

L.P. Lisogor

Krivorizkiy pedagogical institute of DVNZ «KNU»

THE PHYTOMASS CONFORMITIES TO LAW OF FORMING IN PLANTS COMUNITIES THE ABANDONED LANDS ON KIROVOGRADSKIY GEOBOTANICAL REGIONS

It is investigational the abandoned lands of Kirovogradskiy geobotanical regions. The analysis is conducted and conformities to law of forming of supplies of phytomass are educed. It is marked that the greatest indexes of supplies of phytomass are characteristic for the first restoration stage. Distribution of underground phytomass takes place unevenly on a soil profile – mostly roots it is concentrated in overhead horizon. In a demutations row reduction of indexes of above-ground phytomass and increase are traced by above-ground.

Keywords: abandoned lands, demutations, phytomass, plants communities

Рекомендує до друку

Надійшла 10.09.2014

М.М. Барна

УДК 581.46: 581.5

Х.І. СКРИПЕЦЬ, А.В. ОДІНЦОВА

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів, 79005

**ОСОБЛИВОСТІ ЦВІТІННЯ І ЗАПИЛЕННЯ
GLADIOLUS IMBRICATUS L.**

Фаза цвітіння в популяції *Gladiolus imbricatus* у Великоберезнянському районі Закарпатської області триває близько 4 тижнів, цвітіння одного 11-квіткового пагона – 10 днів, цвітіння квітки – 4 дні. З механізмів забезпечення перехресного запилення виявлено протерандрію та геркогамію. Запилення здійснюється шляхом мелітофілії (бджолою *Apis mellifera*) на початку цвітіння і переважно шляхом автофілії наприкінці цвітіння. Отже, спосіб запилення за джерелом пилку ідіогенно-ксеногенний. Показники розмірів оцвітіння, чоловічого і жіночого репродуктивного успіху є меншими в останніх квіток суцвіття порівняно з першими квітками, проте Р/О-показник у всіх квіток майже однаковий (близько 790) і характеризує *G. imbricatus* як факультативно ксеногамний вид.

Ключові слова: косариків черепитчасті, фаза цвітіння в популяції, цвітіння квітки, антекологія, мелітофілія, Р/О показник, ксеногамія, автогамія

Рід *Gladiolus* L. налічує близько 260 видів і є другим за кількістю видів родом у родині Iridaceae і найбільшим родом у підродині Crocoideae G. T. Burnett (Ixiodeae Klatt) [13]. Системи запилення у представників цього роду з південної Африки були детально вивчені [12], зокрема, було показано, що квітки косариків з короткою трубочкою оцвітіння пристосовані до запилення бджолами, а також іншими спеціалізованими запилювачами, серед яких є птахи, зокрема, нектарниця, довгохобіткові мухи, великі метелики і нічні молі. Домінантним атрактантом для приваблювання запилювачів у косариків є нектар [11, 12]. Екологія запилення представників роду, які ростуть у помірному кліматі, залишається недостатньо вивченою. Це зумовлює необхідність проведення антекологічних досліджень косариків на території України, оскільки всі представники роду є рідкісними видами [9].

Об'єкт нашого дослідження – *Gladiolus imbricatus* L., який трапляється в Україні спорадично на заході та півночі: у Карпатах, на Поліссі, Малому Поліссі, Розточчі-Опіллі, у Західному Лісостепу, на Лівобережжі та в Криму. До Червоної книги України цей вид

занесено, як вкрай вразливий [9]. *G. imbricatus* – бульбоцибулинний полікарпик з широкою екологічною амплітудою. Суцвіття – однобічний колос, який складається з (3)5-10(14) квіток. Цвіте *G. imbricatus* з травня по червень, плодоносить з липня по серпень [8, 12]. Бульбоцибулина *G. imbricatus* щороку формує один генеративний пагін, а здатність до вегетативного розмноження в Україні в умовах культури була виявлена лише у 5 % особин [1]. Зважаючи на невисоку здатність до вегетативного розмноження цього виду, підвищується значення його насінневого відтворення в природних умовах та в культурі.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводили в природних умовах у популяції, яка розташована поблизу залізничної колії в с. Кострино Великоберезнянського району Закарпатської області. Досліджувана популяція налічує 20 генеративних особин, які були промарковані з метою проведення основних спостережень. У зв'язку з необхідністю застосування неруйнуючих методів під час вивчення рідкісних видів рослин спостереження і виміри здійснювали на живих рослинах. Особливості будови генеративних органів та процеси цвітіння і запилення вивчали за методикою О.М. Пономарьова [7], а також В.М. Голубева та Ю.С. Волокітіна [2, 3]. Підрахунок пилкових зерен і насінних зачатків здійснювали в одних і тих самих квітках, у першій і чотирнадцятій 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 методики М.С. Нуралієва [6] та вдосконаленої нами. Для підрахунку пилкових зерен під мікроскопом препарат зафарбовували 1% водним розчином сафраніну [8], для дослідження використовували світловий мікроскоп марки Karl Zeiss (Jena). Число насінних зачатків обраховували за сумою сформованих і недорозвинутих насінин у плоді. Співвідношення числа пилкових зерен до числа насінних зачатків (Р/О індекс) обраховували окремо для кожної з 10 квіток.

