



УДК 582.58 : 581.44

МОРФОЛОГІЧНА СТРУКТУРА СУЦВІТЬ *GLADIOLUS IMBRICATUS* L. ТА *IRIS SIBIRICA* L. (IRIDACEAE)

Х. І. Скрипець, А. В. Одінцова

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: xrustysja-skrypec@ukr.net

Брактеозні суцвіття *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* характеризуються дво-рядним листкорозміщенням і різним ступенем морфологічної поліваріантності. Колосоподібне суцвіття *Gladiolus imbricatus* містить 8–14 квіток, які під час цвітіння обернуті в один бік. Суцвіття *Gladiolus imbricatus* виявляє інваріантність морфологічної будови і являє собою просту колосоподібну китицю з квітками, розміщеними на дуже коротких квітконіжках. Приквітки і профіли в суцвітті *Gladiolus imbricatus* зберігаються протягом усього ґенезу. Суцвіття *Iris sibirica* складається з 1–3 віялоподібних малоквіткових монохазіїв і характеризується значною морфологічною поліваріантністю за кількістю квіток, їхнім розміщенням і порядком зацвітання. Найчастіше виявлено п'ятиквіткові суцвіття з двох складних монохазіїв. Покривні листки монохазіїв в *Iris sibirica* опадають на початку цвітіння, а приквітки зберігаються до середини періоду дозрівання плодів. Усі листки у суцвіттях *Iris sibirica*, крім приквіток найнижчих квіток складних монохазіїв, мають будову профілів. У суцвіттях обидвох видів виявлено рудиментарні квітки, які свідчать про потенційно більші розміри вихідних суцвіть.

Ключові слова: колосоподібне суцвіття, віялоподібний монохазій, габітус суцвіття, морфологічна поліваріантність, рудименти квіток.

ВСТУП

Родина Iridaceae охоплює близько 1800 видів, які входять до чотирьох підродин: Isophysidoideae, Nivenioideae, Ixioideae та Iridoideae, з яких дві останні об'єднують більшу частину видів [12]. У підродині Ixioideae суцвіття колосоподібне або квітки поодинокі, а для підродини Iridoideae наводиться складне цимозне суцвіття – віялоподібний монохазій (rhipidium) [4, 5, 13]. В Україні поширені представники двох родів з підродини Ixioideae (*Crocus* L. і *Gladiolus* L.) та двох родів із підродини Iridoideae (*Sisyrinchium* L. та *Iris* L.). Суцвіття в *Iris sibirica* називають малоквітковою звивиною [3, 8] або віялоподібним монохазієм (rhipidium) [11], причому зазначено значну вікову варіабельність кількості квіток на одному генеративному пагоні [10].

Спеціальні дослідження структури суцвіть Півникових флори України не проводились, а літературні дані для родів *Gladiolus* та *Iris* є недостатньо точними

й однозначними, тому метою нашої роботи було дослідити структуру суцвіть *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* у морфологічному й часовому аспекті як складову частину репродуктивної стратегії видів, важливу для здійснення процесів запилення і дисемінації.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Дослідження проводили у природних умовах на двох модельних популяціях: поблизу залізничної колії в с. Кострино Великоберезнянського району Закарпатської області (*Gladiolus imbricatus*) та в північно-західних околицях с. Ролів Дрогобицького району Львівської області (*Iris sibirica*). Суцвіття вивчали від часу появи генеративних зачатків до завершення генезису цих структур. Обидва види внесені до Червоної книги України як вразливі [9], тому важливо було здійснювати дослідження з використанням неруйнуючих методів. Морфологічний аналіз суцвіття проводили за О. О. Федоровим і З. Т. Артюшенко [1], а також за Т. В. Кузнецовою та співавторами [6]. Фотографії виготовлені за допомогою фотокамери марки CANON IXUS 9515.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ ТА ЇХНЕ ОБГОВОРЕННЯ

