus imbricatus* зовнішій інтегумент на стадії бутону потовщується вздовж рафе та антирафе, формуючи оперізуюче крило (рис. 4.8 А). Клітини екзотести на стадії цвітіння мають плоскі зовнішні стінки, у сформованій насініні клітини екзотести в обрисах багатокутні, їхні зовнішні стінки опуклі, потовщені і вкриті кутикулою. Мезотеста на тілі насініни налічує від трьох шарів клітин до 10-15 шарів клітин в ділянці крила. Клітини мезотести паренхімної форми, розміщені нещільно, особливо в ділянці крила (рис. 4.8 Б). Оболонки клітин мезотести не потовщуються. Ендотеста на стадії цвітіння складається з невеликих клітин зі щільним вмістом (рис. 4.8 В), у сформованій насініні її клітини збільшуються в розмірах, їхні оболонки потовщуються і лігніфікуються (рис. 4.9 А). Клітини внутрішнього інтегументу в *Gladiolus imbricatus* на стадії цвітіння ізодіаметричні, з великими ядрами і щільною цитоплазмою у процесі розвитку насініни вони сплющуються і руйнуються (рис. 4.8 Б,В; 4.9 А). Отже, для *Gladiolus imbricatus* характерний ендотестальний тип насініни (механічний шар формується з внутрішньої епідерми зовнішнього інтегументу), а внутрішній інтегумент втрачає клітинну структуру.

Ендосперм *Gladiolus imbricatus* твердий. Клітини ендосперму – з тонкими стінками і всі сильно радіально витягнуті, живі. Зародок в *Gladiolus imbricatus* займає до $\frac{1}{3}$ насініни, прямий, видовжений (рис. 4.7 А, Б).

Ультраструктуру поверхні насініни у видів роду *Gladiolus* флори України було детально вивчено (Жигалова, Футорна, 2013, 2014; Zhygalova et al., 2014), зокрема, у *Gladiolus imbricatus* виявлені різні типи рельєфу поверхні насінін (від горбкуватого, зморшкуватого до виїмчастого) (Футорна, Жигалова, 2013).

Iris sibirica L.

В досліджених нами популяціях насініни *Iris sibirica* сплюснуті, напівкруглі, круглі, трикутні або яйцеподібні, дрібно зморшкуваті, блискучі, темно-коричневі (рис. 4.6 Г, Д, Е). Довжина насініни в обох популяціях *Iris sibirica* майже однакова і становить 4,6-4,8 мм, ширина – 3,6 мм (табл. 4.2), що відповідає даним

з території України (Сікура, 2014) та дещо менше, ніж за даними з території Росії – довжина 4-6 мм, ширина 4-5 мм (Чугаєва, 2006). В.Н. Чугаєва (2006) та Н.Б. Алексеева (2008) вказують, що насінини *Iris sibirica* мають крило, хоча в нашому матеріалі насінин із крилом не спостерігалось. З.Т. Артюшенко (1990) подає для *Iris sibirica* насінну шкірку губчастого типу. Спеціальні придатки для рознесення насінин мурахами (елайосоми), які описані в інших видів півників (наприклад *Iris heweri* Grey-Wilson & B. Mathew, *I. hoogiana* Dykes), у *Iris sibirica* відсутні. Вага 1000 насінин у *Iris sibirica* 11,8 г, вага однієї насінини – 0,01-0,03 г, що є меншою, ніж за даними В. Н. Чугаєвої (Чугаєва, 2006). Насінини не тонуть у воді тривалий час, за даними цього ж автора, близько одного року.

В *Iris sibirica* зовнішній інтегумент у спермодермі є багатошаровим, а внутрішній – двошаровим (рис. 4.8 Г). Екзотеста складається зі сплосчених клітин з потовщеними клітинними стінками, які зафарбовуються сафраніном в червоний колір вже на стадії цвітіння (рис. 4.8 Д; 4.9 Б). Мезотеста гомогенна, складається з 10-22 шарів паренхімних клітин, розміри яких зменшуються від зовнішнього шару до середини. Найбільш потовщена мезотеста – в ділянці мікропіле і в халазі (рис. 4.8 Г). «Ліпоїдного шару» у вигляді забарвлених клітин у внутрішній частині мезотести, описаного у багатьох видів роду *Iris* (Немирович-Данченко, 1985), у *Iris sibirica* не виявлено.

Ендотеста дрібноклітинна, нездерв'яніла (рис. 4.9 Б). Внутрішній інтегумент в *Iris sibirica* на стадії цвітіння сформований дрібними, дещо сплосченими клітинами. В ділянці мікропіле внутрішній інтегумент потовщений. У зрілій насініні зберігається клітинна структура внутрішнього інтегументу (рис. 4.9 Б). Таким чином, для *Iris sibirica* характерний екзотестальний тип насінини (механічний шар формується з зовнішньої епідерми зовнішнього інтегументу).

Ендосперм в *Iris sibirica* твердий. Клітини ендосперму з тонкими стінками і всі сильно радіально витягнуті, живі. Зародок в *Iris sibirica* займає до $\frac{1}{3}$ насінини, прямий, видовжений (рис. 4.7 В, Г).

Ультраструктура поверхні насінин у видів роду *Iris* також була досить детально вивчена (Алексеева и др., 2011; Жигалова, Футорна, 2015, 2016). У групі безбородих видів роду *Iris*, до якої належить *Iris sibirica*, виявлено велику різноманітність структури насінної шкірки, що пов'язують з екологічною гетерогенністю видів цієї групи, вважаючи трансформацію екзотести і редукцію мезотести основними тенденціями еволюції структури насінної шкірки в межах роду (Кравцова, Жинкина, 2008).

Наші дані підтверджують літературні дані щодо загальної морфології насінин досліджених видів, а також доповнюють їх анатомічними даними. Зокрема нами вперше досліджена анатомічна будова насінини (гістогенез насінної шкірки) і виявлено, що для *Iris sibirica* характерний екзотестальний тип насінини, а для *Gladiolus imbricatus* ендотестальний. Наші дані дозволяють оцінити структуру спермодерми *Iris sibirica* як слабо спеціалізовану, порівняно з іншими видами роду *Iris* (Скрипець, Одінцова, 2020), через відсутність диференціації мезотести і спеціальних придатків.

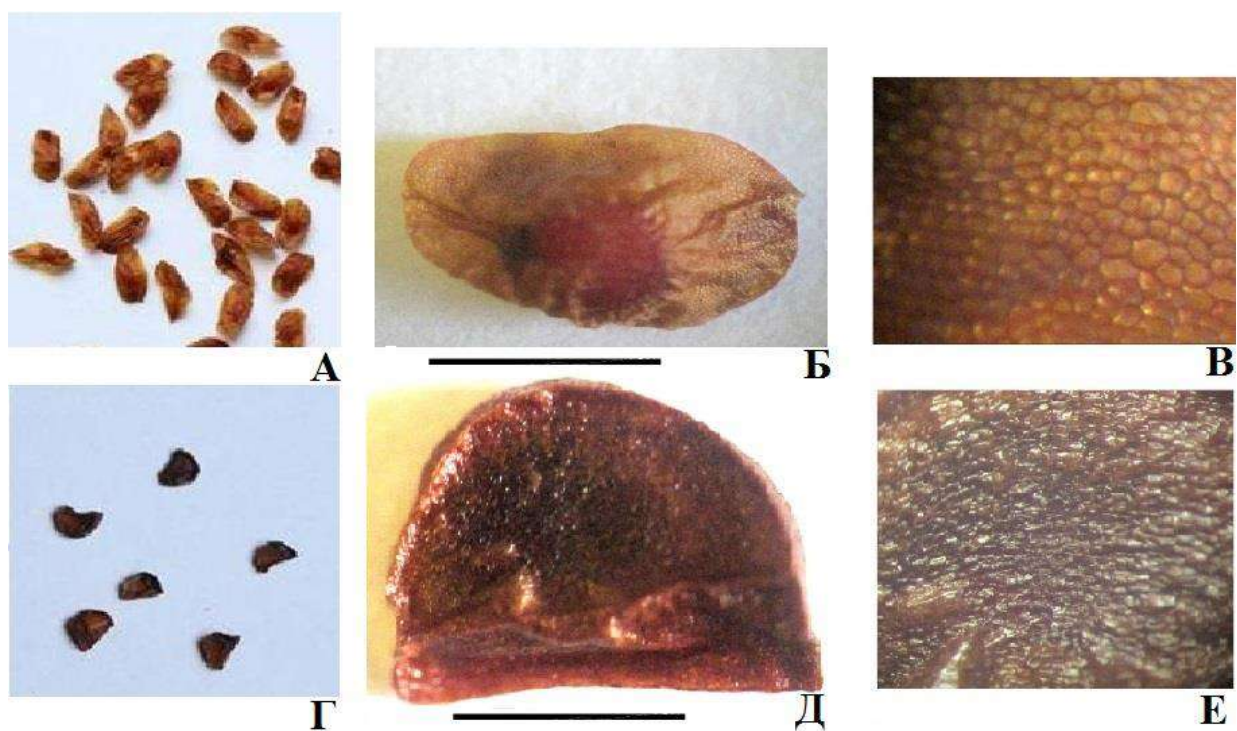


Рис. 4.6 Загальний вигляд насінини та структура поверхні насінної шкірки *Gladiolus imbricatus* (А, Б, В), *Iris sibirica* (Г, Д, Е) та Е – крило. Лінійка 1см

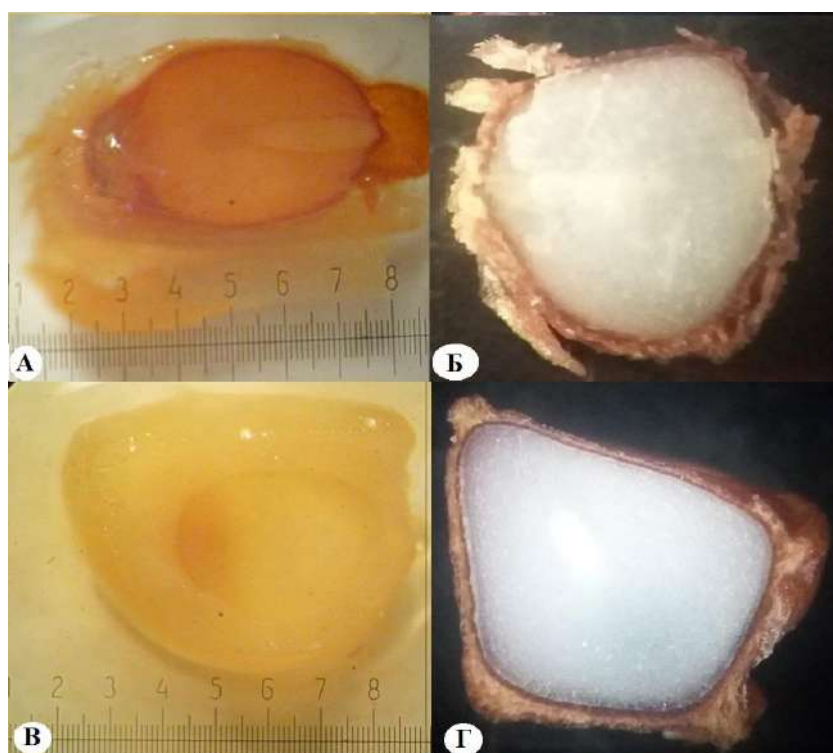


Рис. 4.7 Переріз через насінину *Gladiolus imbricatus* (А, Б) та *Iris sibirica* (В, Г) в період масового плодоношення (А, В) дисемінації (Б, Г) Лінійка 1см

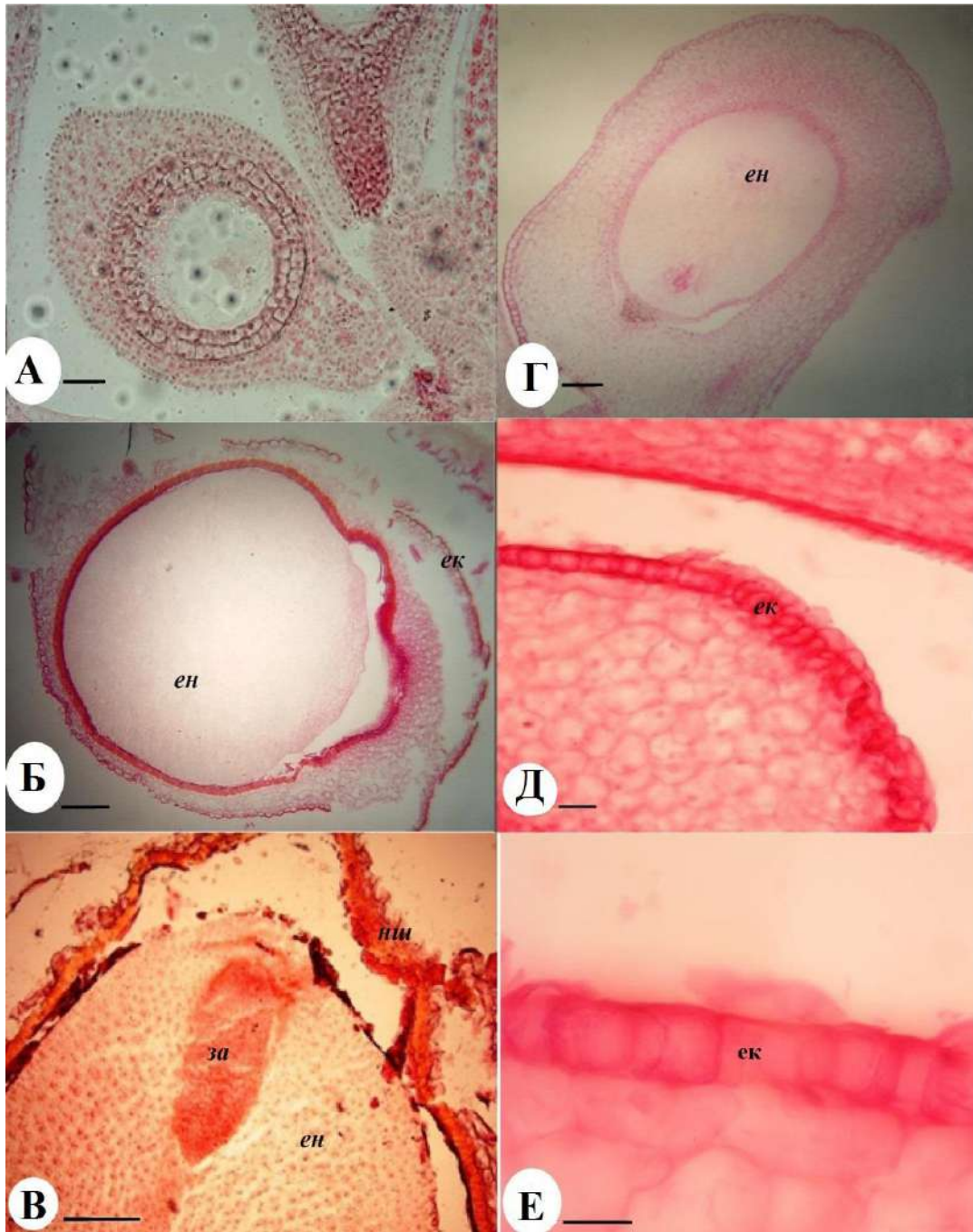


Рис. 4.8 Розвиток насінини *Gladiolus imbricatus* (А-В): переріз (А) через молоду насінину, (Б) через зрілу насінину та фрагмент зрілої насінини з зародком (В). Розвиток насінини *Iris sibirica* (Г-Е): переріз через молоду насінину (Г), фрагмент насінної шкірки в ділянці халази (зверху помітний здерев'янілий ендоспермій) (Д) та фрагмент насінної шкірки в ділянці антирафе (Е); ек – екзотеста, ен – ендосперм, за – зародок, нш – насінна шкірка. Лінійка: А, Г – 200 мкм, Б, В – 100 мкм, Д, Е – 50 мкм.

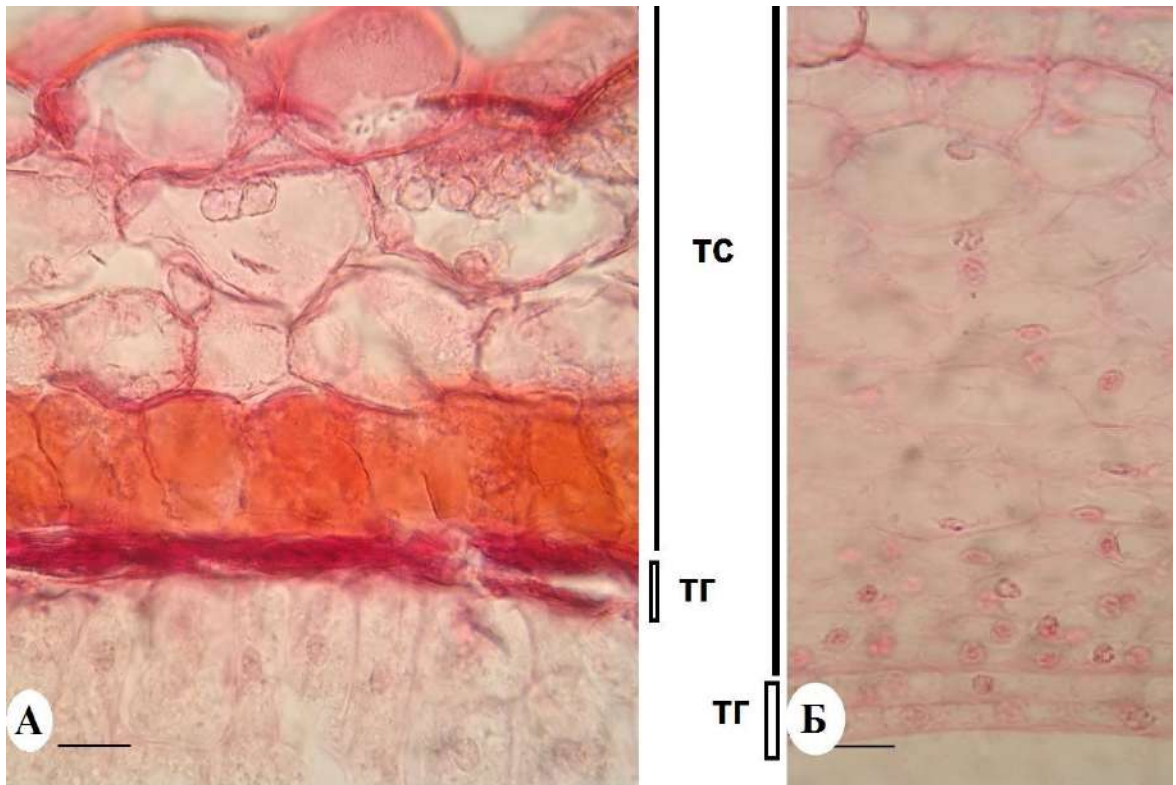


Рис. 4.9 Структура насінної шкірки *Gladiolus imbricatus* (А) та *Iris sibirica* (Б): тг – тегмен, тс – теста. Лінійка 50 мкм.

4.3. Плодоношення та насіннєва продуктивність

Gladiolus imbricatus L.