Структура і морфологічний аналіз суцвіття *Gladiolus imbricatus*. Суцвіття в *Gladiolus imbricatus* верхівкове, не розгалужене, відкрите, з видовженою головною віссю і почергово розміщеними квітками. Квітки в суцвітті розташовані дворядно, на стадії бутонізації вони повністю вкриті приквітками і приквіточками (рис. 1, А). Приквіткі (брактеї) широколанцетні, завдовжки 1,5–2,0 см, світло-зелені, трав'янисті. Приквіточки (профіли) ланцетні, завдовжки 1,0–1,5 см, з двома киями, світло-зелені. Суцвіття складається в середньому з 11 (8–14) квіток, які мають нижню зав'язь і трубчасту трохи зигоморфну просту віночкоподібну оцвітину. Виявлено, що квітки розміщені на дуже коротких квітконіжках завдовжки близько 1 мм (рис. 2, А). Під час цвітіння довжина суцвіття становить 5–14 см. На початку цвітіння вісь суцвіття хвилясто вигинається, а верхні частини квіток на рівні трубчастої ділянки оцвітини відхиляються горизонтально від осі суцвіття, причому всі квітки повертаються в один бік, у результаті чого суцвіття виглядає однобічним (рис. 1, Б). Одночасно цвітуть 4–5 квіток, які розкриваються в акропетальному порядку, по одній щодня. Остання квітка суцвіття має вдвічі менші розміри оцвітини, вона займає псевдотермінальне положення поблизу рудимента апексу суцвіття і оточена приквіткою та профілом (рис. 2, Б). На стадії плодоношення суцвіття знову виявляє дворядну структуру, оскільки оцвітину квіток опадає, а нижні зав'язі квіток не змінюють свого дворядного розміщення від стадії бутону до плодоношення (рис. 1, В). Вісь суцвіття упродовж плодоношення зберігається, але зав'язі верхніх 4–7 квіток не розвиваються у плоди, а лише буріють і залишаються стерильними. Приквіткі та профіли зберігаються в суцвітті до закінчення процесів дисемінації, трохи видовжуються і буріють.

Отже, за нашими даними, суцвіття *Gladiolus imbricatus* являє собою просту колосоподібну китицю, яка в дослідженій популяції виявляє інваріантну структуру. В літературі зазначалася спорадична наявність бічної малоквіткової китиці в пазусі верхнього листка серединної формації [7], яка в нашому матеріалі не траплялась. З'ясовано, що протягом генезису суцвіття двічі змінює свій габітус завдяки