Період плодоношення в обох популяціях *Gladiolus imbricatus* довгий і накладається на період бутонізації та цвітіння в межах одного суцвіття. Даний період триває в середньому 40-60 діб і спостерігається з липня по серпень. Ми здійснили періодизацію процесів плодоношення і встановили 5 стадій (табл. 4.3), які мають різну тривалість. Масове плодоношення триває 10–15 діб.

На одному генеративному пагоні в нижній частині суцвіття утворюється від 4-ох до 6-ти сформованих плодів та у верхній частині суцвіття від 3-ох до 5-ти плодів, що не розкриваються. На одній з популяцій (с. Кострино, Закарпатська область) нами було проведено дослідження динаміки плодоношення протягом 4-ох років. В результаті ми спостерігали, що у середньому один генеративний пагін формує 10,35 квіток та 5,42 плодів. У 2015 році ми спостерігали найменшу кількість квіток та плодів у суцвітті. Коефіцієнт плодоцвітіння обрахували як співвідношення кількості коробочок до кількості квіток в одному суцвітті (Злобин и др., 2013). В досліджуваній популяції *Gladiolus imbricatus* найменший коефіцієнт плодоцвітіння у 2013 дорівнював 47%, а найбільший – у 2015 році – 59 %. У 2015 році в суцвітті була найменша кількість квіток та плодів, але показник плодоцвітіння – найвищий.

Таблиця 4.3

Періодизація плодоношення *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L.

Періоди (добы)	<i>Gladiolus imbricatus</i>	<i>Iris sibirica</i>
Тривалість плодоношення	40-60	60-80
В'янення оцвітини	8-10	7-10
Опадання оцвітини	1	1
Масове плодоношення	10-15	10-15
Побуріння плоду	10-12	10-15
Розкривання плоду	5	10

Коефіцієнт насінневої продуктивності рослин *Gladiolus imbricatus*, що характеризує життєвість виду в конкретних умовах оселища, виявився високим і досить стабільним. Його значення коливалися в межах 85–99 % протягом періоду дослідження. У 2015 році коефіцієнт насінневої продуктивності рослин становив 99 %. Потенційна та фактична насіннева продуктивність впродовж років дослідження збільшується (рис. 4.10). Проведений порівняльний аналіз насінневої продуктивності за роками свідчить про те, що одночасно зі збільшенням віку рослин спостерігаємо підвищення потенційної та фактичної насінневої продуктивності рослин *Gladiolus imbricatus*.

Таблиця 4.4

**Показники насінневої продуктивності
Gladiolus imbricatus L. та *Iris sibirica* L.**

Назва виду	Період	Середня кількість, шт		ПНП особини, шт.	ФНП особини, шт.	КНП, %
		Насінин в одному плоді	Насінних зачатків в одному плоді			
<i>G. imbricatus</i>	2013	19 ± 0,9	34 ± 0,8	601 ± 21,1	510 ± 56,7	85
	2014	15 ± 2,5	28 ± 1,2	663 ± 65,5	646 ± 34,6	97
	2015	21 ± 1,1	31 ± 1,6	735 ± 65,4	726 ± 46,8	99
	2016	18 ± 1,5	38 ± 1,2	845 ± 44,6	807 ± 28,7	92
<i>I. sibirica</i>	2014	37 ± 8,4	70 ± 9,7	1404 ± 54,8	734 ± 47	52
	2015	38 ± 9,3	71 ± 9,7	1413 ± 54,1	761 ± 34,9	54
	2016	42 ± 5,2	72 ± 8,6	1363 ± 62,1	801 ± 67,4	59

Примітка: ПНП – потенційна насіннева продуктивність, ФНП – фактична насіннева продуктивність, КНП – коефіцієнт насінневої продуктивності.

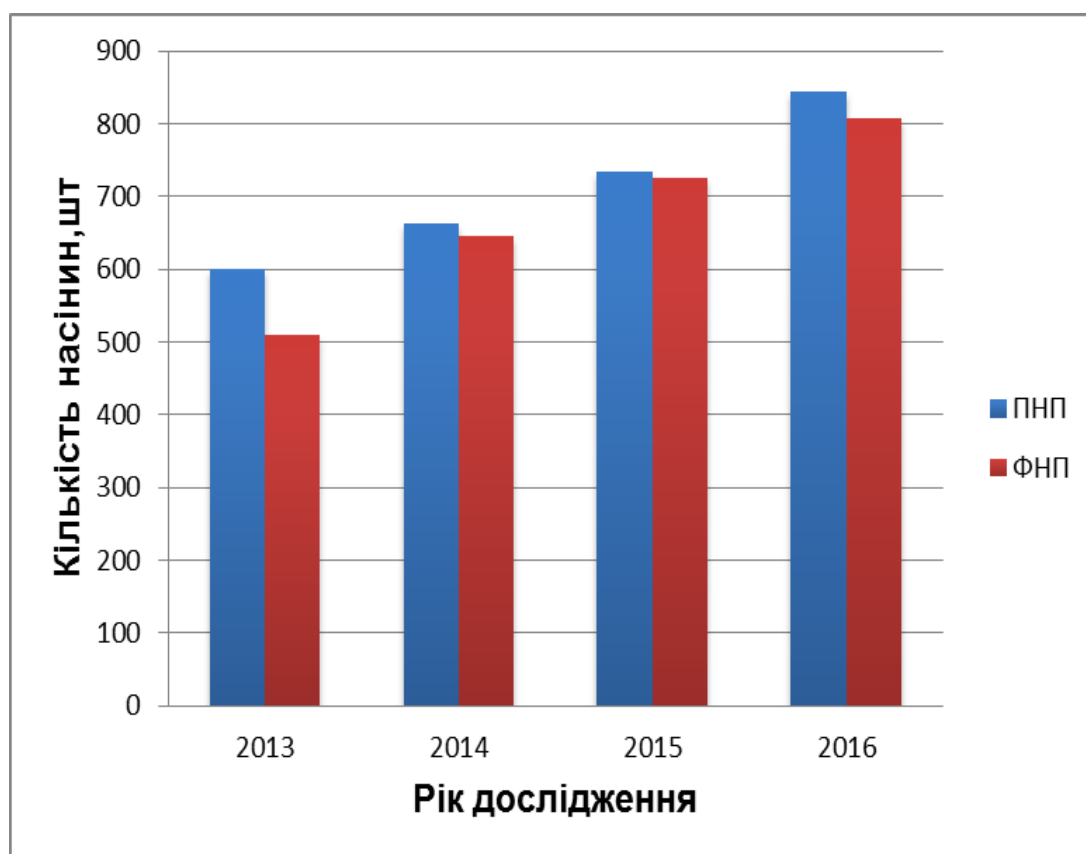


Рис. 4.10 Динаміка росту насінневої продуктивності *Gladiolus imbricatus* L.: ПНП – потенційна насіннева продуктивність, ФНП – фактична насіннева продуктивність

Iris sibirica L.

В обох популяціях плодоношення в *Iris sibirica* триває довго: 2-3 місяці (60-80 діб), з червня по серпень (табл. 4.3). Цей період для однієї особини накладаються зі стадією бутонізації та цвітіння. Початок плодоношення фіксували за опаданням оцвітини в першій квітці, що відбувається через 7-10 днів після в'янення (табл. 4.3). Масове плодоношення триває 10-15 діб (табл. 4.3). Кінець плодоношення – друга декада серпня, що фіксували за опаданням насінин у ґрунт. На одному генеративному пагоні утворюється від двох до п'яти сформованих плодів. Протягом трьох років на одній з популяції (с. Ролів, Львівська область) ми проводили комплексні дослідження динаміки плодоношення. В середньому за три роки один генеративний пагін формує 3,6

квіток та 2,5 плодів, проте в умовах культури за даними Прокопчук В.М. (Прокопчук, Ярмоленко, 2012) генеративний пагін формує 2,5 квіток та 2,3 плодів. В 2016 році ми виявили велику кількість квіток на генеративних пагонах – $3,9 \pm 1,2$, та значно меншу кількість плодів – $2,4 \pm 0,9$, порівняно з попередніми роками. Показник плодоцвітіння *Iris sibirica* зафіксовано найменший в 2016 році та найвищий – в 2015 році (табл. 4.4).

Коефіцієнт насінневої продуктивності *Iris sibirica* виявився високим і досить стабільними. Його значення коливаються в межах 52-59%, що свідчить про сприятливі умови росту для даного виду в популяції (табл. 4.5). За даними Прокопчук В.М., Т.С. Ярмоленко та Швець Т.А. (Прокопчук, Ярмоленко, 2012; Швець, 2005, 2006, 2006) в умовах культури, у *Iris sibirica* коефіцієнт насінневої продуктивності становить близько 75,5 %, що є дещо вищим від наших даних. Відзначимо, що за даними Подорожного Д.С. (Подорожний, 2013) фактична насіннева продуктивність в умовах п-ва Крим (Демерджи-яйла) становить 3279, що значно більше за наші дані.

Таблиця 4.5

Ефективність плодоутворення у *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L.

Назва виду	Період	Фактична середня кількість, шт.		Плодоутворення (%)
		квіток в одному суцвітті	плодів в одному суцвітті	
<i>G. imbricatus</i>	2013	$10,8 \pm 2,5$	$5,2 \pm 1,3$	47
	2014	$12,0 \pm 1,7$	$6,0 \pm 1,2$	50
	2015	$8,5 \pm 2,5$	$5,0 \pm 1,9$	59
	2016	$10,1 \pm 2,1$	$5,5 \pm 1,4$	54
<i>I. sibirica</i>	2014	$3,7 \pm 0,9$	$2,6 \pm 0,7$	70
	2015	$3,2 \pm 1,5$	$2,6 \pm 1,2$	81
	2016	$3,9 \pm 1,2$	$2,4 \pm 0,9$	62

Проте аналізуючи динамку насінневої продуктивності за роками, ми спостерігали зниження потенційної та фактичної насінневої продуктивності рослин (рис. 4.11). Можливо, це пов'язане з інтенсивним заростанням популяції та біотичною зміною умов середовища.

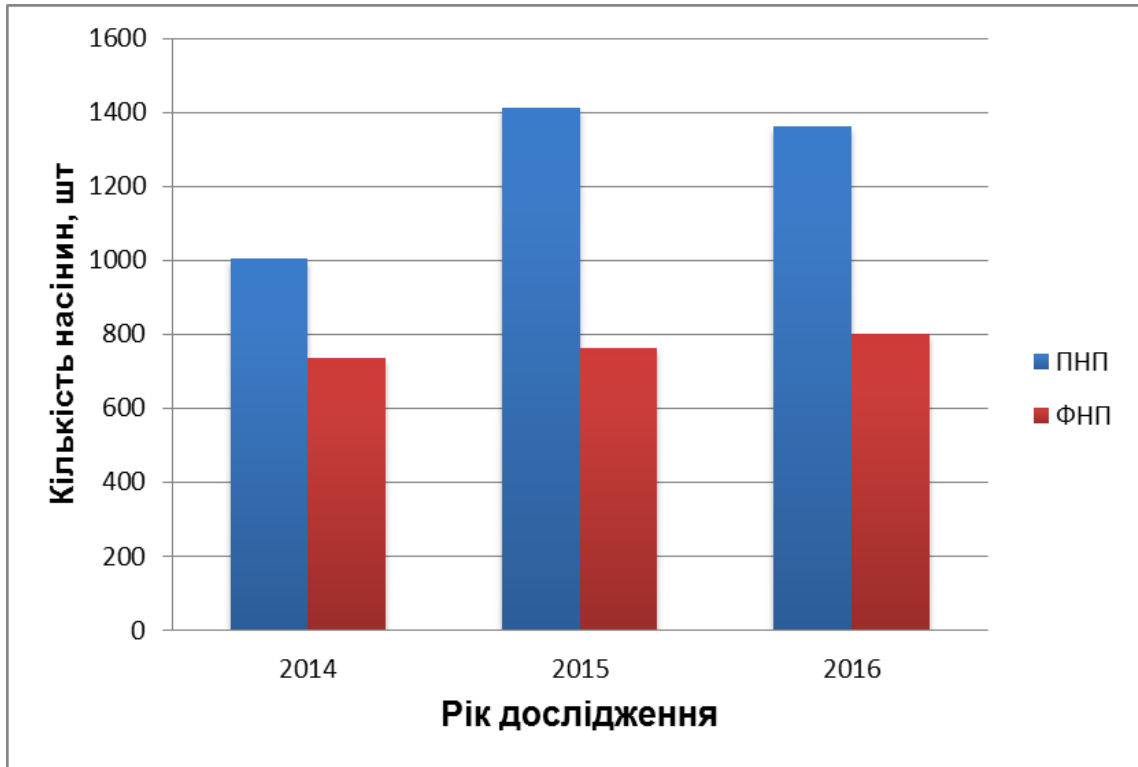


Рис. 4.11 Динаміка росту насінневої продуктивності *Iris sibirica* L.: ПНП – потенційна насіннева продуктивність, ФНП – фактична насіннева продуктивність.

Проте незважаючи на низький коефіцієнт плодоцвітіння та зниженням потенційної та фактичної насінневої продуктивності, коефіцієнт насінневої продуктивності *Iris sibirica* досить високий.

4.4. Схожість насінин

Gladiolus imbricatus L.

Процес насінневого відтворення, який є завершальним етапом репродуктивного процесу й відображає біотичну результативність усіх попередніх процесів репродуктивного циклу особин, безпосередньо залежить від показників насінневої продуктивності та схожості насінин. Схожість насіння і його здатність до проростання – є основою успішного розмноження виду у природних умовах. Здатність до насінневого поновлення залежить не лише від його кількості (урожаю), а й від якості. Для дослідження ми взяли насіння з популяції 1 (с. Кострино, Закарпатська область). Пророщування насінин ми здійснювали за різних умов: в лабораторних умовах (на підвіконнику), в умовах зниженої температури (холодильник), в природних умовах (за вікном), в умовах підвищеної температури (термостат) (рис. 4.13; 4.14). Ми виявили, що насіння *Gladiolus imbricatus* проростає тільки в лабораторних умовах через 15 діб після посіву, з 5% проростання. Проросток через 40 діб має довжину кореня 15 мм і перший листок (перші листки) завдовжки 1 мм. На 60-ту добу проросток загниває.

Iris sibirica L.

Досліджуючи схожість насінин *Iris sibirica* за різних умов ми виявили, що насінини проростають в лабораторних та природних умовах (рис. 4.14). В природних умовах насінини проростають через 18 діб з низьким відсотком проростання. В лабораторних умовах насінини проростають через 16 діб (табл. 4.7).

Схожість зібраного насіння *Iris sibirica* L.

Умови	№	Початок проростання, доба	Схожість насіння, (%)	Середнє значення схожості насіння, (%)
Кімната	1	17	14	50
	2	16	18	
	3	18	13	
Природні умови	1	5	5	5

Через 20 діб після посіву ми виявили 4 пророслі насінини, через 25 діб – 21 насінину, через 40 діб – 34 насінини, через 60 діб – 45 насінин (табл. 4.8) (рис. 4.14).

Через 20 діб після посіву насінини мають головний корінь завдовжки від 2 до 10 мм. Через 25 діб насінини мають головний корінь завдовжки від 10 до 18 мм та перший листок завдовжки від 1 до 6 см. В подальшому, через 40 діб насінини мають головний корінь завдовжки від 10 до 18 мм, перший листок завдовжки від 1 до 6 см та другий листок завдовжки від 2 до 17 мм. Через 60 діб після посіву формуються проростки з головним та додатковим коренем та двома листками. Довжина головного кореня – від 15 до 40 мм, додаткового – від 10 до 15 мм, першого листка – від 14 до 38 мм, другого – від 5 до 28 мм (табл. 4.9). Через три місяці після посіву проростки мали довжину кореня від 50 до 60 мм, листка – від 60 до 180 мм (рис.4.15).

**Інтенсивність проростання насіння *Iris sibirica* L.
в лабораторних умовах**

Повторність	Проросло насінин, % на добу			
	20-у	25-у	40-у	60-у
1	1	7	9	14
2	2	7	15	18
3	1	7	10	13
Середнє	4	21	34	45

За даними Швець Т.А. (Швець, 2006) схожість *Iris sibirica* в ґрунті спостерігаються на 6-7 місяць після посіву, проте вона вища в підзимовий період, порівняно з весняним. Зокрема автор вказує, що схожість насіння зберігається протягом 3 років (Швець, 2006). А за даними Чугаєвої В.Н. (Чугаєва, 2002) схожість насіння є значно вищою з нижніх коробочок суцвіття, ніж з верхніх. Тож слід відзначити, що схожість насінин в лабораторних умовах за нашими даними досить низька і становить близько 50%. За даними Подорожного Д.С. (Подорожний, 2013) висока насіннева продуктивність та схожість насінин (близько 90%) *Iris sibirica* є ефективними, хоча з огляду на структуру ценопуляції слід зауважити, що сприятливі умови для насінневого розмноження є в середньому раз у 5-7 років. Те, що в дослідженій нами популяції *Iris sibirica* насіннева продуктивність та схожість насінин становлять близько 50%, свідчить про те, що відтворення популяції насінневим способом є низьким. Тож основним способом розмноження є вегетативне, яке в репродуктивному циклі *Iris sibirica* може бути основною причиною гальмування насінневого відтворення цього виду та однією з причин зниження адаптивних властивостей і зменшення чисельності його популяцій.

Морфометричні показники інтенсивності проростання насіння

Iris sibirica

Доба проростання	Морфометричні показники			
	Довжина кореня, мм		Довжина листка, мм	
	головного	додаткового	першого	другого
20	6	–	–	–
	5	–	–	–
	2	–	–	–
	10	–	–	–
25	10	–	6	–
	15	–	5	–
	13	–	3	–
	10	–	2	–
	10	–	1	–
	18	–	1	–
	15	–	1	–
40	25	–	15	5
	30	–	15	5
	12	–	7	7
	20	–	9	7
	25	–	20	4
	10	–	5	3
	12	–	10	7
	23	–	6	4
	12	–	6	4
	12	–	4	2
	30	–	38	12
	25	–	15	5
	21	–	19	17
	17	–	23	10
	10	–	10	7
60	40	15	30	28
	30	10	15	7
	25	10	15	13
	30	15	30	15
	40	10	40	10
	15	10	25	10
	20	15	14	5

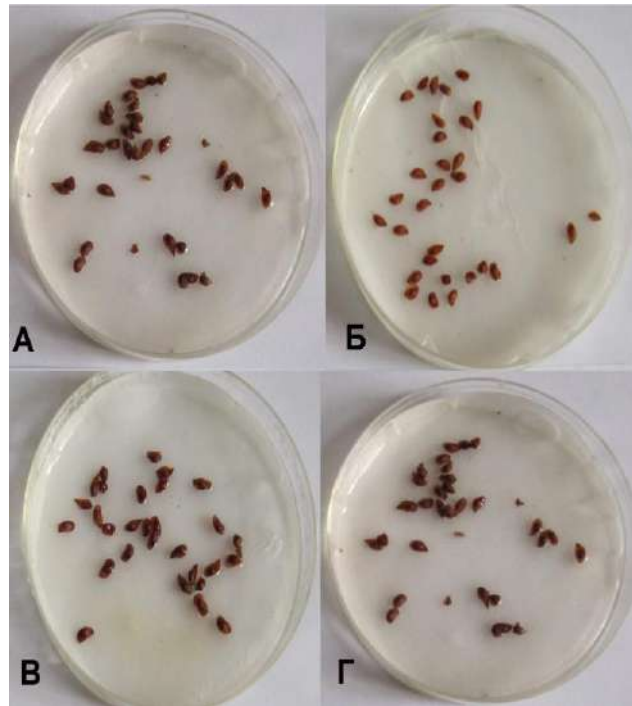


Рис. 4.12 Схожість насінин *Gladiolus imbricatus* L.: **А** – в лабораторних умовах, **Б** – в умовах зниженої температури, **В** – в природних умовах, **Г** – в умовах підвищеної температури.

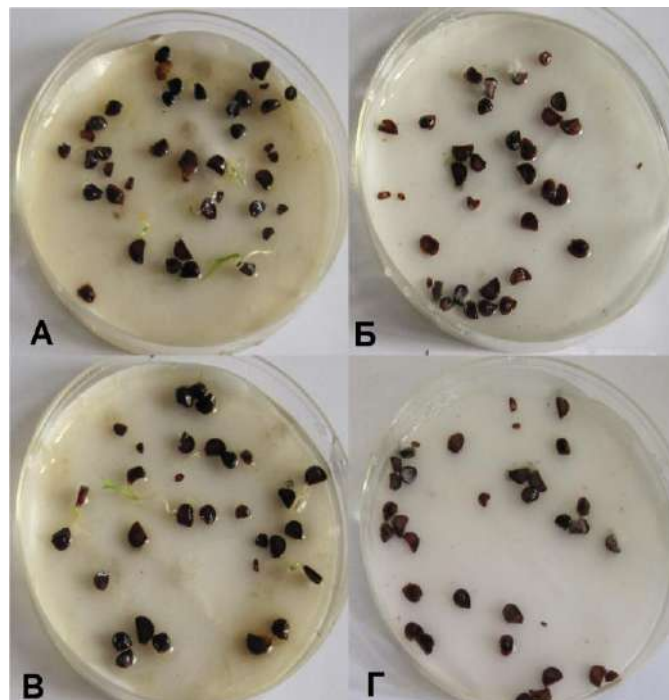


Рис. 4.13 Схожість насінин *Iris sibirica* L.: **А** – в лабораторних умовах, **Б** – в умовах зниженої температури, **В** – в природних умовах, **Г** – в умовах підвищеної температури

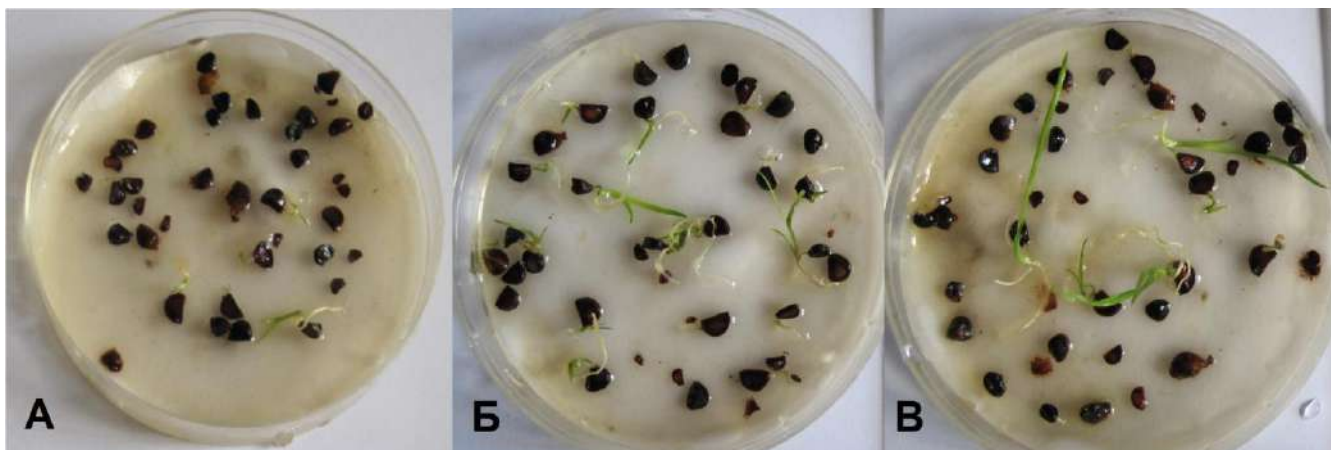


Рис. 4.14 Схожість насінин *Iris sibirica* L. в лабораторних умовах: **А** – через 20 діб, **Б** – через 40 діб, **В** – через 60 діб після проростання



Рис. 4.15 Проросток *Iris sibirica* L. через 90 діб після проростання

Таким чином в розділі представлені результати мікроскопічного дослідження плоду та насінини на різних стадіях розвитку *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*. Вперше виявлені особливості морфогенезу і гістогенезу перикарпію та вивчена структура насінної шкірки, особливості розкривання плодів.

В *Gladiolus imbricatus* характерна коробочка *Lilium*-типу зі здерев'янілим ендокарпієм. Виявлені виражене гістологічне зонування перикарпію, рання лігніфікація ендокарпію та раннє і швидке формування дорзальних щілин в перикарпії. Встановлено, що для *Gladiolus imbricatus* характерний дорзовентральний (стулчастий) спосіб розкривання плоду.

Встановлено, що в *Gladiolus imbricatus* тип насінини ендотестальний, тобто механічний шар формується з внутрішньої епідерми зовнішнього інтегументу. Високо спеціалізованими ознаками спермодерми *Gladiolus imbricatus* є формування крила зовнішнім інтегументом, малошарова мезотеста та руйнування клітинної структури внутрішнього інтегументу.

У *Gladiolus imbricatus* виявлені наступні пристосування для рознесення насінин: мала вага насінини, оперізуюче крило, прикріплення насінини у верхній половині коробочки, довгі щілини розкривання коробочки. Ці особливості сприяють ефективному поширенню насінин шляхом автохорії, балістохорії та анемохорії.

Незважаючи на низький коефіцієнт плодоцвітіння, насіннева продуктивність *Gladiolus imbricatus* в умовах Закарпаття дуже висока. Під час проведення експериментів насінини *Gladiolus imbricatus* проросли тільки в лабораторних умовах.

Для *Iris sibirica* характерна коробочка *Lilium*-типу зі здерев'янілим ендокарпієм, формування якого відбувається в період розкривання плоду.

В *Iris sibirica* нами були виявлені два способи розкривання плодів: дорзовентральний (стулчастий) та дорзальний (щілинний) спосіб розкривання плоду, при якому стулки залишаються з'єднаними знизу і зверху.

Встановлено, що в *Iris sibirica* екзотестальний тип насінини з товстою насінною шкіркою (механічний шар формується з зовнішньої епідерми зовнішнього інтегументу).

В *Iris sibirica* будова насінини і плоду забезпечує дисемінацію лише шляхом балістохорії, в результаті чого насінини осідають на ґрунт поруч з материнською особиною.

Рознесення насінин на незначну відстань сприяє майбутньому схрещуванню генетично подібних, сусідніх особин в межах клону або між батьківськими і дочірніми особинами (віцинізм).

Дальність рознесення насінин *Iris sibirica* у дослідженому локалітеті здебільшого не перевищує висоти генеративного пагона, що означає осідання насінин в межах впливу материнської особини. Як свідчать дані також і інших авторів (Kostrakiewicz, 2008), проростки *Iris sibirica* зазнають значної конкуренції з боку дорослих генеративних особин, і ювенільні особини насінневого походження з'являються лише по периферії клонів, або в проміжках між генеративними пагонами. Таким чином, старіння клонів і віцинізм є основними причинами гальмування насінневого відтворення рамет *Iris sibirica*.

Насіннева продуктивність та схожість насінин *Iris sibirica* становлять близько 50%, що говорить про те, що відтворення популяції насінневим способом є низьким. Тож основним способом розмноження є вегетативне, яке в репродуктивному циклі *Iris sibirica* може бути основною причиною гальмування насінневого відтворення та однією з причин зниження адаптивних властивостей і зменшення чисельності його популяцій.

При написанні даного розділу були використані наступні посилання:

Скрипець Х. Анатомічна структура оплодня *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.) / Х. Скрипець, А. Одінцева // Сучасна фітоморфологія / Modern

Phytomorphology. – 2014. – Т. 6. – С. 257-258. (Дисертантом отримані препарати та підготований текст статті).

Скрипець Х.І. Морфологічна будова плоду і насінини *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. у зв'язку із способами дисемінації / Х. Скрипець, А. Одінцова // Біологічні системи. – 2015. – Т. 7. Вип. 1.– С. 93-96. (Дисертантом отримані препарати та підготований текст статті).

Скрипець Х. І. Анатомічна структура насінини *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae) / Х. І. Скрипець // Актуальні проблеми ботаніки та екології: збірник тез міжнародної конференції молодих учених, присвяченої 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова (15-20 вересня 2015 р.). – Полтава, 2015. – С. 59.

Скрипець Х. Насіннева продуктивність *Gladiolus imbricatus* L. в умовах Закарпаття / Х. Скрипець// VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я: зб. тез (19 травня 2015 р.). – Херсон, 2015. – С. 132-133.

Скрипець Х. І. Одінцова А. В Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae). *Український ботанічний журнал*. 2020. Т. 77, № 3. С. 210–224.

РОЗДІЛ 5. ПОПУЛЯЦІЙНІ АСПЕКТИ І ЗАКОНОМІРНОСТІ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛУ

5.1. Сезонні ритми розвитку

Gladiolus imbricatus L.

Для аналізу репродуктивного циклу доцільно дослідити повний етап сезонного розвитку рослин, оскільки сезонна біоритмічність є одним з найважливіших показників, які характеризують біологічні особливості і ступінь адаптації рослин до абіотичних чинників довкілля.

Ми встановили, що тривалість вегетаційного періоду *Gladiolus imbricatus* складає 180-185 діб (табл. 5.1). Вегетаційний період починається з появи перших листків і закінчується повним їх опаданням (рис. 5.1). Початок вегетації пов'язаний з переходом середньодобових температур через відмітку $+5^{\circ}\text{C}$, після чого починають формуватися листки завдовжки 10-20 см (рис. 1-3). Якщо ж після початку вегетації протягом тривалого періоду спостерігається підвищення температури до $+15^{\circ}\text{C}$, то настає бутонізація (рис. 1-3). Бутонізація триває 22-29 діб: з другої декади травня по другу декаду червня (табл. 5.1). Вона починається з утворення потовщення в пазухах двох листків, після чого настає період формування бутонів і утворюється дворядна колосоподібна китиця з першими нижніми бутонами, оберненими в одну сторону. Масова бутонізація спостерігалась при переході температури через відмітку $+20^{\circ}\text{C}$ (рис. 5.2, 5.4). Під час масової бутонізації всі бутони суцвіття дворядної колосоподібної китиці вигинають вісь суцвіття та обертаються в одну сторону.

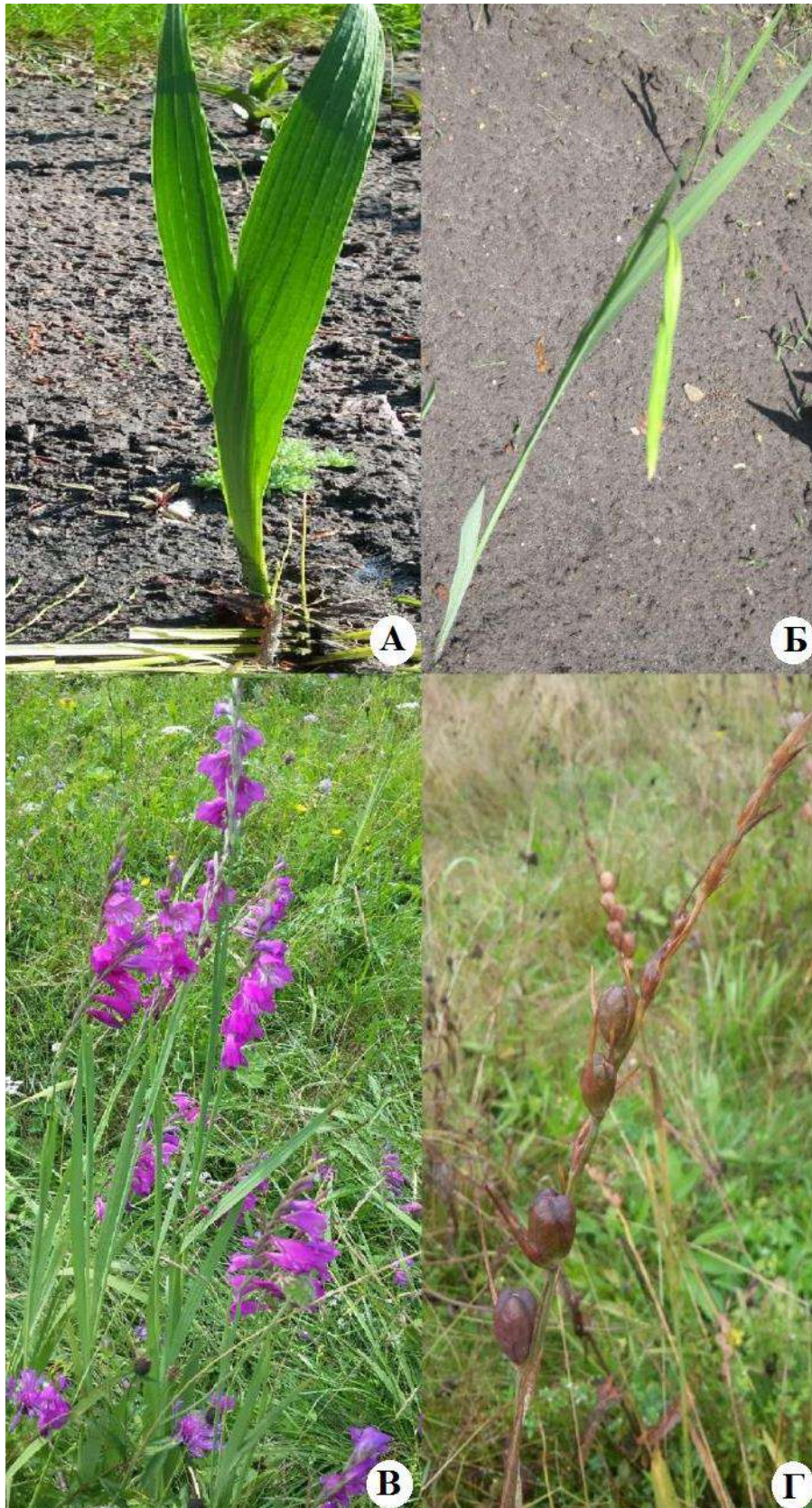


Рис. 5.1 Фенофази *Gladiolus imbricatus* L.: А – початок вегетації, Б – бутонізація, В – цвітіння, Г – плодоношення

Періодизація фенологічних станів *Gladiolus imbricatus* L.

Показник		Рік спостережень та час проходження фаз і підфаз					
Основна фаза	Підфаза	2014		2015		2016	
Вегетативна	Утворення перших листків	15.04	16	20.04	21	25.04	16
	Повне залиствлення	30.04		10.05		10.05	
Бутонізація	Набубнявіння квіткових бруньок	15.05	29	25.05	22	20.05	22
	Формування бутонів	25.05		02.06		30.05	
	Масова бутонізація	12.06		15.06		10.06	
Цвітіння	Початок цвітіння	05.06	40	10.06	36	05.06	41
	Масове цвітіння	25.06		30.06		25.06	
	Відцвітання	14.07		15.07		15.07	
Плодоношення	Початок плодоношення	01.07	71	25.06	62	12.06	70
	Масове плодоношення	10.07		05.07		10.07	
	Побуріння плоду	02.08		05.08		01.08	
	Початок дисемінації	30.08		25.08		25.08	
	Кінець плодоношення	10.09		25.08		20.08	
Тривалість вегетаційного періоду		156		141		149	

Цвітіння популяції триває 36-41 доби – з першої декади червня по другу декаду липня (табл 5.1). Початок цвітіння фіксували при зацвітанні першої квітки у першій декаді червня. Масове цвітіння спостерігали при цвітінні 70% особин в популяції. Температура в цей період становила близько +30°C (рис. 1-3). Відцвітання популяції фіксували за відцвітанням останньої квітки в популяції в середній декаді липня. Плодоношення – це найдовший період фенологічного розвитку, який триває 62-71 добу, з початку липня до кінця серпня. Початок плодоношення починається після опадання оцвітини на першій квітці. Масове плодоношення відзначали за утворенням плодів зеленого кольору і збільшенням їх розміру. Фаза пожовтіння плодів співпадала з утворенням 50% жовтих плодів. Далі настає дисемінація: розкривання коробочок та розсіювання насінин. Кінець плодоношення співпадає з кінцем періоду дисемінації і настає з повним

висипанням насінин з коробочки. Кінець вегетації настає з утворенням перших пожовтілих листків. Завершення періоду вегетації рослин пов'язане з відмиранням квітконосів.

У вегетативному циклі накладаються окремі фенологічні фази, такі як бутонізація, цвітіння та плодоношення. Проводячи спостереження протягом трьох років за періодом вегетації *Gladiolus imbricatus*, ми прийшли до висновку, що його тривалість залежить від температурного режиму. Ми спостерігали, що в 2015 та 2016 рр. період вегетації був коротший, порівняно з тим, коли температура повітря протягом цвітіння і плодоношення сягала близько +30°C (рис. 5.2, 5.3), а в 2014 – близько +25°C (рис. 5.4).