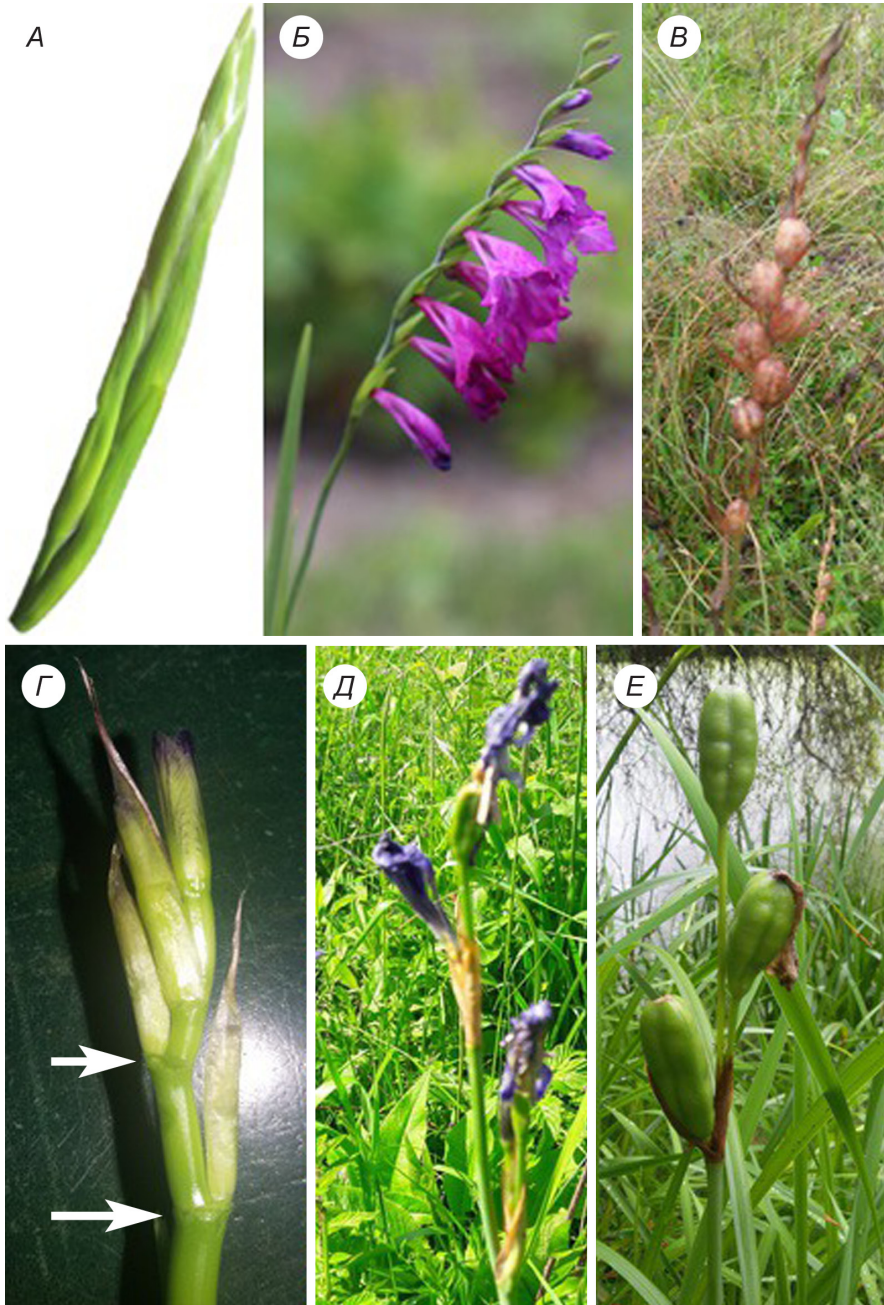


Рис. 1. Суцвіття *Gladiolus imbricatus* на стадії бутонізації (А), цвітіння (Б), плодоношення (В) та суцвіття *Iris sibirica* на стадії бутонізації (Г), цвітіння (Д), плодоношення (Е). Покривні листки нижнього і верхнього складного монохазію видалені (рубці відмічені стрілкою)

Fig. 1. Inflorescence of *Gladiolus imbricatus* on the preanthetic phase (A), flowering (B), fruiting (B) and inflorescence of *Iris sibirica* on the preanthetic phase (Г), flowering (Д), fruiting (E). Spathe of the lower and upper rhipidia are removed (scars marked with arrows)

відхиленню оцвітини всіх розкритих квіток в один бік (рис. 3, А, Б). Це зумовлює визначення суцвіття на стадії цвітіння однобічним колосом з фізіономічної точки зору. З морфологічної точки зору, суцвіття *Gladiolus imbricatus* потрібно визначати як дворядне колосоподібне брактеозне середньодовге суцвіття (колосоподібна китиця) з хвилясто зігнутою віссю і псевдотермінальною квіткою.

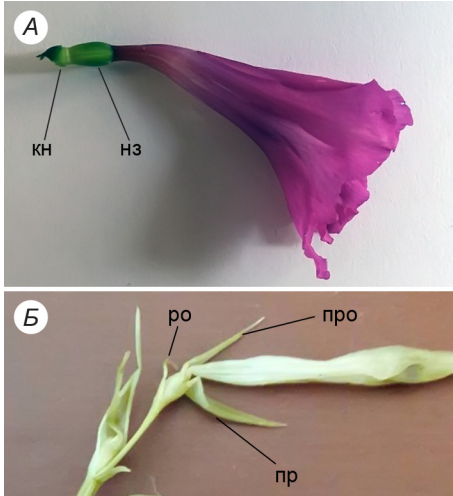


Рис. 2. Загальний вигляд розкритої квітки *Gladiolus imbricatus* на короткій квітконіжці (А) та верхня (псевдотермінальна) квітка в суцвітті (Б): кн – квітконіжка; нз – нижня зав'язь; пр – приквітка; про – профіл; ро – рудимент осі суцвіття

Fig. 2. General view of the open flower of *Gladiolus imbricatus* on the short pedicel (А) and upper (pseudoterminal) flower of the inflorescence (Б): кн – pedicel; нз – inferior ovary; пр – bract; про – prophyll; ро – rudimental inflorescence axis