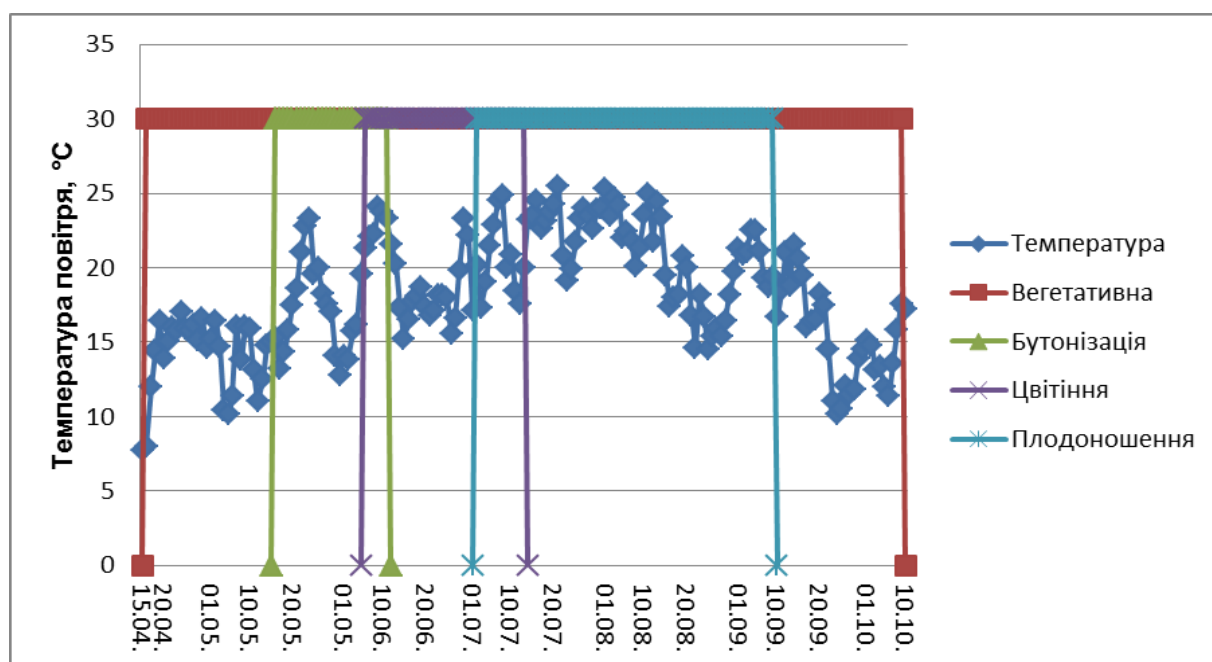


Рис. 5.2 Динаміка проходження фенологічних фаз *Gladiolus imbricatus* L. у 2014 р., зумовлена температурним режимом повітря

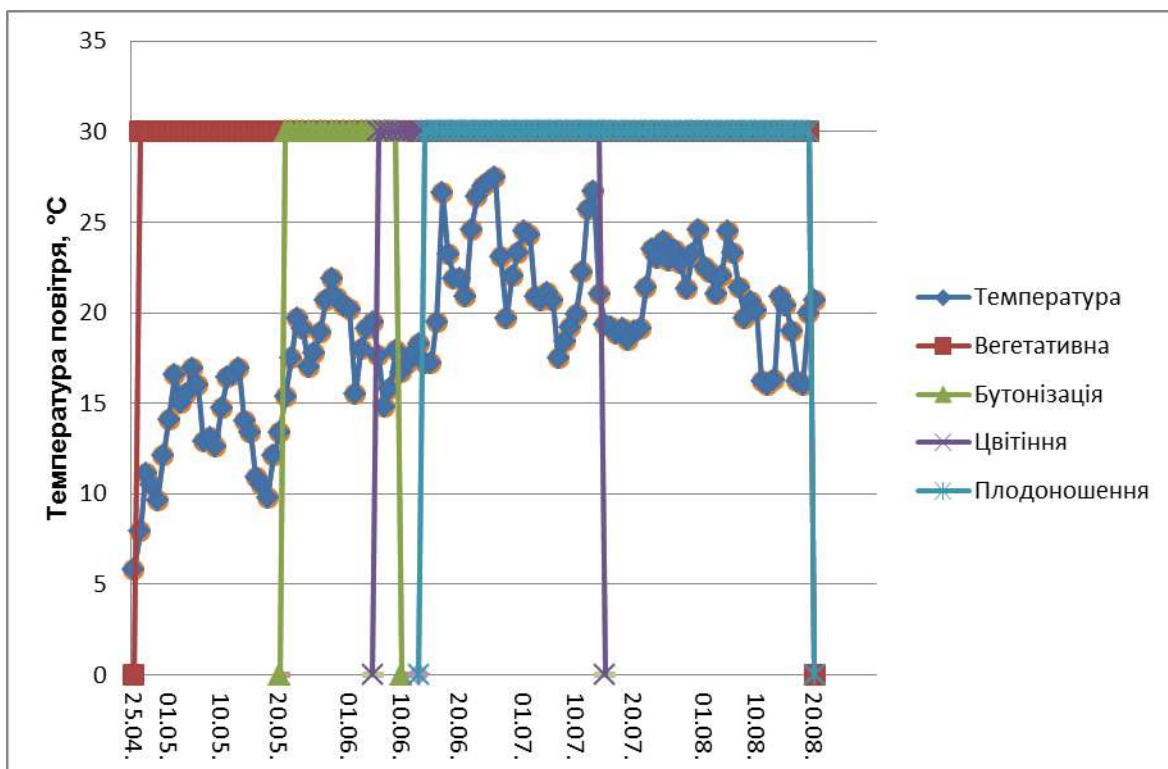


Рис. 5.3 Динаміка проходження фенологічних фаз *Gladiolus imbricatus* L. у 2015 р., зумовлена температурним режимом повітря

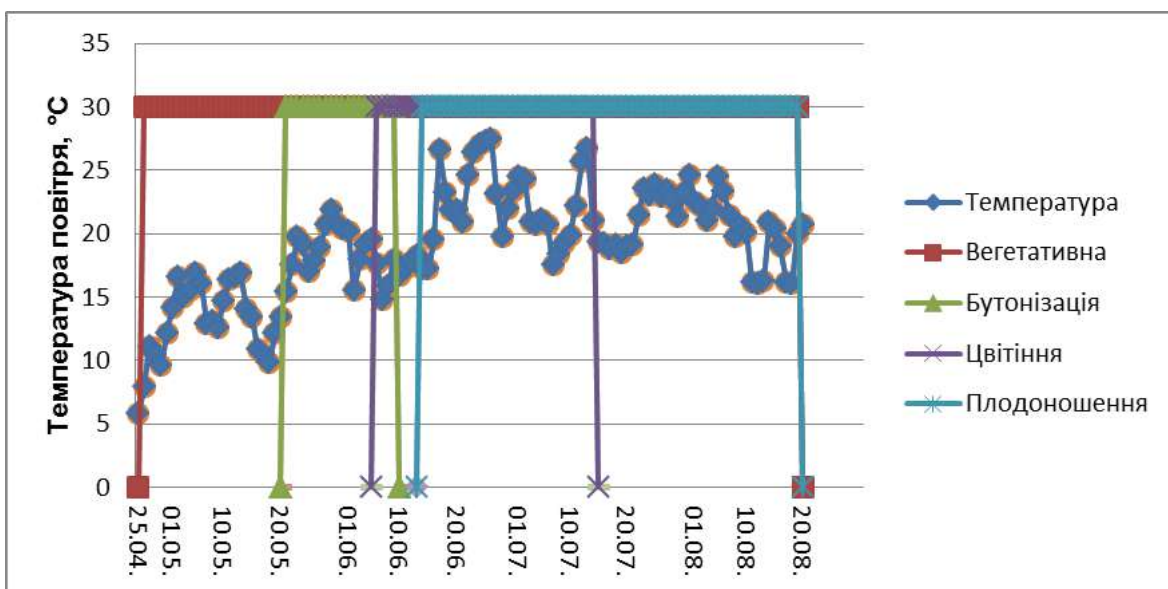


Рис. 5.4 Динаміка проходження фенологічних фаз *Gladiolus imbricatus* L. у 2016 р., зумовлена температурним режимом повітря

За даними 3-річних спостережень, для розвитку та проходження кожної фази характерне певне значення середньої температури. Так, для фенофази "Бутонізація" значення середньої температури становить 15,9-19,6° С, "Цвітіння" – 17,6-22,2° С, "Плодоношення" – 19,1-24,8° С (рис. 5.5). Як видно на рис. 5.2, в 2014 році спостерігалось погіршення погодних умов, у зв'язку з чим проходження вегетаційного періоду було довшим, ніж в 2015 та 2016 рр. (табл. 5.1).

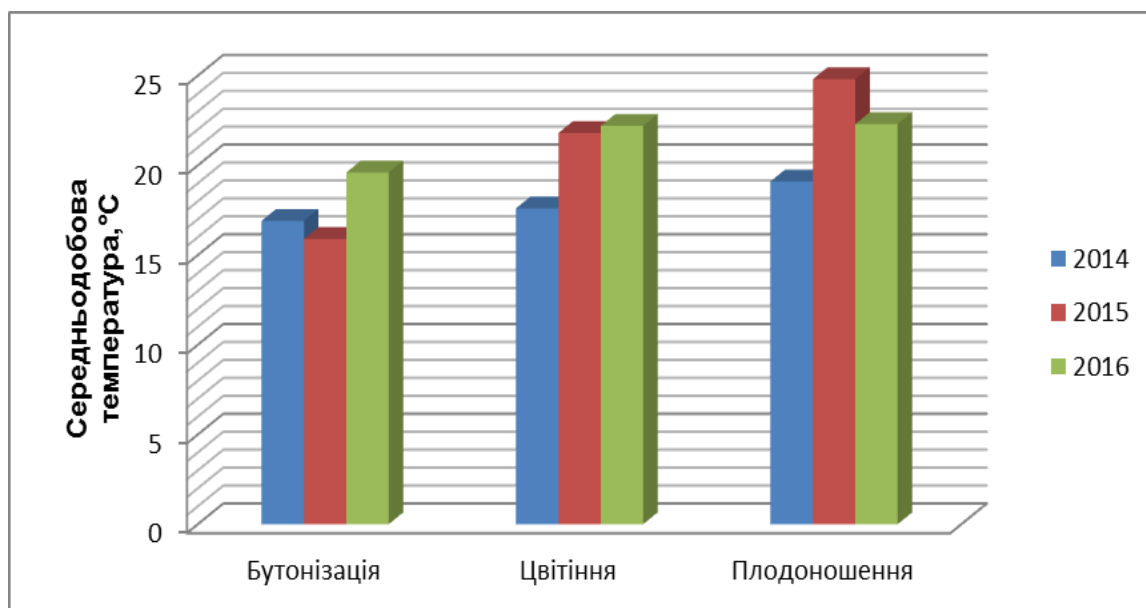


Рис. 5.5 Середні температурні показники фенофаз *Gladiolus imbricatus* L. впродовж спостережень з 2014 по 2016 рр.

За літературними даними (Белан, 2014, 2014), для близького виду *Gladiolus tenuis* M. Vieb. встановлено, що вегетація починається в середньому на початку травня. Початок фази бутонізації припадав на кінець травня – перші дні червня. Цвітіння рослин *Gladiolus tenuis* починалося в першій декаді червня, плодоношення – з другої половини червня, а висипання насіння спостерігалось в середині липня – другій декаді серпня. Нами подібна тенденція виявлена і для особин *Gladiolus imbricatus*, крім етапу висипання насінин, яке спостерігали в кінці серпня. Тож, можна зробити висновок, що у *Gladiolus tenuis* та *Gladiolus imbricatus* фенологічні процеси проходять майже в однаковий час, що говорить

про їх близьку екологічну наближеність. Отже, за результатами фенологічних спостережень встановлено, що особини *Gladiolus imbricatus* в наших умовах добре ростуть, розмножуються і впродовж років досліджень зберігають притаманний виду ритм розвитку.

***Iris sibirica* L.**

Встановлено, що тривалість вегетаційного періоду у *Iris sibirica* триває 187-246 діб. Вегетаційний період популяції починається з утворенням перших листків та закінчується їх опаданням (рис. 5.6). Для *Iris sibirica* вегетаційний період сильно залежить від погодних умов. Вегетація починається з переходом середньодобових температур через відмітку $+5^{\circ}\text{C}$, після чого у куртині утворюються перші листки заввишки 10-20 см. Повне залиствлення настає з утворенням куртини з листками заввишки 70-100 см.

Бутонізація в популяції триває 11-20 діб, починаючи з третьої декади квітня по третю декаду травня. Бутонізація починається з появою квітконосів, які утворюються в пазухах листків. В подальшому настає формування бутонів. В цей період утворюються квітконоси завдовжки 40-50 см з фіолетовими бутонами. Масовою бутонізацією вважали стан популяції, коли кожний квітконос має по декілька бутонів. Цвітіння популяції триває 16–34 діб – з першої декади травня по третю декаду червня. Початок цвітіння настає при розкриванні першого бутона. Далі іде період масового цвітіння, який виділяли за утворенням 70% квіток в популяції. Кінець цвітіння популяції настає з в'яненням останньої квітки.



Рис. 5.6 Фенофази *Iris sibirica* L. А – початок вегетації, Б – повне залиствення, В – бутонізація, Г – цвітіння, Д – плодоношення, Ж – дисемінація

Періодизація фенологічних станів *Iris sibirica* L.

Показник		Рік спостережень та час проходження фаз і підфаз					
Основна фаза	Підфаза	2014		2015		2016	
Вегетативна	Утворення перших листків	20.03	17	30.03	17	29.02	26
	Повне залиствлення	05.04		15.04		25.04	
Бутонізація	Набубнявіння квіткових бруньок	20.04	11	01.05	20	05.05	16
	Формування бутонів	25.04		10.05		10.05	
	Масова бутонізація	30.04		20.05		20.05	
Цвітіння	Початок цвітіння	05.05	34	25.05	27	25.05	16
	Масове цвітіння	18.05		01.06		30.05	
	Відцвітання	07.06		20.06		10.06	
Плодоношення	Початок плодоношення	02.06	106	10.06	97	05.06	98
	Масове плодоношення	10.07		25.06		10.06	
	Побуріння плоду	23.07		15.07		02.07	
	Почорніння плоду	03.08		10.08		05.08	
	Початок дисемінації	25.08		30.08		25.08	
	Кінець плодоношення	15.09		15.09		10.09	
Кінець вегетації	Початок зміни забарвлення листків	20.09	64	30.09	31	30.09	31
	Пожовтіння всіх листків	20.11		30.10		30.10	
Тривалість вегетаційного періоду, діб		246		215		187	

Плодоношення триває 97-106 діб – з першої декади червня по другу декаду вересня. Цей найдовший період вегетації починається з опадання оцвітини на першій зів'ялій квітці та з початку збільшення в розмірі зав'язі. Наступний етап вегетативного циклу – масове плодоношення. Він характеризувався зелено забарвленими плодами великого розміру. Під час масового плодоношення можна диференціювати плоди, що зав'язались, та плоди, які залишились стерильними починають загнивати. Надалі зелені плоди жовтіють і наступає етап пожовтіння плоду. Його ми фіксували при появі 50 % пожовклих плодів. Наступний етап побуріння плоду – це поява 50% жовтих з бурим коробочок. За ним іде почорніння плоду, що сприяє розкриванню коробочки і є початком процесу дисемінації. Кінець плодоношення наступає з утворенням почорнілих квітконосів. Завершення періоду вегетації рослин пов'язане з утворенням пожовклих листків, проте квітконоси можуть не опадати до двох наступних років вегетації.

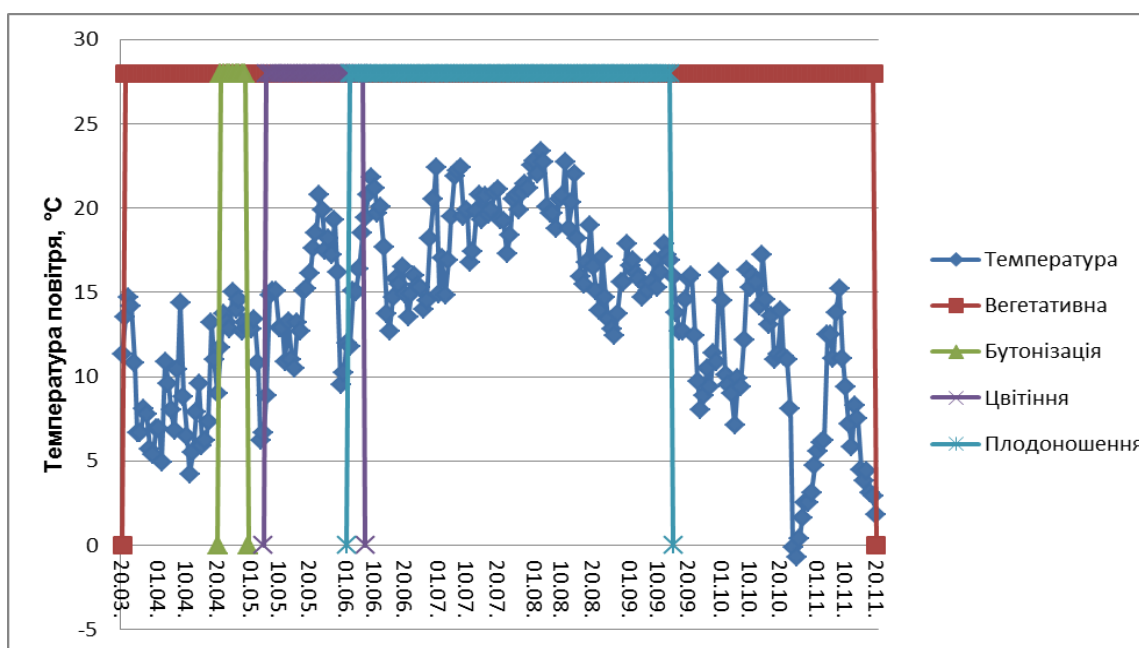


Рис. 5.7 Динаміка проходження фенологічних фаз *Iris sibirica* L. у 2014 р., зумовлена температурним режимом повітря

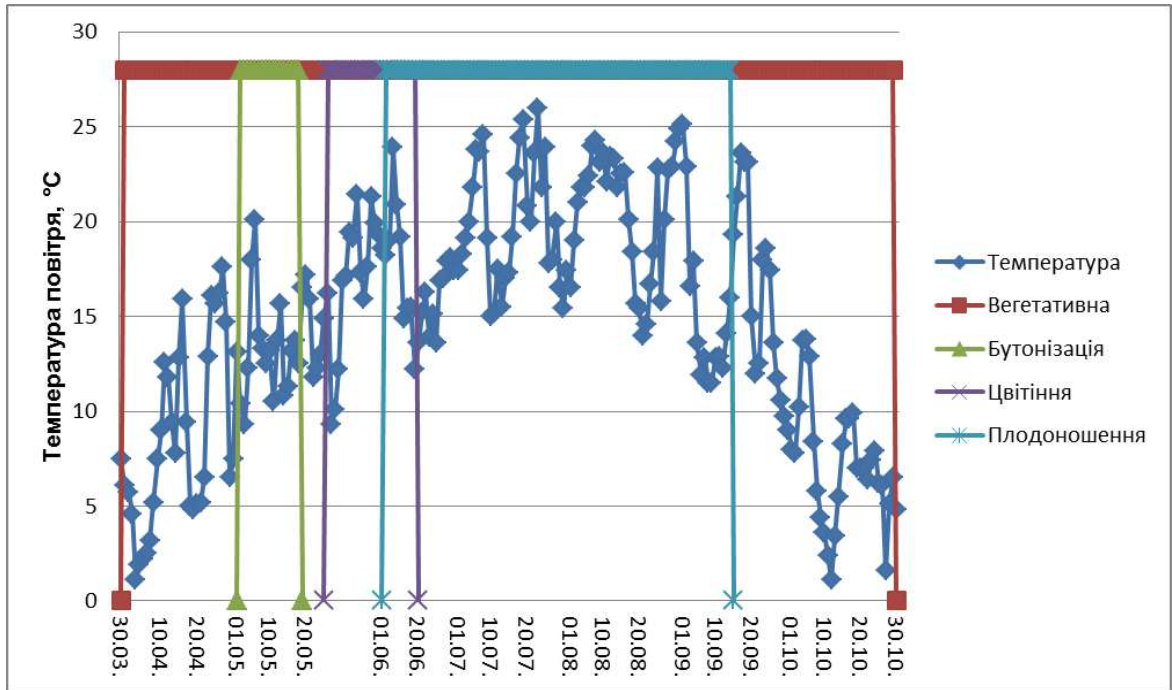


Рис. 5.8 Динаміка проходження фенологічних фаз *Iris sibirica* L. у 2015 р., зумовлена температурним режимом повітря

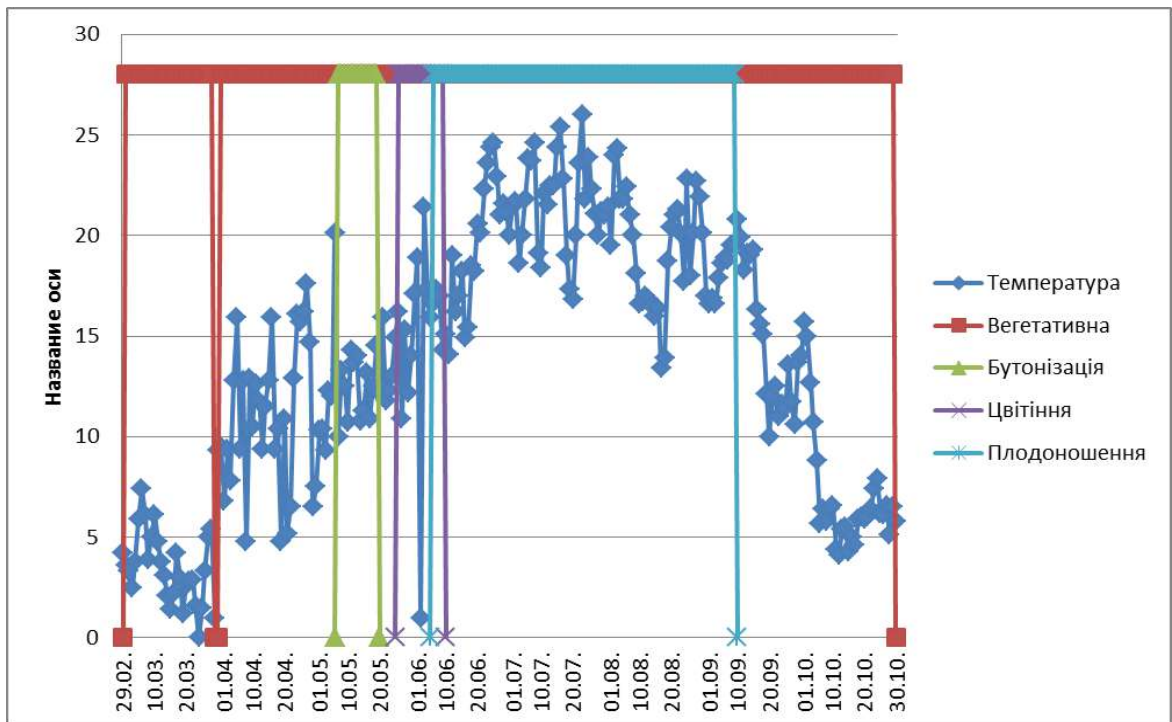


Рис. 5.9 Динаміка проходження фенологічних фаз *Iris sibirica* L. у 2015 р., зумовлена температурним режимом повітря

Як і у випадку з *Gladiolus imbricatus*, спостерігається залежність між температурою повітря та тривалістю фенологічних фаз вегетації. В 2014 р. середня температура повітря була нижчою, а тривалість вегетації *Iris sibirica* була довшою, порівняно з даними за 2015 та 2016 рр. (табл. 5.2). Тож, пониження температури гальмує і видовжує період проходження фенофаз. Для успішного проходження фенологічних фаз "цвітіння" та "плодоношення" у *Iris sibirica* середньодобова температура повітря повинна становити, відповідно, 16-18° С, а для фази "бутонізація" – 12-13° С (рис. 5.9). У зв'язку зі зниженням температури в період фенологічних фаз "цвітіння" та "плодоношення" знижується насіннева продуктивність, що спостерігалось у 2014 р.

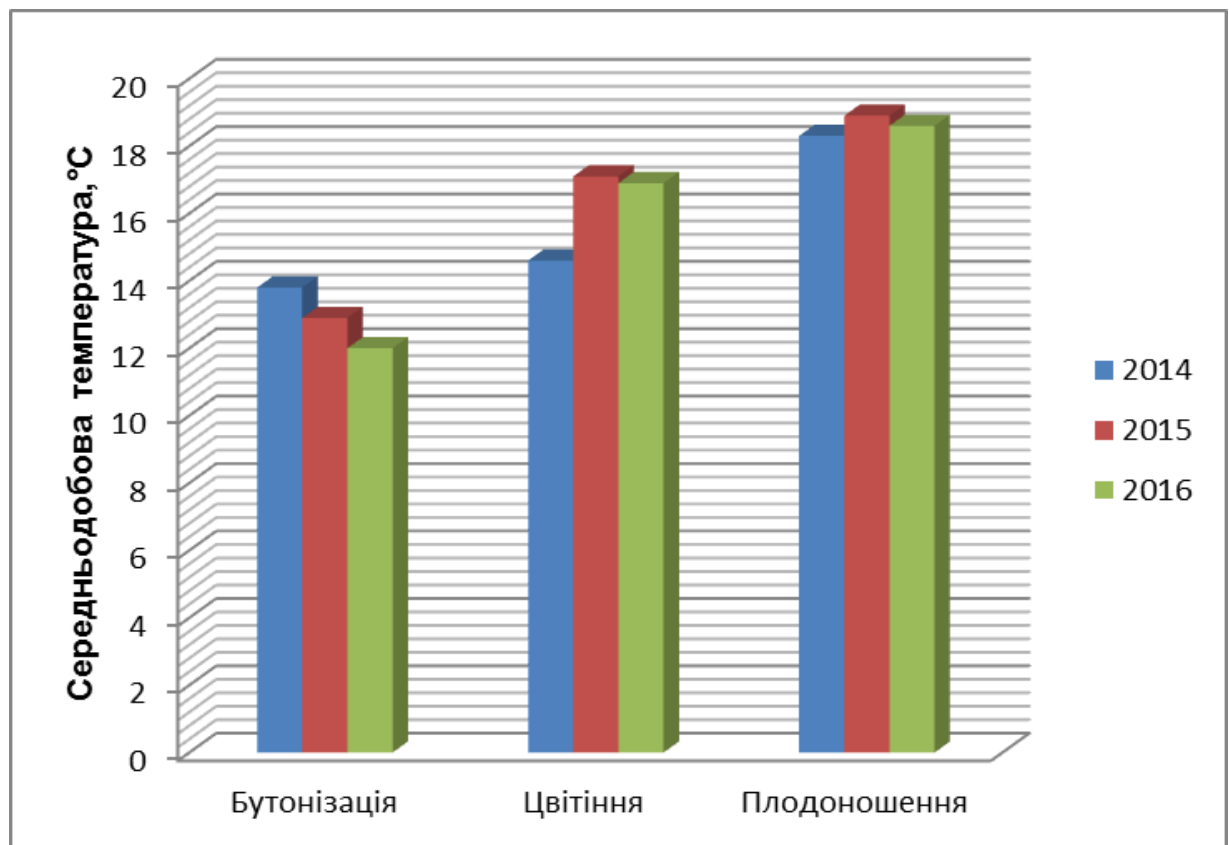


Рис. 5.10 Середні температурні показники фенофаз *Iris sibirica* L. впродовж спостережень з 2014 по 2016 рр.

Відмітимо, що за даними Швець Т. А. (Швець, 2006), види роду *Iris* – це довговегетуючі рослини (період вегетації триває близько семи місяців), зі стійким весняно-літнім цвітінням, що триває в середньому близько 20 днів та плодоношенням, що триває 50–80 днів в умовах лісостепу України. Для *Iris sibirica* ми виявили період вегетації близько дев'яти місяців, що є дещо довшим, ніж у інших видів роду *Iris*.

Зокрема встановлено температурний режим, має вплив на фенологічний період розвитку репродуктивних структур, цвітіння і запилення у вивчених видів.

5.2. Характеристика основних етапів репродуктивного циклу досліджених видів

***Gladiolus imbricatus* L.**

В результаті комплексних морфолого-анатомічних, ембріологічних, антекологічних, експериментальних та популяційних досліджень рослин *Gladiolus imbricatus* у двох модельних популяціях нам вдалося детально описати основні етапи репродуктивного циклу цього виду. Нами з'ясовано, що суцвіття *Gladiolus imbricatus* являє собою просту колосоподібну дворядну китицю, з рудиментарними квітками на верхівці. Гінецей *Gladiolus imbricatus* містить синасцидіатну, симплікатну, гемісимплікатну та асимплікатну зони. Насінні зачатки розміщені від основи симплікатної та в нижній частині гемісимплікатної зони, а стовпчик сформований асимплікатною зоною. Виявлено, що септальний нектарник в *Gladiolus imbricatus*, мезофільний, з вивідними каналами в основі стовпчика, об'єднаний, нелабіринтний та розташований в гемісимплікатній зоні.

Розвиток стінки пиляка *Gladiolus imbricatus* відбувається за комплікатною варіацією доцентрового типу, формування пилкового зерна відбувається за Triglochis-типом, а зародкового мішка – за Polygonum- типом.

Фаза цвітіння популяції *Gladiolus imbricatus* триває близько чотирьох тижнів, цвітіння одного 11-квіткового суцвіття – 10 днів, цвітіння квітки – чотири

дні. Серед комах-запилювачів *Gladiolus imbricatus* виявлено лише бджолу *Apis mellifera*. Для *Gladiolus imbricatus* притаманне ідіогенно-ксеногенне запилення. Значення Р/О показника *Gladiolus imbricatus* відповідає факультативній ксеногамії, тобто в його репродуктивній системі є місце і ксеногамії, і ідіогамії, що підтверджується нашими даними з екології запилення. Експериментом підтверджено, що геркогамія в *Gladiolus imbricatus* зникає в останній фазі цвітіння і забезпечує можливість самозапилення (контактну автофілію) (Скрипець, Одінцова, 2014).

Для *Gladiolus imbricatus* характерний довершений дорзовентральний (стулчастий) спосіб розкривання плоду, та коробочка *Lilium*-типу зі здерев'янілим ендокарпієм, який диференціюється рано під час періоду плодоношення. В *Gladiolus imbricatus* встановлено ендотестальний тип насінини, тобто механічний шар формується з внутрішньої епідерми зовнішнього інтегументу, крило формується зовнішнім інтегументом. Виявлені структурні адаптації до поширення насінин шляхом автохорії, балістохорії та анемохорії (Скрипець, Одінцова, 2015).

Досліджуючи онтогенетичні стани *Gladiolus imbricatus* протягом декількох років в обох популяціях, ми виявляли близько 90 % особин генеративних та дорослих вегетативних. Оскільки вид росте у висотравних луках зі щільним травостоєм, виявити інші генеративні стани прегенеративного періоду в популяціях нам не вдалося. Тому можна стверджувати, що розвиток популяції *Gladiolus imbricatus* повільний і за період дослідження її вікова структура майже не змінюється.

Незважаючи на низький коефіцієнт плодоцвітіння, насіннева продуктивність *Gladiolus imbricatus* в умовах Закарпаття дуже висока.

Враховуючи вище перелічені особливості репродуктивного циклу *Gladiolus imbricatus* можна стверджувати, що модельні популяції цього виду перебувають у задовільному стані, і за відсутності антропогенного пресу можуть успішно відновлюватися насінневим шляхом протягом тривалого часу.

Критичними етапами репродуктивного циклу в *Gladiolus imbricatus* є

формування редукованих квіток і плодів в суцвітті. Природне відновлення в популяціях *Gladiolus imbricatus* є задовільне.

***Iris sibirica* L.**

В результаті аналогічних комплексних досліджень рослин *Iris sibirica* у двох модельних популяціях нам вдалося детально описати основні етапи репродуктивного циклу цього виду. З'ясовано, що суцвіття *Iris sibirica* складається з 1-3 віялоподібних монохазіїв і характеризується значною морфологічною поліваріантністю за кількістю квіток, їхнім розміщенням у паракладіях та порядком зацвітання. Як і в попереднього виду, суцвіття містить багато рудиментарних квіток, які розміщені на осях найвищих порядків галуження цимозного суцвіття. Квітка *Iris sibirica* містить мезофільний перигональний нектарник з папілозною поверхнею.

Гінецей *Iris sibirica* містить синасцидіатну, симплікатну, гемісимплікатну та асимплікатну зони, з яких нижні три зони є фертильними. Стовпчик сформований гемісимплікатною зоною, а стилодії - асимплікатною. Стилодій в центральній частині містить напівзамкнутий канал, а на верхівці, між двома лопатями – маленькою трикутну приймочкову поверхню. Для *Iris sibirica* нами вперше з'ясовано розвиток чоловічого гаметофіту і анатомічну структуру стінки пиляка з багат шаровим ендотецієм.

Цвітіння *Iris sibirica* триває близько чотирьох тижнів, цвітіння одного п'ятиквіткового генеративного пагона – 10–12 днів, цвітіння квітки – близько 32 год. Серед комах-запилювачів *Iris sibirica* відзначено перетинчастокрилі *Apis mellifera* і *Bombus terrestris* та твердокрилі – *Variimorda villosa*, *Phyllopertha horticola*, *Lasius niger*, *Aromia moschata*.

З'ясовано, що розкривання пиляків *Iris sibirica* у чоловічу фазу цвітіння відбувається у закритому мерантії і не супроводжується перенесенням пилку на запилювача, а контакт запилювача з рецептивною приймочкою та пиляком одного мерантія можливий тільки при одноразовому відвідуванні квітки ефективним

запилювачем. Визначено сім рівнів можливого перенесення пилку на приймочку маточки, з яких реалізується переважно гейтоногенне запилення в межах особини або клону і ксеногенне запилення в межах ізольованого локалітету. За значенням Р/О-показника *Iris sibirica* є факультативно перехреснозапильним видом. Експериментальним шляхом підтверджено самонесумісність в *Iris sibirica*, яка в дослідженій популяції перешкоджає здійсненню запліднення після успішного перенесення ідіогенного пилку в межах квітки, особини і клону (Скрипець, Одінцова, 2016).

Плодоношення в *Iris sibirica* триває 2-3 місяці (60-80 діб), з червня по серпень. Нами були виявлені два способи розкривання плодів в *Iris sibirica*: дорзовентральний (стулчастий) та дорзальний спосіб (щілинний), при якому стулки залишаються з'єднаними знизу і зверху. Для *Iris sibirica* характерна коробочка *Lilium*-типу зі слабо здерев'янілим ендокарпієм, формування якого відбувається пізно, перед розкриванням плоду.

Встановлено, що в *Iris sibirica* тип насінини – екзотестальний з товстою насінною шкіркою (механічний шар формується з зовнішньої епідерми зовнішнього інтегументу).

В *Iris sibirica* морфолого-анатомічна будова та морфогенез насінини і плоду забезпечують дисемінацію лише шляхом балістохорії, в результаті чого насінини осідають на ґрунт поруч з материнською особиною (Скрипець, Одінцова, 2016).

В популяціях *Iris sibirica* протягом періоду спостереження нам вдалося виявити тільки дорослі генеративні особини, через щільний трав'яний покрив на високотравних заболочених луках. Порівняно з даними попередників, ми спостерігали старіння популяції в Дрогобицькому районі (Скрипець, Одінцова, 2020). Натомість в популяції у Миколаївському районі переважають молоді генеративні особини.

Насіннева продуктивність та схожість насінин *Iris sibirica* становлять близько 50%, що говорить про те, що відтворення популяції насінневим способом є низьким. Тож основним способом розмноження є вегетативне, яке в

репродуктивному циклі *Iris sibirica* може бути основною причиною гальмування насінневого відтворення цього виду та однією з причин зниження адаптивних властивостей і зменшення чисельності його популяцій. Іншими причинами зменшення адаптивних властивостей *Iris sibirica* припускаємо близькоспоріднене схрещування внаслідок запилення в межах клону або генеративного пагона

Враховуючи виявлені нами особливості репродуктивного циклу *Iris sibirica* можна стверджувати, що модельні популяції цього виду зазнають швидкого старіння внаслідок переважання процесів природнього клонування особин над утворенням статевих нащадків.

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

5.3. 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 сукцесійними 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.

Таким чином в розділі представлені результати досліджень фенології *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*. Окрім цього, в розділі узагальнений репродуктивний цикл *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*, а також описані найбільш ажливі його етапи. Зокрема, підсумовано отримані результати та сформовано узагальнюючі висновки досліджень репродуктивної біології *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*.

Встановлено, що тривалість вегетаційного періоду *Gladiolus imbricatus* складає 180–185 діб. Виявлено, що в *Gladiolus imbricatus* вегетаційний період сильно залежить від погодних умов. Отже, *Gladiolus imbricatus* в наших умовах добре росте, розмножуються і впродовж років досліджень зберігає притаманний йому ритм розвитку.

Встановлено, що для початку та проходження кожної фенофази характерне певне значення середньої температури. В *Gladiolus imbricatus* для фенофази "бутонізація" значення середньої температури становить 15,9-19,6° С, "цвітіння" – 17,6-22,2° С, "плодоношення" – 19,1-24,8° С.

Встановлено, що тривалість вегетаційного періоду *Iris sibirica* триває 187 – 246 діб. Виявлено, що в *Iris sibirica* вегетаційний період сильно залежить від погодних умов.

Виявлено, що для успішного проходження фенологічних фаз, значення середньої температури для фенофази "бутонізація" в *Iris sibirica* становить 12-13°С, а для "цвітіння" та "плодоношення" середньодобова температура повітря повинна становити 16 і 18°С відповідно.

На підставі отриманих даних укладено рекомендації для покращення стану відновлення природних популяцій досліджених видів на територіях з природоохоронним статусом.

При написанні даного розділу були використані наступні посилання:

Скрипець Х.І. Репродуктивні процеси в популяціях *Iris sibirica* L. та *Gladiolus*

imbricatus L. (Iridaceae) на території Західної України / Х. І. Скрипець, А. В. Одінцева // Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій: матеріали IV міжнародної конференції (16–20 травня 2016 р.). – Київ, 2016. – С. 137–138.

Scrypec K., Tasenkevich L., Seniv M. *Iris sibirica* L. (Iridaceae) on the territory of Western Ukraine. *Biosystems Diversity*.2020. Vol. 28, № 3. P. 211-215.

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 Р/О індекса підтверджують переважання перехресного запилення в обох видів (факультативну ксеногамію). В обох видів виявлено зменшення розмірів оцвітини, Р/О 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 *Lilium*-типу. Для обох видів характерний дорзівентральний 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 мезокарпій, 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, *Iris sibirica* триває 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 задовільне.