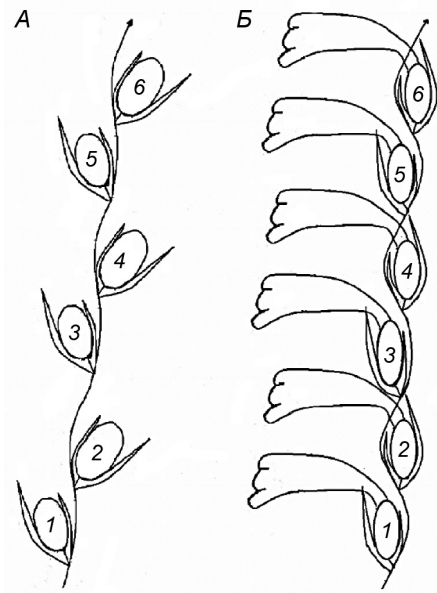


Рис. 3. Габітус суцвіття *Gladiolus imbricatus* на стадіях бутонізації та плодоношення (А) і цвітіння (Б)

Fig. 3. Habitus of the inflorescence of *Gladiolus imbricatus* on the pre-anthetic and post-anthetic phases (А) and the phase of flowering (Б)

Структура і морфологічний аналіз суцвіття *Iris sibirica*. Квітки *Iris sibirica* розміщуються на генеративному пагоні двома складними монохазіальними суцвіттями – верхнім і нижнім, оточеними кожне покривним листком (покривалом) завдовжки 3–4 см, світло-зеленого кольору, який буріє і опадає під час переходу до цвітіння (рис. 1, Г). На одному генеративному пагоні зазвичай розвивається 3–5,

рідше – 2 або 6–7 квіток, які в межах кожного суцвіття зацвітають у базипетально-м порядку (рис. 1, Д). Листкорозміщення у суцвіттях дворядне.

У складі кожного монохазіального 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 усі приквітки (профіли), крім найнижчих квіток монохазіїв, мають двокилеву структуру, характерну для профілів однодольних рослин. Під час цвітіння довжина приквіток (1,5–3,0 см) поступово зменшується зі 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. Приквітки видовжуються до 6 см, висихають, набувають світло-бурого кольору та зберігаються до середини періоду дозрівання плодів (рис. 1, Е). Під час плодоношення зберігається дворядне розміщення плодів у суцвіттях.

Порядок зацвітання квіток в *Iris sibirica* та їхнє розміщення у суцвіттях сильно різняться. Перша квітка, яка зацвітає на генеративному пагоні, може розміщуватись як у верхньому, так і в нижньому складному монохазії. На двоквітковому генеративному пагоні розвивається тільки верхнє суцвіття, де є дві квітки з приквітками, з яких 1-ша квітка займає псевдотермінальне положення (рис. 4, А). У триквіткових суцвіттях спостерігали різноманітні варіанти зацвітання квіток. Так, у верхньому суцвітті можуть бути такі варіанти розміщення квіток за порядком зацвітання: 1-ша і 3-тя, 1-ша і 2-га та 3-тя і 2-га. У нижньому суцвітті розташовані такі квітки за порядком зацвітання: 2-га, 3-тя, 1-ша відповідно (рис. 4, Б–Ж). У більшості чотиріквіткових варіантів суцвіть 1-ша, 2-га, 3-тя за порядком зацвітання квітки розташовані у верхньому монохазії, а 4-та – в нижньому. Траплялися суцвіття, в яких 1-ша, 2-га і 4-та квітки були розташовані у верхньому монохазії, а 3-тя – у нижньому (рис. 4, З–І).

У п'ятиквітковому суцвітті є найбільш типове розташування квіток, описане в літературі [3, 8, 10]: у верхньому суцвітті з'являються 1-ша, 2-га і 4-та квітки, у нижньому суцвітті – 3-тя і 5-та (рис. 4, К, Л). У шестиквітковому суцвітті здебільшого були представлені типові для п'ятиквіткового суцвіття варіанти зацвітання квіток. Проте траплялися й аномальні варіанти, де були наявні три складні монохазії: верхній, середній і нижній, описані R. Szóllósi зі співавторами [10] як трирівневі суцвіття. У верхньому монохазії були представлені 1-ша, 2-га, 5-та і 6-та за порядком зацвітання квітки, у середньому – 4-та квітка, у нижньому – 3-тя квітка (рис. 4, М, Н). В іншому варіанті у верхньому монохазії розміщувались 3-тя, 4-та за порядком зацвітання квітки, у середньому – 1-ша і 5-та квітки та у нижньому – 2-га і 6-та за порядком зацвітання квітки.