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 ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Алексеева Н. Б. Род *Iris* L. (Iridaceae) в России. *Turczaninowia*. 2008. Т. 11, № 2. С. 5–68.
2. Алексеева Н. Б., Болтенков Е. В., Миронова Л. Н. Некоторые особенности морфологии семян дальневосточных видов рода *Iris* (Iridaceae). *Ботанический журнал*. 2011. Т. 96, № 7. С. 851–857.
3. Алексеева Т. Г. Визначення життєздатності пилку та зародкового мішка. *Методичні вказівки до великого спеціального практикуму. Для студентів спеціальності «біологія», спеціалізації «генетика і молекулярна біологія» усіх форм навчання* / за ред. Т. Г. Алексеевої. Одеса : Одеський національний університет, 2012. 18 с.
4. Артюшенко З. Т., Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод : монография Ленинград : Наука, 1986. 392 с.
5. Артюшенко З. Т., Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя : монография Ленинград : Наука, 1990. 204 с.
6. Батыгина Т. Б. Семязачаток и семя с позиции надежности биологических систем. *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции Т. 1* / за ред. Т. Б. Батыгиной. Санкт-Петербург, 1994. С. 263–266.
7. Батыгина Т. Б. Семя и семенное размножение. *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции* / за ред. Т. Б. Батыгиной. Санкт-Петербург, 2000. Т. 3. С. 246.
8. Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ : методические указания. Новосибирск : Сибирское отделение. Изд-во "Наука", 1974. 155 с.
9. Белан С. С. Біоморфологічні особливості рослин рідкісного виду *Gladiolus tenuis* M.Vieb. (Iridaceae) в умовах господарського користування луками р. Псел (Сумська область). *Рослинний світ у Червоній книзі України*:

- впровадження Глобальної стратегії збереження рослин : матеріали III Міжнар.наук. конф. 4–7 червня 2014 року. Львів, 2014. С. 76–81.
10. Белан С. С. Фенологія та репродукція рідкісного виду *Gladiolus tenuis* M. Vieb. в умовах сінокосіння заплавних лук річки Псел (Сумська область). *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. 2014, Вип. 2, № 32. С. 77–81.
 11. Белан С. С. Стан популяцій рідкісних видів рослин на заплавних луках басейну річки Псел (Сумська область) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : 03.00.05. Київ, 2015. 22 с.
 12. Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Екологія. Особи, популяції и сообщества : монографія. Москва, Т. I. 1989. 667 с.
 13. Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодів Magnoliophyta : монографія. Москва : Либроком, 2009. 400с.
 14. Бурова Э. А. Автогамия у ирисов. *Ботанический журнал*. 1970. Т. 55, № 9. С. 1344–1348.
 15. Вайнагий И. В. Генеративное размножение некоторых кормових злаков Украинских Карпат. *II совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и растительности высокогорий* : тезисы докл. Ленинград, 1961. С. 94–95.
 16. Вайнагий И. В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. *Растительные ресурсы*. 1973. Т. 9, № 2. С. 287–296.
 17. Вайнагий И. В. О методике изучения семяной продуктивности растений. *Ботанический журнал*. 1974. Т. 59, № 6. С.826–831. Вахрушева Л. П., Воробьева Н. В. Цветной атлас растений Крыма. Книга первая : атлас. Симферополь : Бизнес-Информ, 2010. 226 с.
 18. Викторов А. П. Фитопрепараты: рациональный подход к медицинскому применению. *Фитотерапія*. 2011. Т. 3. С. 3–12.

19. Гнатюк А. М., Гапоненко М. Б. Особливості онтоморфогенезу *Gladiolus imbricatus* L. в умовах культури у зв'язку з охороною *ex situ*. *News Biosphere Reserve "Askania Nova"*. 2012. Т. 14. С. 430–434.
20. Голубев В. Н., Волокитин Ю. С. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры. Ялта : ГНБС, 1986а. 43 с.
21. Голубев В. Н., Волокитин Ю. С. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры. Ялта : ГНБС, 1986б. 37 с.
22. Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма : монография. Ялта, 1996. 126 с.
23. Гринфельд Э. К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых : монография. Ленинград : Изд-во Ленингр. ун-та. 1978. 208 с.
24. Демьянова Е. И. Антропоэкология : учеб. пособие по спецкурсу. Пермь : Перм гос. ун-т., 2010. 116 с.
25. Дідух Я. П. Популяційна біологія : монографія. Київ : Фітосоціоцентр, 1998. 191 с.
26. Доронькин В. М., Красников А. А. Цитотаксономические исследования сибирских видов рода *Iris* (Iridaceae). *Ботанический журнал*. 1984. Т. 69, № 5. С. 683–685.
27. Доронькин В.М. Семейство Iridaceae – Косатиковые. *Флора Сибири. Araceae-Orchidaceae* / под ред. Л. Малышева, Г. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1987. С. 113–125.
28. Дорофеева М. М. Эмбриологические особенности строения и развития семязачатков и зародышевых мешков некоторых видов рода *Iris* L. *Limniris* (Tausch) Sprach. диссерт. ... канд. биол наук : 03.02.01 / Пермский государственный национальный исследовательский университет Пермь, 2013. 160 с.

29. Дорофеева М. М., Глухова А. Н. Женская генеративная сфера *Iris sibirica*. *Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии* : материалы регион. студ. науч. конф. 16-21 апреля 2012 г. Пермь, 2012. С. 6–10.
30. Дорофеева М. М., Глухова А. Н., Новоселова Л. В. Развитие семязачатков *Iris sibirica* и *Iris sanguinea*. *Эмбриология, генетика и биотехнология* : материалы IV Международной школы для молодых ученых "Эмбриология, генетика и биотехнология" 3–9 дек. 2012 г. Пермь, 2012. С. 158–163.
31. Дорофеева М. М., Глухова А. Н., Новоселова Л. В. Развитие женской генеративной сферы видов рода *Iris* L. *XIII Съезд Русского ботанического общества* : сб. материалов съезда 16-22 сентября 2013 г. Тольятти, 2013. Т. 1. С.13–14.
32. Дорофеева М. М., Новоселова Л. В. Особенности семенной продуктивности *Iris sibirica* L. // II Московский международный симпозиум по роду Ирис «Iris-2011» : материалы науч.-практ. конф. 14–17 июня 2011 г. Москва, 2011. С. 61–63.
33. Єрмоленко В. М., Ключко З. Ф. Визначник комах : монографія. Київ : Радянська школа, 1971. 182 с.
34. Жигалова С.Л. Півники болотні (*Iris pseudacorus* L.) у флорі України: хорологія. *Екологія водно-болотних угідь і торфовищ* : матеріали III Міжнар. наук.-практ. круг. столу, 3 лютого 2014 р. Київ, 2014. С. 93.
35. Жигалова С. Л., Футорна О.А. Поширення видів роду *Iris* L. (Iridaceae), занесених до «Червоної книги України». *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин* : матеріали II Міжнар. наук. конф., 9 – 12 жовт. 2012 р. Умань : Київ: ПАЛИВОДА А. В., 2012. С. 94–97.
36. Жигалова С. Л., Футорна О. А. Особливості мікроморфологічної будови *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae Juss.). *Modern Phytomorphology*. 2013. Т. 3. С. 273–280.

37. Жигалова С., Футорна О. Порівняльно-мікроморфологічна характеристика *Iris pineticola* Klokov та *Iris arenaria* Waldst. et Kit. (Iridaceae Juss.). *Інтродукція та збереження рослинного різноманіття*. 2015. Т. 1, № 33. С. 40–43.
38. Жигалова С., Футорна О. Ультраструктура поверхні насінин видів підроду *Xyridion* (Tausch) Spach роду *Iris* L. (Iridaceae) флори України. *Modern Phytomorphology*. 2016. Т. 9. С. 97–105.
39. Жизнь растений. Т. 6. Цветковые растения / под ред. А. Л. Тахтаджяна. Москва : Просвещение, 1982. 543с.
40. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений : монография. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
41. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений : монография. Казань : Изд-во Казанского ун-та, 1989. 146 с.
42. Злобин Ю. А. Популяция – единица реальной жизни растений. *Природа*. 1992. № 8. С. 47–59.
43. Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений : теоретические основы и методика изучения : монография. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
44. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 1. / Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Москва: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2002. 480 с.
45. Кагало О. О., Кузярін О. Т. Косарики черепитчасті *Gladiolus imbricatus* L. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я. П. Дідуха. Київ : Глобалконсалтинг, 2009. С. 124.
46. Каден Н. Н. Типы продольного вскрывания плодов. *Ботанический журнал*. 1962. Т. 47, № 4. С. 495–505.
47. Каден Н. Н. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР. *Ботанический журнал*. 1965. Т.50, № 6. С. 775–787.

48. Камелина О. П. Семейство Iridaceae. *Систематическая эмбриология цветковых растений. Однодольные* / Барнаул: Артика, 2011. С. 33–36.
49. Кравцова Т. И., Жинкина Н. А. Строение семенной кожуры у представителей рода *Iris* (Iridaceae). *Ботанический журнал*. 2008. Т. 93, № 11. С. 1737–1749.
50. Краввич А. С., Петрина Р. О., Толкачова Н. В., Новіков В. П. Використання культури *in vitro* *Gladiolus imbricatus* з метою отримання цінних біологічно активних речовин. *Проблеми та перспективи досліджень рослинного світу* : матеріали Міжн. наук.-практ. конф. мол. наук. 13–16 травня 2014 р. Ялта. 2014. С. 51.
51. Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветия. I. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 1985. Т. 90, № 3. С. 62–72.
52. Кузнецова Т. В. О применении метода комплементарных моделей в ботанической морфологии. *Общая биология*. 1991. Т. 52, № 2. С. 65–68.
53. Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация : монография. С.-Петербург : Химико-фармацевтический институт, 1992. 127 с.
54. Кузнецова Т. В., Тимонин А. К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов) : монография. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 181 с.
55. Кузьмина Т. Н. Некоторые особенности морфологии репродуктивных органов *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (сем. Brassicaceae Burnett). *Бюллетень биосферного заповедника «Аскания-Нова»*. 2006. Т. 8. С. 93–96.
56. Кузьмина Т. Н. Некоторые аспекты цветения и плодоношения *Cardamine graeca* L. (сем. Brassicaceae) в Крыму. *Труды Государственного Никитского ботанического сада*. 2008. Т. 129. С. 71–86.

57. Кузьмина Т. Н. Сравнительная характеристика темпов развития мужской и женской генеративных сфер *Cardamine graeca* L. (Brassicaceae). *Актуальні проблеми ботаніки та екології* : матеріали Міжнар. конф. мол. уч., 13–16 серпня 2008 р. Кам'янець-Подільський, 2008. С. 229–230.
58. Кузьмина Т. Н. Ембріологія та особливості природного відновлення *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. і *Cardamine graeca* L. (родина Brassicaceae) в Криму : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : 03.00.05. Ялта, 2009. 20 с.
59. Кузьмина Т. Н., Шевченко С. В. Особенности естественного возобновления *Cardamine graeca* L. (Brassicaceae) в Крыму. *Вісник Київського національного університету ім. Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття*. 2007. Вип. 12-14. С. 137–143.
60. Кузьмина Т. Н., Шевченко С. В. Формирование мужской и женской генеративных сфер у *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (сем. Brassicaceae). *Труды Государственного Никитского ботанического сада*. 2008. Т. 129. С. 71–86.
61. Кушнир Н. В. Изучение пыльцевых зерен видов рода *Stocus* L. (Iridaceae). *Актуальні проблеми ботаніки та екології* : матеріали Міжнар. конф. мол. уч., 21-25 вересня 2010 р. Ялта : ВД «АРІАЛ», 2010. С. 242
62. Левина Р. Е. Современное состояние и пути развития карпобиологии. *Ботанический журнал*. Т. 41, № 11. 1956. С. 1571–1578
63. Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян : монография. Москва : Издательство Московского университета, 1957. 361 с.
64. Левина Р. Е. К методике распространения семян и плодов (диссеминация). *Полевая геоботаника* / Москва–Ленинград : Наука, 1960. С. 141–158.
65. Левина Р. Е. К изучению ритма плодоношения травянистых многолетников. *Ботанический журнал*. 1963. Т. 48, № 10. С. 1512–1520.
66. Левина Р. Е. Плоды. Морфология, экология, практическое значение : монография. Саратов : Приволж. книжн. изд-во, 1967. 215 с.

67. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы) : монография. Москва, 1981. 96 с.
68. Лукаш О. В. Флора судинних рослин Східного Полісся: созологічна оцінка : монографія. Київ : Фітосоціоцентр, 2010. 220 с.
69. Лукаш О. В., Рак О. О., Подорожний Д. С. Види Iridaceae Juss. у заплаві Десни. *Український ботанічний журнал*. 2007. Т. 64, № 3. С. 382–392.
70. Макаревич И. Ф., Доронькин В. М., Щербик С. В., Блинов А. Г. Филогенетические взаимоотношения сибирских видов рода *Iris* L. (Iridaceae), выявленные с помощью RAPD-PCR метода. *Turczaninowia*. 2001. Т. 4, № 4. С. 80-92.
71. Марко Н. В. Антэкологія і семенна продуктивність *Raeonia tenuifolia* L. (Raeoniaceae) в Криму. *Вісник Запорізького державного університету. Біологічні науки*. 2004. № 1. С. 136–140.
72. Марко Н. В. Биология цветения *Adonis vernalis* L. *Охрана редких видов растений: проблемы и перспективы* : материалы Междунар. научн. конф., посвящ. 200-летию Бот. сада ХНУ им. В.Н. Каразина, 27–30 сентября 2004 г. Харьков, 2004а. С. 69–71.
73. Марко Н. В. Генеративна сфера *Raeonia tenuifolia* L. (Raeoniaceae). *Наукові основи збереження біотичної різноманітності* : зб. Інституту екології Карпат НАН України. Львів, 2004б. Вип. 6. С. 85–86.
74. Марко Н. В. Женская генеративная сфера *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae). *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2005. Вып. 91. С. 82–86.
75. Марко Н. В. К вопросу о вегетативном размножении *Raeonia tenuifolia* L. *Актуальні проблеми ботаніки, екології та біотехнології* : матер. міжнар. конф. мол. уч.- бот., 27–30 вересня 2006 р. Київ, 2006. С. 200–201.
76. Марко Н. В. К проблеме возобновления *Adonis vernalis* L. *I-й відкритий з'їзд фітобіологів Херсонщини* : зб. тез доповідей, Херсон, 2006. С. 31–32.

77. Марко Н. В. Женская генеративная сфера *Raeonia tenuifolia* L. (Paeoniaceae). *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття*. 2007. Вип. 14. С. 145–152.
78. Марко Н. В. Ембріологія та особливості природного відновлення *Adonis vernalis* L. і *Raeonia tenuifolia* L. в Криму : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : 03.00.05. Ялта, 2008. 21 с.
79. Марко Н. В., Шевченко С. В. К вопросу об естественном возобновлении *Adonis vernalis* L. и *Raeonia tenuifolia* L. в Крыму. *Актуальні проблеми дослідження та збереження фіторізноманіття* : матеріали конф. мол. уч.-бот., 6–9 вересня 2005 р. Умань. 2005а. С. 61–62.
80. Марко Н. В., Шевченко С. В. О естественном возобновлении *Adonis vernalis* L. и *Raeonia tenuifolia* L. в Крыму. *Труды Государственного Никитского ботанического сада*. 2005. Вып. 125. С. 88–98.
81. Марко Н. В., Шевченко С. В. Особенности мужской генеративной сферы *Raeonia tenuifolia* L. (Paeoniaceae). *Український ботанічний журнал*. 2008. Т. 65, № 2. С. 252–262.
82. Мельник В. І., Баранський О. Р., Гончаренко В. І., Кузярін О. Т., Подорожний Д. С. *Iris sibirica* L. *Червона книга України. Рослинний світ* / за ред. Я. П. Дідуха, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, С. 132.
83. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах / под ред. Л. И. Лапина. Москва: ГБС АН СССР, 1972. 135 с.
84. Мигаль А. В. Поширення *Crocus heuffelianus* Herb. в Закарпатті. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. 1995. Вип. 2. С. 40–43.
85. Мигаль А.В. Дослідження репродуктивної біології *Crocus banaticus* на заході України. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. 1997. Вип. 4. С. 63–66.

86. Мигаль А. В. Поширення *Crocus banaticus* J. Gay на заході України. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. 1998. Вип. 5. С. 44–47.
87. Мигаль А. В. Онтогенез видів роду *Crocus* L. в Українських Карпатах. *Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах та дендропарках Євразії* : матеріали 11 Міжнар. наук. конф., 17-19 травня 1999 р. Біла Церква, 1999. С. 189–192.
88. Мигаль А. В. Фітоценотична приуроченість *Crocus heuffelianus* Herb. в Карпатах. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. 2001. Вип. 10. С. 56–60.
89. Мигаль А. В. Біолого-екологічна характеристика видів роду *Crocus* L. в Українських Карпатах та заходи по їх охороні : дис... канд. біол. наук: 03.00.05 / Ужгородський національний ун-т., Ужгород, 2002. 180 с.
90. Миронова Л. Н., Муратова Э. А., Калашник Н. А. Опыт интродукционных и кариологических исследований *Iris sibirica* L. – редкого вида флоры Республики Башкортостан. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2013. Т. 15, № 3 (4). С. 1378–1381.
91. Мирошниченко Н. Н. Семенная продуктивность и размножение некоторых видов рода *Campanula* L. *Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого*. 2012. Т. 2, № 2. С. 48–51.
92. Мирошниченко Н. М. Деякі аспекти репродуктивної біології *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. та *C. talievii* Juz. в Криму. *Studia Biologica*. 2014. Т. 8, № 1. С. 161–170.
93. Мирошниченко Н. Н. Особенности размножения *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz. и *C. talievii* Juz. в Крыму (Campanulaceae). *Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира. Физиолого-биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты* :

- материалы VI междунар. науч.- прак. конф, 12–17 октября 2014 г. Ялта, 2014. С. 274–275.
94. Мирошниченко Н. Н. Особенности репродуктивной биологии *Campanula talievii* Juz // *Проблемы и перспективы исследований растительного мира*: матер. междунар. научн.-практ. конф. молодых ученых. Ялта, 2014 а. С. 234.
 95. Мирошниченко Н. Н. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Campanula talievii* Juz. (сем. Campanulaceae). *Ученые записки Крымского инженерно-педагогического университета. Серия: Биологические науки*. 2016 а. №1. С. 36–44.
 96. Мирошниченко Н. Н. Особенности развития и размножения *Campanula talievii* Juz. в Крыму. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2019. Вып. 130. С.141–148.
 97. Мирошниченко Н. Н. Репродуктивная биология и особенности размножения некоторых представителей рода *Campanula* L. в Крыму : автореф. дис. на получение науч. степени канд. биол. наук : 03.02.01. Ялта, 2019. 24 с.
 98. Мирошниченко Н. Н., Шевченко С. В. Некоторые черты эмбриологии *Campanula taurica* Juz. *V відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я* : зб. тез доп. Херсон, 2013. С. 33.
 99. Морозова Т. К. *Iris sibirica* L. *Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений* / под ред. Г. П. Пашкова, Минск : БелЭн, 2005. С. 224–226.
 100. Навчально-методичний посібник / С. М. Зиман, С. Л. Мосякін, О. В. Булах, О М. Царенко. Ужгород : Медіум, 2004. 156 с.
 101. Наумцев Ю. В. Итоги первичной интродукции представителей сем. Iridaceae Juss. в ботаническом саду Тверского госуниверситета : автореф. дис. на получения канд. с.-х. наук. Москва, 1999. 15 с.
 102. Немирович-Данченко Е. Н. Семейство Iridaceae. *Сравнительная анатомия семян. Однодольные. Т. 1* / под ред. А. Л. Тахтаджян. Ленинград, 1985. С. 108–113.