У всіх суцвіттях вищі за порядком розкривання квітки були менші за розміром, ніж перша. На квітконіжках верхніх квіток у 2–5-квіткових суцвіттях спостерігали недорозвинені рудиментарні бутони, які ніколи не зацвітали. Можливо, у шестиквітковому суцвітті збільшення кількості квіток забезпечується завдяки повному розвитку цих квіток, які в інших особин перебувають у рудиментарному стані.

Суцвіття в *Iris sibirica* отримувало різні інтерпретації. Чугаєва [3] 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 парціальні суцвіття, оскільки вони обидва вкриті покривними листками. Це узгоджується з іншими даними щодо пазушного розміщення паракладіїв у представників родини Iridaceae [2, 11]. Тоді синфлоресценцію в *Iris sibirica* слід вважати політелічною, без верхівкової квітки або суцвіття.

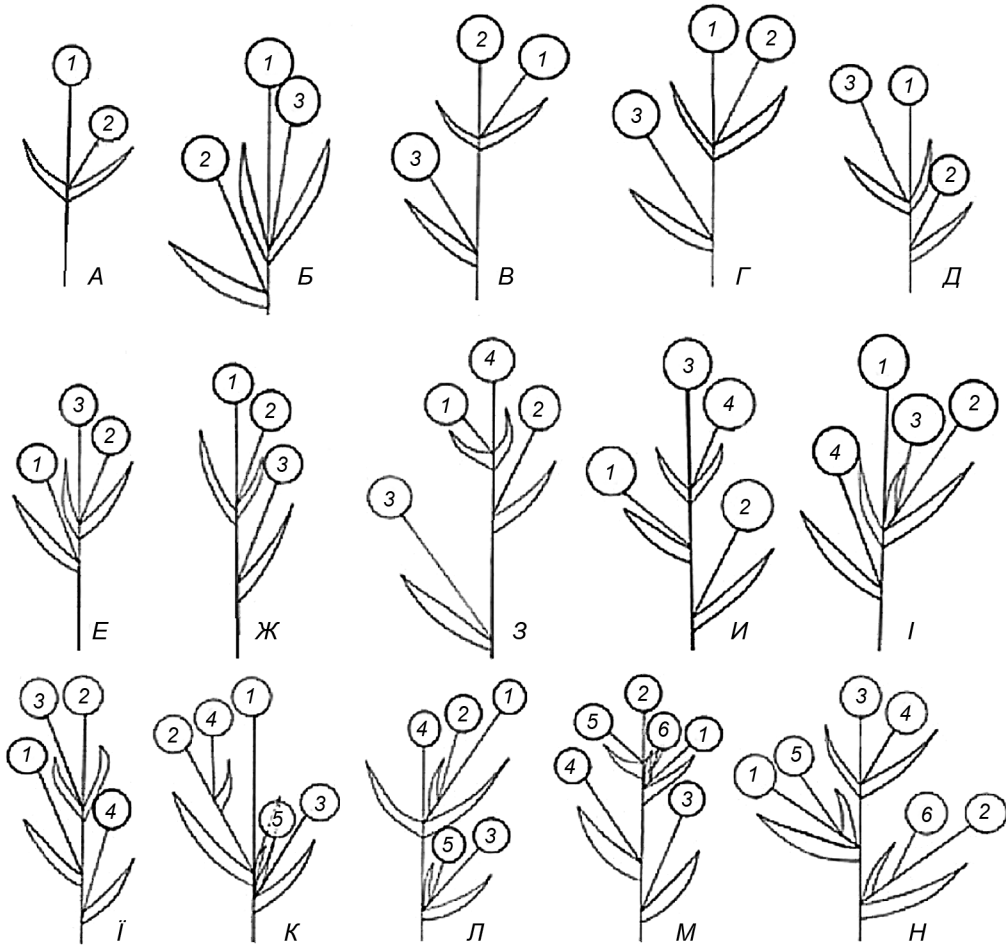


Рис. 4. Схеми суцвіть у стадії цвітіння *Iris sibirica* з різною кількістю квіток: А – двоквіткове; Б–Ж – трьохквіткове; З–І – чотирьохквіткове; К, Л – п'ятиквіткове; М, Н – шестиквіткове (покровні листки верхнього і нижнього суцвіть не вказані)