103. Нотов А. А., Наумцев Ю. В. Шпажник черепитчатый. *Биологическая флора Московской области*. Москва : Гриф и К, 2003. Вып. 15. С. 31–49.
104. Нуралиев М. С. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветках пяти азиатских представителей *Schefflera S. L.* (Araliaceae) с разным планом строения цветка и его возможное значение для репродуктивной биологии этих видов. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2012. Т. 117, № 4. С. 48-55.
105. Нуралиев М. С., Соколов Д. Д. Васкулярная анатомия цветка как источник информации об эволюции покрытосеменных растений: история изучения и современные представления. *Ботанический журнал*. 2014. Т. 99, № 2. С. 129–158.
106. Оганезова Г. Г. Структура семени некоторых ирисовых в связи с систематикой, географией и филогенией семейства Iridaceae. 1. подсемейства Nivenioideae и Iridoideae. *Ботанический журнал*. 1997. Т. 82, № 2. С. 14–29.
107. Одінцова А. В. До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв. *Modern Phytomorphology*. 2012. Т. 1. С. 71–75.
108. Одінцова А. В. Вертикальна зональність септальних нектарників однодольних. *Modern Phytomorphology*. 2013. Т. 4. С. 317–318.
109. Одінцова А. В. Два основних типи септальних нектарників однодольних. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2013а. Вип. 61. С. 41–50.
110. Одінцова А. В., Скрипець Х. І. Морфологія та васкулярна анатомія гінецея *Gladiolus × hybridus* С. Morren hort. (Iridaceae Juss.). *Modern Phytomorphology*. 2013. Т. 4. С. 241–244.
111. Одінцова А., Скрипець Х. Нові дані щодо запилення *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Studia Biologica*. 2014. Т. 8, № 4. С. 197–208.
112. Одінцова А. В., Шевченко С. В. Репродуктивна біологія рослин : довідник. Львів : Львівський національний університет імені Івана Франка, 2017. 104 с.

113. Орлова Л. Д., Левченко Ю. П. Морфометричні показники *Gladiolus tenuis* M. Vieb. заплавлених луків околиць с. Бірки Великобагачанського району Полтавської області. *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин* : матеріали II Міжнар.наук. конф. 9–12 жовтня 2012 р. Умань. 2012. С. 152–153.
114. Орлова Л. Д., Чумак М. В. Динаміка чисельності популяції *Gladiolus tenuis* M. Vieb в басейні річки Псел (Полтавська область). *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин* : матеріали III Міжнар. наук. конф. 4-7 червня 2014 р. Львів. 2014. С. 134–137
115. Панченко С. М. Неразрушающие методы морфометрического анализа редких растений и их применение на примере *Huperzia selago* (Huperziaceae). *Заповідна справа в Україні*. 2007. Т. 13, № 1-2. С. 106–110.
116. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений : методические указания. Москва : Колос, 1980. 304 с.
117. Подорожний Д. С. Стан популяцій *Iris sibirica* L. та *Orchis militaris* L. в околицях с. Курилівка (Дніпропетровська обл.). *Актуальні проблеми ботаніки та екології* : матеріали Міжнар.конф. мол. уч. 11–15 серп. 2009 р. Кременець, 2009. С. 131.
118. Подорожний Д. С. Географічне поширення *Iris sibirica* L. в Україні. *Інтродукція рослин*. 2012. Т. 1. С. 29–36.
119. Подорожний Д. С. Півники сибірські (*Iris sibirica* L.) в Україні (хронологія, популяції, еколого-ценотичні особливості та охорона) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук :: 03.00.05 – ботаніка. Київ, 2013. 20 с.
120. Подорожний Д. С. Півники сибірські (*Iris sibirica* L.) в Україні (хронологія, популяції, еколого-ценотичні особливості та охорона) : дис. ... канд. біол. наук : 03.00.05 / Нац. ботанічний сад ім. М.М. Гришка Київ, 2013. 230 с.

121. Положий А. В. Систематика цветковых растений : учебник для биологических факультетов вузов. Томск, 2001. 305 с.
122. Пономарев А. Н. Изучения цветения и опыления растений. *Полевая геоботаника* / под ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. Москва – Ленинград, 1960. С. 9–19
123. Пономарев А. Н., Демьянова Е. И. Опыление. *Жизнь растений* / под ред. А. Л. Тахтаджяна. Москва : Просвещение, 1980. С. 55–78.
124. Прокопчук В., Ярмоленко Т. Особливості насіннєвого розмноження квітничково-декоративних видів роду *Iris* L. в умовах Поділля. *Збірник наукових праць ВНАУ Лісівництво та садово – паркова архітектура*. 2012. Т. 36, № 4. С. 142–148.
125. Работнов Т. А. Опыт определения возраста у травянистых растений. *Ботанический журнал*. 1946. Т. 31, № 5. С. 24-28.
126. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Труды Ботан. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника*. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
127. Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. *Полевая геоботаника*. Т. 2. / Москва–Ленинград : Наука, 1960. С. 20–40.
128. Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. Т. 74, №. 1. 1969. С. 141–149.
129. Работнов Т.А. Луговоеведение : монография. Москва : Изд-во МГУ, 1974. 384 с.
130. Рідкісні та зникаючі види рослин Львівщини. Видання 2-е, виправлене, доповнене / Тасенкевич Л. та ін. Львів : ЗУКЦ, 2015. 168 с.
131. Родионенко Г. И. Род Ирис: монография. Москва-Ленинград, 1961. 215 с.
132. Семеренко Л. В., Морозова Т. К. *Gladiolus imbricatus* L. *Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды*

- дикорастущих растений / под ред. Г. П. Пашкова, Минск : БелЭн, 2005. С. 222–224.
133. Сенів М. М., Тасенкевич Л. О. Нові локалітети *Iris sibirica* (Iridaceae) в Львівській області. *Український ботанічний журнал*. 2017. Т. 74, № 6. С. 574–577.
134. Сікура А. Й., Сікура Й. Й. Морфологічні особливості плодів і насіння видів родини Iridaceae Lindl. *Науковий вісник Ужгородського університету*. 2003. Т.13. С. 12–24.
135. Скрипець Х. І. Вертикальна зональність гінцею *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.
136. Скрипець 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 Київ, 2015. С. 227–228.
137. Скрипець Х. Насіннева продуктивність *Gladiolus imbricatus* L. в умовах Закарпаття. *VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я* : зб. тез. Херсон, 2015. С. 132–133.
138. Скрипець 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.
139. Скрипець Х. І., Одінцова А. В. Особливості цвітіння і запилення *Gladiolus imbricatus* L. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка Серія Біологічна*. 2014. Т. 4, № 61. С. 37–43.

140. Скрипець Х., Одінцова А. Анатомічна структура оплодня *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.). *Modern Phytomorphology*. 2014. Т. 6. С. 257–258.
141. Скрипець Х., Одінцова А. Вертикальна зональність гінецею *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Молодь і поступ біології* : зб. тез X Міжнародної наук. конф. студ. і асп. Львів, 2014. С. 73–74.
142. Скрипець Х., Одінцова А. Морфологічна будова плоду і насінини *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. у зв'язку із способами дисемінації. *Біологічні системи*. 2015. Т. 7, № 1. С. 93–96.
143. Скрипець Х. І., Одінцова 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.
144. Скрипець Х. І., Одінцова 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.
145. Скрипець Х. І., Одінцова А. В. Морфологічна структура суцвіть *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Studia Biologica*. 2017. Т. 11, № 1. С. 109–116.
146. Скрипець Х., Одінцова 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.
147. Скрипець Х. І. Одінцова А. В Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae). *Український ботанічний журнал*. 2020. Т. 77, № 3. С. 210–224.

148. Соколовская Т. Б., Шпилевой Б. Е. Iridaceae. *Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Vitomaseae – Lemnaseae.* / Ленинград. Наука, 1990. С. 129–134.
149. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. / Барыкина Р. П. и др. Москва : Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
150. Старикова В. В. Методика изучения семенной продуктивности растений на примере эспарцета *Onobrychis arenaria*. *Ботанический журнал.* 1963. Т.48, № 5. С. 696–699.
151. Терехин Э. С. Репродуктивная биология. *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции* / под ред. Т. Б. Батыгина. Санкт-Петербург, 2000. С. 21–24.
152. Троицкий Н. А. Некоторые данные к биологии цветка *Iris sibirica* L. *Ботанический журнал.* 1948. Т. 33, № 3. С. 375–376.
153. Федоров А. А. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок : атлас. Москва-Ленинград : Наука, 1975. 350 с.
154. Федоров А. А. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие : атлас. Москва: Наука, 1979. 296 с.
155. Фирсова М. К. Методы исследования и оценки качества семян : методические указания. Москва : Сельхозиздат, 1955. 367 с.
156. Фирсова М. К. Жизнеспособность семян : монография. Москва : Колос, 1978. 415 с.
157. Флора Беларуси : Сосудистые растения. Liliopsida : в 6 т. / под общ. ред. В. И. Парфенова. Минск : Беларуская навука, 2017. Т. 3. 573 с.
158. Флора УРСР / за ред. М. І. Котова, А. І. Барбарича. Київ : Вид-во АН УРСР, 1950. Т. 3. С. 426.
159. Футорна О., Жигалова С. Ультраструктура поверхні насінин видів роду *Gladiolus* L. (Iridaceae Juss). *Чорноморський ботанічний журнал.* 2014. Т. 10, № 14. С. 15–25.

160. Харченко В. В., Наумов С. Ю. Род *Iris* L. во флоре юго-востока Украины. *Проблемы и перспективы исследований растительного мира* : материалы Междунар. науч.-практ. конф. молод. уч., 13–16 мая 2014 г. Ялта, 2014. С. 130.
161. Цвелев Н. Н. Сем. Iridaceae Juss. *Флора европейской части СССР. Т. 4* / под ред Н. Н. Цвелева. Ленинград : Наука, 1979. С. 292–311.
162. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Ю. Р. Шеляга-Сосонка. Київ : Українська енциклопедія, 1996. 608 с.
163. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я. П. Дідуха. Київ : Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.
164. Чугаева В. Н. Некоторые особенности биологии семенного размножения видов рода *Iris* при разных типах проращивания. *Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства*. 2002. С. 524–527.
165. Чугаева В. Н. Декоративные и хозяйственно-биологические характеристики некоторых видов рода *Iris* L. в ботаническом саду ТВГУ. *Ботанические исследования в Тверском регионе*. 2003. Вып. 1. С. 85–93.
166. Чугаева В. Н. Семенная продуктивность *Iris sibirica* L. и его сортов. *Биологический факультет* : материалы науч. конф. студ. и асп., Тверь, 2004. С 42–47.
167. Чугаева В. Н. Некоторые вопросы семенного плодоношения *Iris sibirica* L. и его сортов. *Роль ботанических садов в сохранении и обогащении биологического разнообразия видов*. 2004а. С. 95–97.
168. Чугаева В. Н. Особенности репродуктивной биологии представителей рода *Iris* L. *Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология»*. 2006. Вып. 2. С.138–143.
169. Чупов В. С. Некоторые таксономические и филогенетические важные признаки строения тычинок. *Ботанический журнал*. 1990. Т. 75, № 7. С. 965–973.
170. Шамров И. И. Соотношение пыльцевых зерен и семязачатков при разных системах скрещивания. *Эмбриология цветковых растений. Терминология и*

- концепції. Т. 3. / под ред. Т. Б. Батыгина. Санкт-Петербург, 2000. С. 119-120.*
171. Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции. *Ботанический журнал*. 2002. Т. 87, № 10. С. 1–30.
172. Шамров И. И., Анисимова Г. М. Нарушения в морфогенезе семязачатка семени и возможные причины, приводящие к гетероспермии. *Биологическое разнообразие. Интродукция растений* : материалы 4 Межд. науч. конф., 5–8 июня 2007 г. Санкт-Петербург, 2007. С. 637–639.
173. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение : Москва, 2008. 350 с.
174. Швець Т. Особливості онтогенезу представників різних секцій роду *Iris L.* в умовах культури. *Вісник Львівського Університету ім. І. Франка. Серія біологічна*. 2004. Вип. 36. С. 203–206
175. Швець Т. А. Насіннева продуктивність видів роду *Iris L.* за умов культури. *Актуальні проблеми дослідження та збереження фіторізноманіття* : матеріали конф. мол. уч.-бот., Київ : Фітосоціоцентр, 2005. С. 145–146.
176. Швець Т. А. Біологічні особливості видів роду *Iris L.* у зв'язку з інтродукцією в умови Правобережного Лісостепу України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : 03.00.05. Київ, 2006. 20 с.
177. Швець Т. А. Біологічні особливості видів роду *Iris L.* у зв'язку з інтродукцією в умови Правобережного Лісостепу України : дис... канд. біол. наук : 03.00.05 / НАН України; Національний дендрологічний парк "Софіївка". Умань, 2006. 202 с.
178. Шевченко С. В. Репродуктивна біологія ряду цінних субтропічних плодкових та декоративних рослин Криму : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: 03.00.05. Ялта, 2001. 33 с.
179. Шевченко С. В. Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма : монография. Крым : Аграрна наука, 2009. 336 с.

180. Шевченко С. В. О цветении и опылении асфоделины крымской (*Asphodeline taurica* (Pall.) Endl. (сем. Asphodelaceae) // *Актуальные проблемы биологии и экологии* : материалы Междунар. на-уч.-практ. конф. 2017, г. Грозный - Махачкала, 2017. С. 143–147.
181. Шевченко С. В., Дьяченко А. Д. Мужская генеративная сфера *Sideritis scitillaris* L. (сем. Lamiaceae). *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2004. Вып. 89. С. 108–112.
182. Шевченко С. В., Дьяченко А.Д., Марко Н. В. К вопросу об особенностях антэкологии некоторых редких растений Крыма. *Охрана редких видов растений: проблемы и перспективы* : материалы Междунар. научн. конф., посвящ. 200-летию Бот. сада ХНУ им. В.Н. Каразина, 27–30 сентября 2004 г. Харьков, 2004. С. 139–142.
183. Шевченко С. В., Зубкова Н. В. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Clematis* L. (сем. Ranunculaceae). *Труды Государственного Никитского ботанического сада*. 2008. Т. 129. С. 6–21.
184. Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н., Марко Н. В., Тер-Погосян А. Г., Ярославцева А. Д. Антэкологические аспекты репродуктивной биологии цветковых растений. *Матеріали читань присвячених 300-річчю з дня народження К. Ліннея*, 21–25 травня 2007 р. Луганськ : Элтон -2, 2007. С. 23–25.
185. Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н., Марко Н. В., Ярославцева А. Д. Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма : монография. Крым : Аграрна наука, 2010. 392 с.
186. Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н. Характеристика мужских генеративных структур *Sanna indica* L. *Черноморский ботанический журнал*. 2011. Т. 7, № 4. С. 360–364.
187. Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н. Некоторые особенности эмбриологии представителей видов *Rosa spinosissima* L., *R. canina* L. и сортов *R. x*

- damascena* Mill. в норме и при вирусной инфекции. *Сельскохозяйственная биология*. 2018. Т. 53, № 3. С. 624–633.
188. Шевченко С. В., Мирошниченко Н. Н. Колокольчик Талиева *C. talievii* Juz. *Растения Крыма: Прелестные соседи. Серия Природная кладовая Крыма*. 2016. С. 120–121.
189. Шевченко С. В., Чеботарь А. А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*). *Труды Государственного Никитского ботанического сада*. 1992. Т. 113. С. 52–61.
190. Шнеер В. С. Филогенетические отношения таксонов в семействах Iridaceae и Ариасеae по результатам серологического анализа : автореф. дис. на получения канд. биол. наук : 03.00.05. Санкт-Петербург, 2000. 45 с.
191. Юхимчук Д. П. Декоративні рослини природної флори України. Київ, 1977.
192. Ярославцева А. Д. Особенности цветения и семяобразования у *Scutellaria albida* L. (сем. Lamiaceae). *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2005. Вып. 91. С. 97–103.
193. Ярославцева А. Д. Некоторые этапы развития женской генеративной сферы *Sideritis catillaris* L. (сем. Lamiaceae). *Актуальні проблеми ботаніки, екології та біотехнології* : матеріали Міжнар. конф. молод. уч. – бот., 27–30 вересня 2006 р. Київ, 2006. С. 207–208.
194. Ярославцева А. Д. Репродуктивная биология *Lamium glaberrimum* (C. Koch) Taliev (сем. Lamiaceae). *Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. Київського національного університету ім. Тараса Шевченка*. Вип. 12-14. 2007. С. 100–107.
195. Ярославцева А. Д. Некоторые особенности развития женских генеративных структур *Scutellaria albida* L. (сем. Lamiaceae). *Учёные ботаники Таврического университета: вклад в науку, идеи и их развитие* : материалы Междунар. научн. конф., 20 мая 2008 г. Симферополь, 2008. С. 168–173.

196. Ярославцева А. Д. Репродуктивна біологія деяких видів родини Lamiaceae Lindley : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: 03.00.05. Ялта, 2009. 20 с.
197. Ярославцева А. Д., Шевченко С. В. Развитие мужских генеративных структур *Lamium glaberrimum* (C. Koch) Taliev (сем. Lamiaceae). *Чорноморський ботанічний журнал*. 2007. Т. 3, № 2. С. 51–59.
198. Ярославцева А. Д., Шевченко С. В. Репродуктивная биология некоторых представителей семейства Lamiaceae. *Труды Государственного Никитского ботанического сада : Эмбриологические и физиологические исследования семенных растений*. 2008. Вып. 129. С. 100–118.
199. Ярославцева А. Д., Шевченко С. В. Оплодотворение, эмбриогенез и эндоспермогенез *Scutellaria albida* L. (семейство Lamiaceae). *Эмбриология, генетика и биотехнология* : материалы III Междунар. школы молод. уч., 29 июня – 3 июля 2009 г. Саратов, 2009. С. 121–124.
200. Alexandersson R., Johnson S. Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings of the Royal Society of London*. 2002. Vol. 26. P. 631-636.
201. Angiosperm Phylogeny Website URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html>
202. APG IV: Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. 2016
203. Bern Convention. URL: <https://www.coe.int/en/web/bern-convention/>
204. Bernhardt P., Goldblatt P. The role of phylogenetic constraints in the evolution of pollination mechanisms in Iridaceae of sub-Saharan Africa. *Aliso*. 2006. Vol. 22. P. 434–444.
205. Bonari G., Fajmon K., Malenovský I., Zelený D., Holu J., Jongepierová I., Ko P., Jan U., Chytrý M. Management of semi-natural grasslands benefiting both plant and insect diversity: the importance of heterogeneity and tradition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2017. Vol. 246. P. 243–252.

206. Carol W. A. Floral stages, ovule development, and ovule and fruit success in *Iris tenax*, focusing on var. *Gormanii*, a taxon with low seed set. *American Journal of Botany*. 2001. Vol. 88, № 12. P. 2221–2231.
207. Chelariu E., Draghia L. Studies Regarding the Behaviour in Crop Conditions of Some Species from Ornamental Flora, with Decorative Value. *Bulletin UASVM Horticulture*. 2011. Vol. 68, №1. P. 315–319.
208. Choob V. V. Patterns of flower and inflorescence architecture in *Crocus L.* (Iridaceae). *Annali di Botanica*. 2000. Vol. 58. P. 91–104.
209. Cruden R. W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 1977. Vol. 31. P. 32–46
210. Daumann E. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. *Feddes Repert*. 1970. Bd. 80, № 7–8. S. 463–590.
211. De Waal C., Anderson B., Barrett S. C. H. The natural history of pollination and mating in bird-pollinated *Babiana* (Iridaceae). *Annals of Botany*. 2012. Vol. 109. P. 667–679.
212. Ehrich L., Ulrichs C., Grüneberg H. Factors influencing flowering of different South African Iridaceae. *HortScience*. 2009. Vol. 44, № 6. P. 1792–1795.
213. Eichler A. W. Blütendiagramme. T. 1. Engelmann, Leipzig 1875.
214. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperm : Stockholm : Almqvist & Wiksell, 1952. 539 p.
215. Faegri K., Van Der Pijl L. The principles of pollination ecology : monograph. London : Pergamon Press, 1979. 381 p.
216. Gleeson P. A., Clarke A. E. Antigenic determinants of a plant proteoglycan, the *Gladiolus* style arabinogalactan-protein. *Biochem Journal*. 1980. Vol. 191. P. 437–447.
217. Goldblatt P. Phylogeny and classification of Iridaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1990. Vol. 77. P. 607–627.