Fig. 4. Variants of the blooming inflorescence of *Iris sibirica* with different number of flowers: А – two-flowered; Б–Ж – three-flowered; З–І – four-flowered; К, Л – five-flowered; М, Н – six-flowered (cover leaves of the upper and lower inflorescences not showed)

Згідно зі структурним підходом [6], у *Iris sibirica* синфлоресценція являє собою збіднений відкритий тирс із 1–3 малоквіткових (1–3 квіткових) складних віялоподібних монохазіїв, з різною довжиною квітконіжок і значним ступенем поліваріантності за кількістю, розташуванням і порядком зацвітання квіток. Найтиповіше розміщення квіток у 5-квітковій синфлоресценції *Iris sibirica* можна зобразити у вигляді діаграми на рис. 5. Точніше визначити структуру суцвіть у цього виду, зокрема, наявність верхівкової квітки у генеративних пагонах, з використанням лише неруйнуючих методів, не є можливим. Через швидке опадання покровних листків складних монохазіїв і нерівномірне видовження квітконіжок структуру суцвіття в *Iris sibirica* неможливо проаналізувати, починаючи спостереження зі стадії цвітіння квіток.

Лише маркування всіх квіток на стадії бутонізації дає змогу виявити розміщення квіток у складних монохазіях. Велика різноманітність порядку зацвітання квіток на генеративному пагоні свідчить про те, що морфогенез двох складних монохазіїв здійснюється не повністю залежно один від одного.

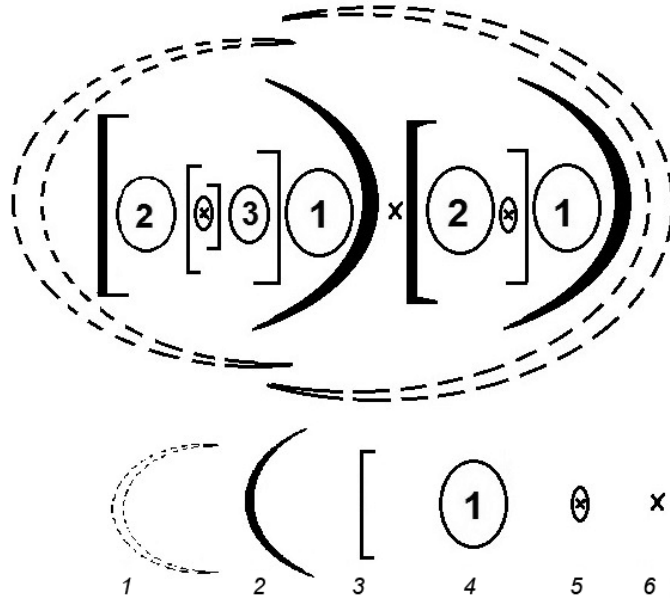


Рис. 5. Діаграма п'ятиквіткового суцвіття *Iris sibirica*: 1 – покривний листок складного монохазію; 2 – приквітка; 3 – профіл; 4 – квітка із зазначеним номером порядку розкриття в межах складного монохазію; 5 – рудимент квітки; 6 – рудимент осі синфлоресценції

Fig. 5. Diagramme of the five-flowered inflorescence of *Iris sibirica*: 1 – spathe of the rhipidium; 2 – bract, 3 – prophyll; 4 – flower with number of opening inside rhipidium indicated; 5 – rudimental flower; 6 – rudimental axis of synflorescence

ВИСНОВКИ

Брактеозні суцвіття в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* характеризуються дво-рядним листкорозміщенням і різним ступенем морфологічної поліваріантності. Колосоподібне суцвіття *Gladiolus imbricatus* містить 8–14 квіток, які під час цвітіння обернуті в один бік. Суцвіття *Gladiolus imbricatus* проявляє інваріантність морфологічної будови. Синфлоресценція в *Iris sibirica* 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. У суцвіттях обидвох видів виявлено рудиментарні квітки, які свідчать про потенційно більші розміри вихідних суцвіть і прогресуючі процеси їхньої редукції.