218. Goldblatt P. Phylogenetic analysis of the South African genus *Sparaxis* (including *Synnotia*) (Iridaceae: Ixioideae), with two new species and a review of the genus. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1992. Vol. 79. P. 143–159.
219. Goldblatt P., Bernhardt P., Manning J. C. Adaptive radiation of pollination mechanisms in *Ixia* (Iridaceae: Crocoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 2000a. Vol. 87. P. 564–577.
220. Goldblatt P., Davies J., Manning J. C., Bank M., Savolainen V. Phylogeny of Iridaceae subfamily Crocoideae based on a combined multigene plastid DNA analysis. *Aliso*. 2006. Vol. 22. P. 399–411.
221. Goldblatt P., Manning J. C., Bernhardt P. Pollination biology of *Lapeirousia* subgenus *Lapeirousia* (Iridaceae) in southern Africa: floral divergence and adaptation for long-tongued fly-pollination. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1995. Vol. 82. P. 517–534.
222. Goldblatt P., Manning J., Rudall P. Iridaceae. *The families and genera of vascular plants. Flowering Plants, Monocotyledons* / ed. K. Kubitzki. 1998. Vol. 3. P. 295–325.
223. Goldblatt P., Manning J. C., Bernhardt P. Adaptive radiation of bee-pollinated *Gladiolus* species (Iridaceae) in southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1998b. Vol. 85. P. 492–517.
224. Goldblatt P., Manning J. C., Bernhardt P. Evidence of bird pollination in Iridaceae of southern Africa. *Adansonia* 1999. Vol. 21. P. 25–40.
225. Goldblatt P., Manning J. C. The long-proboscis fly pollination system in *Gladiolus* (Iridaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1999. Vol. 86. P. 758–774.
226. Goldblatt P., Manning J. C., Bernhardt P. Evidence of bird pollination in Iridaceae of southern Africa. *Adansonia*. 1999. Vol. 21. P. 25–40.
227. Goldblatt P., Manning J. C., Bernhardt P. Adaptive radiation of pollination mechanisms in *Sparaxis* (Iridaceae: Ixioideae). *Adansonia*. 2000b. Vol. 22. P. 57–70.

228. Goldblatt P, Manning J. C., Bernhardt P. Radiation of pollination systems in *Gladiolus* (Iridaceae: Crocoideae) in southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 2001. Vol. 88. P. 713–734.
229. Goldblatt P., Manning J. Radiation of pollination systems in the Iridaceae of sub-Saharan Africa. *Annals of Botany / Oxford Academ.* 2006. Vol. 97. P. 317–344.
230. Goldblatt P., Manning J.C. The Iris family. Natural history classification. Timber Press 2008. 336 p.
231. Goldblatt P., Nänni I., Bernhardt P., Manning J. C. Floral biology of *Hesperantha* (Iridaceae: Crocoideae): shifts in flower colour and timing of floral opening and closing radically change the pollination system. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 2004b. Vol. 91. P. 186–206.
232. Goldblatt P., Rodriguez A., Powell M. P., Jonathan D. T., Manning J. C., Bank M., Savolainen V. Iridaceae ‘Out of Australasia’? Phylogeny, biogeography, and divergence time based on plastid DNA sequences. *Systematic Botany*. 2008. Vol. 33. P. 495–508.
233. Guide to the Global Taxonomy Initiative. GBD Technical Series, 2007. 205 p. URL: <https://www.cbd.int/doc/programmes/cro-cut/gti/gti-guide-en.pdf>. Режим доступа 10.09.2018.
234. IUCN, International Union for Conservation of Nature. URL: <https://www.iucn.org/>
235. Jõgar Ü., Moora M. Reintroduction of a rare plant (*Gladiolus imbricatus*) population to a river floodplain – How important is meadow management?. *Restoration Ecology*. 2008. Vol. 16. P. 382–385.
236. Karst L., Wilson C. A. "Phylogeny of the New World genus *Sisyrinchium* (Iridaceae) based on analyses of plastid and nuclear DNA sequence data". *Systematic Botany*. 2012. Vol. 37, № 1. P. 87–95.
237. Kose M., Liira J., Tal K. Long-term effect of different management regimes on the survival and population structure of *Gladiolus imbricatus* in Estonian coastal meadows. *Global Ecology and Conservation*. 2019. Vol. 20. P. 1–12.

238. Kostrakiewicz K. Aktualny stan populacji kosańca syberyjskiego *Iris sibirica* na wybranych stanowiskach w okolicach Krakowa. *Chrońmy Przyrodę Ojczyznę*. 2002. Vol. 57, № 4. P. 95–98.
239. Kostrakiewicz K. Seasonal rhythmicity of *Iris sibirica* (Iridaceae) population in Kostrze district of Kraków (S. Poland). *Polish Botanical Studies*. 2007. Vol. 22. P. 311–316.
240. Kostrakiewicz K. Population structure of a clonal endangered plant species *Iris sibirica* L. in different habitat conditions. *Polish Journal of Ecology*. 2008. Vol. 56, № 4. P. 581–592.
241. Kostrakiewicz-Gierałt K. The variability of selected features of *Gladiolus imbricatus* L. in relation to successive stages of meadow communities following the mowing cessation. *Polish Journal of Ecology*. 2014. Vol. 67, № 2. P. 307–321.
242. Kubíková P., Zeidler M. Habitat demands and population characteristics of the rare plant species *Gladiolus imbricatus* L. in the Frenštát region (NE Moravia, the Czech Republic). *Časopis Slezského zemského muzea. Opava*. 2011. Vol. 60. P. 154–164.
243. Lahijie M. F. Phenotypic variation of *Gladiolus* species of Iran. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*. 2012. Vol. 4, № 11. P. 721–725.
244. Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österreichischen Botanischen Zeitschrift*. 1950. Vol. 97. P. 403–436.
245. Lietuvos Raudonoji Knyga / The Red List of Lithuania URL: <https://www.raudonojiknyga.lt/knyga/64-2019-m-naujos-raudonosios-knygos-saugomu-rusiu-sarasas> (дата звернення: 10.08.2018).
246. Manning J. C., Goldblatt P. The *Prosoeca peringueyi* (Diptera: Nemestrinidae) pollination guild in southern Africa: long-tongued flies and their tubular flowers. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1996. Vol. 83. P. 67–86.
247. Manning J. C., Goldblatt P. The *Moegistorhynchus longirostris* (Diptera: Nemestrinidae) pollination guild: long-tubed flowers and a specialized long-

- proboscid fly pollination system in southern Africa. *Plant Systematics and Evolution*. 1997. Vol. 206. P. 51–69.
248. Mathew B. *The Iris*. Universe Books: New York, 1981. 202 pp.
249. Mosyakin S. L., Fedoronchuk M. M. *Vascular plants of Ukraine : monograph*. Kiev, 1999. 345 p.
250. Negru A., Sabanov G., Cantemir V., Ganju Gh., Baclanov V. *Plantele rare din flora spontana a Republicii Moldova*. URL: [http://www.salvaeco.org/plante/\(дата_звернення: 14.10.2019\)](http://www.salvaeco.org/plante/(дата_звернення: 14.10.2019)).
251. Newman E., Manning J., Anderson B., Matching floral and pollinator traits through guild convergence and pollinator ecotype formation. *Annals of Botany*. 2014. Vol. 113. P. 373–384.
252. Progamic P., Williams J. H. *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) and the evolutionary developmental origins of the angiosperm. *American Journal of Botany*. 2009. Vol. 96, № 1. P. 144–165.
253. Reeves G., Chase M. W., Goldblatt P., Rudall P., Fay M. F., Cox A. V., Lejeune B., Souza-Chies T. Molecular systematics of Iridaceae: evidence from four plastid DNA regions. *American Journal of Botany*. 2001. Vol. 88, № 11. P. 2074–2087.
254. Rudall P. J., Manning J. C., Goldblatt P. Evolution of floral nectaries in Iridaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 2003. Vol. 90. P. 613-631.
255. Sánchez J. M., Ferrero V., Arroyo J., Navarro L. Patterns of style polymorphism in five species of the South African genus *Nivenia* (Iridaceae). *Annals of Botany*. 2010. Vol. 106. P. 321–331.
256. Schmid R. Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries. *Acta botanica Neerlandica*. 1985. Vol. 1, № 34. P. 125–128.
257. Scrypec K., Tassenkevich L., Seniv M. *Iris sibirica* L. (Iridaceae) on the territory of Western Ukraine. *Biosystems Diversity*. 2020. Vol. 28, № 3. P. 211-215.

258. Shynder O. New localities of *Iris sibirica* in Chernihiv Polissya. *Актуальні проблеми ботаніки та екології* : матеріали Міжнар. конф. мол. уч., 18–22 червня 2013 р. Щолкіне : Фітосоціоцентр, 2013. С. 119.
259. Silvério A., Nadot S., Souza-Chies T.T., Chauveau O. Floral rewards in the tribe Sisyrrinchieae (Iridaceae): oil as an alternative to pollen and nectar? *Sex Plant Reprod.* 2012. Issue 25(4). P. 267-279.
260. Sokoloff D., Rudall P. J., Remizowa M. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research. *Journal of Experimental Botany.* 2006. Vol. 57, № 13. P. 3517–3530.
261. Spuris Z., (ed.) *Red Data Book of Latvia. Rare and Threatened Species of Plants and Animals. Invertebrates* : Riga, 1998.
262. Szöllősi R., Benyes E., Medvegy A., Mihalik E. Reprodukív sikeresség vizsgálata az *Iris sibirica* L. egy telepített populációjában. *Magyar Ökológus Kongresszus* : poszter. 26-28 augusztus 2009 Szeged, 2009. P. 215.
263. Szöllősi R., Medvegy A., Nemeth A., Kálmán K., Mihalik E. Intra-inflorescence variations in floral morphological and reproductive traits of *Iris sibirica* L. *Acta Biologica Szegediensis.* 2010. Vol. 54, № 2. P. 103–110.
264. Szöllősi R., Medvegy A., Benyes E., Nemeth A., Mihalik E. Flowering phenology, floral display and reproductive success of *Iris sibirica* L. *Acta Botanica Hungarica.* 2011. Vol. 53, №3–4. P. 409–422.
265. Takhtajan A. *Flowering Plants* : 2nd ed. Springer, 2009. 871 p.
266. Tälle M., Deák B., Poschlod P., Valkó O., Westerberg L., Milberg P. Similar effects of different mowing frequencies on the conservation value of semi-natural grasslands in Europe. *Biodiversity and Conservation.* 2018. Vol. 27. P. 2451–2475.
267. *The Families of the Monocotyledons: Structure, Evolution, and Taxonomy* / Dahlgren R. M. T., Clifford, H. T., Yeo P. F. Springer, 1985. 520 pp.
268. The Plant List. URL: <http://www.theplantlist.org/>

269. Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen : monographie. Berlin : Borntrager, 1937. 955 p.
270. Turis P., Kliment J., Feráková V., Dítě D., Eliáš P., Hrivnák R., Košťál J., Šuvada R., Mráz P., Bernátová D. Red List of vascular plants of the Carpathian part of Slovakia. *Thaiszia Journal of Botany*. 2014. Vol. 24, № 1. P. 35–87.
271. Van Tieghem P. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. *Mém. Prés. Divers Savants Acad. Sci. Inst. Impérial France. Sér.* 1875. Vol. 2., № 21. P. 1–261.
272. Van Zandt P. A., Delayed S. M. Delayed and carryover effects of salinity on flowering in *Iris hexagona* (Iridaceae). *American Journal of Botany*. 2002. Vol. 89, № 11. P. 1847–1851.
273. Watts S., Sapir Y., Segal B., Dafni A. The endangered *Iris atropurpurea* (Iridaceae) in Israel: honey-bees, night-sheltering male bees and female solitary bees as pollinators. *Annals of Botany*. 2013. Vol. 111. P. 395–407.
274. Webb D. A. *Iris L. Flora Europaea. Alismataceae to Orchidaceae* / eds T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters. Cambridge : Cambridge Univ. Press. 1980. Vol. 5. P. 87–92.
275. Westerkamp C., Claßen-Bockhoff R. Bilabiate flowers: the ultimate response to bees. *Annals of Botany*. 2007. Vol. 100. P. 361–374.
276. Wilson C. A. Floral stages, ovule development, and ovule and fruit success in *Iris tenax*, focusing on var. *gormanii*, a taxon with low seed. *American Journal of Botany*. 2001. Vol. 88, № 12. P. 2221–2231.
277. Wilson C. A. Subgeneric classification in *Iris* re-examined using chloroplast sequence data. *Taxon*. 2011. Vol. 60, № 1. P. 27–35.
278. Zhygalova S., Futorna O., Levanets A. Micromorphological study (ultrastructure of lamina surface, seeds, ultrasculpture of pollen grains) of *Gladiolus* L. species (Iridaceae Juss.) of Ukrainian flora. *Environmental and Socio-economic Studies*. 2014. Vol. 2, № 4. P. 21–27.

279. Zhygalova S., Futorna O., Levanets A. Micromorphological study (ultrastructure of lamina surface, seeds, ultrasculpture of pollen grains) of *Gladiolus* L. species (Iridaceae Juss.) of Ukrainian flora. *Environmental and Socio-economic Studies*. 2014. Vol. 2, № 4. P. 21–27.
280. Zhygalova S., Futorna O. The seed's ultrastructure of genus *Iris* L. (Iridaceae) species from the Ukrainian Carpathians. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Biologia*. 2017. Vol. LXII. P. 209–210.
281. Zhyhalenko O. A. New finding of *Sisyrinchium serpentrionale* Bicknell in Left-Bank Forest-Steppe of Ukraine. *Актуальні проблеми ботаніки та екології : матеріали міжнар. конф. мол. уч., 18-22 червня 2013 р. Щолкіне : Фітосоціоцентр, 2013. С. 128.*

ДОДАТОК А. ДОВІДКА ПРО ВПРОВАДЖЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ У НАВЧАЛЬНОМУ ПРОЦЕСІ

ЗАТВЕРДЖУЮ

Проректор з наукової роботи

Член-кореспондент НАН України,
доктор хімічних наук, професор

Р.С. Гладішевський

6.09.2020р.



про впровадження результатів дисертаційної роботи
Скрипець Христини Ігорівни «Репродуктивна біологія
Gladiolus imbricatus L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.)»

Комісія у складі:

Голова: завідувач кафедри ботаніки, к. б. н., доц. В.І. Гончаренко;

Члени комісії:

доцент кафедри ботаніки, д. б. н., проф. Л.О. Тасенкевич;

доцент кафедри ботаніки, к. б. н., доц. А.В. Одінцова;

доцент кафедри ботаніки, к. б. н., доц. А.І. Прокопів

цим Актом засвідчує, що результати дисертаційної роботи Скрипець Христини Ігорівни за темою «Репродуктивна біологія *Gladiolus imbricatus* L. та *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.)» використовуються співробітниками кафедри ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка при підготовці і викладанні курсів «Ботаніка», «Студентська наукова робота», «Проблемні аспекти сучасної ботаніки», які читаються здобувачам освіти першого (бакалаврського) рівня та «Філогенія та еволюція рослин» для здобувачів освіти другого (магістерського) рівня кафедри ботаніки, а також використовуються при проведенні лабораторних занять з «Великого практикуму з ботаніки».

Голова комісії
Завідувач кафедри ботаніки,
канд. біол. наук, доц.

В.І. Гончаренко

Члени комісії
Професор кафедри ботаніки,
доктор біол. наук, проф.

Л.О. Тасенкевич

Доцент кафедри ботаніки,
канд. біол. наук, доц.

А.В. Одінцова

Доцент кафедри ботаніки,
канд. біол. наук, доц.

А.І. Прокопів

« 11 » вересня 2020 р.

ДОДАТОК Б. СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ
ТА ВІДОМОСТІ ПРО АПРОБАЦІЮ РЕЗУЛЬТАТІВ

**Статті в іноземних рецензованих журналах, що індексуються Scopus та Web
of Sciens і мають імпакт-фактор:**

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

Статті у фахових виданнях України:

2. Одінцова 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., Одінцова 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., Одінцова 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. Одінцова 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. Одінцова 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. Одінцева А. В., Фищук О. С., Скрипець Х. І. Септальные нектарники в зонах эусинкарпного гинцея. *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. Скрипець Х., Одінцева А. Вертикальна зональність гінецею *Iris sibirica* L. (Iridaceae). *Молодь і поступ біології* : зб. тез X Міжнародної наук. конф. студ. і асп. Львів, 2014. С. 73–74.

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

14. Скрипець 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. Київ, 2015. С. 227–228.

15. Скрипець Х. І. Вертикальна зональність гінецею *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. Скрипець Х. І., Одінцева 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. Скрипець Х. І., Одінцева 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. Скрипець Х., Одінцева 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.

Апробація матеріалів на конференціях та семінарах

1. Сучасна фітоморфологія (Львів, II Міжнародна наукова конференція з морфології рослин, 14-16 травня, 2013, усна доповідь).

2. Сучасна фітоморфологія (Львів, III Міжнародна наукова конференція з морфології рослин, 13-15 травня, 2014, усна доповідь).

3. Молодь і поступ біології (Львів, X Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів, 8-11 квітня, 2014, *усна доповідь*).
4. Карпология и репродуктивная биология высших растений (Москва, II-й Всероссийская научная конференция с международным участием посвящённой памяти профессора А. П. Меликяна, 1-3 октября, 2014, *заочна участь*).
5. Актуальні проблеми ботаніки та екології (Полтава, Міжнародна конференція молодих учених, присвячена 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова, 15-20 вересня, 2015, *усна доповідь*).
6. VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я (м. Херсон-Лазурне, 19 травня, 2015 р., *усна доповідь*).
7. Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах та дендропарках (Київ, Міжнародна наукова конференція присвячена 80-річчю від дня заснування Національного ботанічного саду ім. М.М.Гришка 15-17, вересня 2015, *заочна участь*).
8. Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція (Одеса, VII міжнародна конференція молодих вчених, аспірантів, студентів, 18–19 вересня, 2015, *заочна участь*).
9. Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології (Вінниця, IV Міжнародна наукова конференція студентів, аспірантів і молодих вчених, 12–14 квітня, 2016, *заочна участь*).
10. Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій (Київ, IV міжнародна конференція 16–20 травня 2016, *усна доповідь*).
11. Молодь і поступ біології (Львів, XIII Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів, 25-27 квітня, 2017, *усна доповідь*).