1. Artjuschenko Z., Theodorov Al. A. Organographia illustrata plantarum Vascularium. **Inflorescence**. Leninopoli: Nauka, 1979. 296 p. (In Russian).
2. Choob V.V. Patterns of flower and inflorescence architecture in *Crocus* L. (Iridaceae). **Annali di Botanica**, 2000; 58: 91–104.

3. Chugaeva V. Some questions of the seed reproduction of *Iris sibirica* L. and its cultivars. **The international scientific conference: The role of botanical gardens in the conservation and enrichment of the biological diversity of Kaliningrad**. Kaliningrad, 2004. 95–97. (In Russian).
4. Goldblatt P., Manning J., Rudall P. Iridaceae In: K. Kubitzki (Ed.) **The Families and Genera of Vascular Plants**. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 1998; 3: 295–325.
5. Goldblatt P., Manning J. Radiation of Pollination Systems in the Iridaceae of sub-Saharan Africa. **Annals of Botany**, 2006; 97: 317–344.
6. Kuznetsova T., Pryakhina N., Yakovlev G. **Inflorescences: Morphological Classification**. Petersburg: Khim.-Farm. Inst, 1992. 121 p. (In Russian).
7. Notov A., Naumtsev Yu. *Gladiolus imbricatus* In: Pavlov V.N. **Biological Flora of the Moscow Region**. Moscow: Grif and K, 2003; 15: 31–49. (In Russian).
8. Podorozhnyi D.S. **Siberian Iris (*Iris sibirica* L.) in Ukraine (chorology, populations, ecological-phytocoenotic peculiarities and conservation)**. Kyiv: M.M. Gryshko National Botanic Garden, 2013. 20 p. (In Ukrainian).
9. **Red Book of Ukraine. Flora**. In: Y. P. Didukh (Ed.) Kyiv: Hlobalkonsal'tynh, 2009. 900 p. (In Ukrainian).
10. Szöllősi R., Medvegy A., Benyese E. et al. Flowering phenology, floral display and reproductive success of *Iris sibirica* L. **Acta Botanica Hungarica**, 2011; 53(3–4): 409–422.
11. Szöllősi R., Medvegy A., Nemeth A. et al. Intra-inflorescence variations in floral morphological and reproductive traits of *Iris sibirica* L. **Acta Biologica Szegediensis**, 2010; 54(2): 103–110.
12. Takhtajan A. **Flowering Plants**. Sec. Ed. Springer, 2009.
13. Tzvelev N.N. Family Iridaceae Juss. In: A. Takhtajan (Ed.) **Plant Life**. Moscow: Prosveschenie, 1982; 6: 180–194. (In Russian).

MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF THE INFLORESCENCE IN *GLADIOLUS IMBRICATUS* L. AND *IRIS SIBIRICA* L. (IRIDACEAE)

Ch. Skrypec, A. Odintsova

Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: xrustysja-skrypec@ukr.net

In the bracteose inflorescence of *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica*, the distichous phyllotaxis and different level of morphological polyvariance were revealed. The spike-like inflorescence of *Gladiolus imbricatus* is composed of 8–14 flowers, all of them are turned to the same side during flowering. The inflorescence of *Gladiolus imbricatus* reveals morphological invariance and represents a simple spike-like raceme with flowers placed on very short pedicels. The bracts and prophylls in the inflorescence of *Gladiolus imbricatus* retain throughout the genesis. The inflorescence of *Iris sibirica* is composed of 1–3 rhipidia and reveals a high level of morphological polyvariance after the number of flowers, their location and flowering order. The most common is five-flowered inflorescence in two rhipidia. The spathae of rhipidia fall down at the beginning of flowering while bracts retain till the middle-time of fruit ripening. All leaves in the inflorescence of *Iris sibirica* except bracts of the lowest flowers of rhipidia, have prophyll structure. In the inflorescence of both species, the rudimental flowers were found, that are evidence of the potential larger size of the ancestral inflorescence.

Keywords: spike-like inflorescence, rhipidium, inflorescence habitus, morphological polyvariance, rudimental flowers.

Одержано: 20.02.2017