Результати досліджень та їх обговорення

Фаза цвітіння в популяції триває близько 4 тижнів (12.06.2014 - 14.07.2014). Остання (верхня) квітка в суцвітті в 70 % рослин не розкривається, її оцвітіння редукована, а загальні розміри значно менші. 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 дослідженій популяції особини містять суцвіття, що складається 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 на суцвітті, які розкриваються одна за одною, з низу вгору. Цвітіння квітки триває три доби, на 4 добу квітка в'яне. Згідно класифікації В.М. Голубева і Ю.С. Волокітіна [2] *G. imbricatus* належить до групи довгоквітучих рослин, період цвітіння квітки в яких три і більше дні.

Квітки *G. imbricatus* тричленні, зигоморфні, з простою оцвітінною. Листочки оцвітіння розміщені у двох колах, пелюсткоподібні, овальні, з тупою верхівкою, рожеві або пурпурово-фіолетові, біля основи зрослі у вигнуту трубку, завдовжки до 1 см. Відгини листочків оцвітіння біля основи звужені, подібно до нігтика. Листочки зовнішнього кола оцвітіння однакової форми, мають рожеві поздовжні смужки, які є вказівниками нектару. Листочки оцвітіння внутрішнього кола різняться між собою: верхній листочок значно більший і слугує шоломом для тичинок і стовпчика. Два нижніх листочки є меншими, мають чіткі вказівники нектару – білі овальні смуги, оточені рожевими краями (рис. 1).



Рис. 1. Зовнішній вигляд квітки *Gladiolus imbricatus* L. у перший день цвітіння: СТ – стовпчик, ТЧ – тичинки

З порядком зацвітання квіток в суцвітті змінюється розмір їх оцвітини і забарвлення, так що останні квітки в суцвітті мають значно менші розміри всіх листочків оцвітини (табл. 1) і є значно світлішими, ніж перші квітки.

Таблиця 1

Розміри частин оцвітини й андроцею в розкритих квітках *Gladiolus imbricatus* L.

Морфологічні ознаки частин квітки		1-а квітка	13-а квітка
Відгин листочка зовнішнього кола оцвітини		Довжина, см	2,5-3,0
		Ширина, см	1,0-1,4
Відгин листочка внутрішнього кола оцвітини	верхній	Довжина, см	3,0-3,5
		Ширина, см	1,5-1,8
	нижній	Довжина, см	2,2-2,5
		Ширина, см	1,5-1,8
Тичинкова нитка		Довжина, см	1,7-1,8
Пиляк	верхній	Довжина, см	1,0
	нижній	Довжина, см	1,2

Андроцей складається з трьох тичинок, які розмішені на радіусах зовнішніх листочків оцвітини. Тичинкові нитки прикріплені глибоко всередині трубочки оцвітини. Пиляки двох верхніх тичинок дещо коротші, ніж пиляк нижньої тичинки (табл. 1). Пиляки лінійні, інтрозні, дугоподібно вигнуті, світло-зеленого кольору. Всі пиляки розміщуються під верхнім внутрішнім листочком оцвітини і розвернуті так, що щілини розкривання розмішені внизу. Гінецей синкарпний, зав'язь нижня, тригнізна, 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 розмішена поверхня приймочки.

За нашими спостереженнями, квітку *G. imbricatus* відвідували лише бджоли *Apis mellifera* Linnaeus (рис. 2). 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.



Рис. 2. Мелітофілія в *Gladiolus imbricatus* L. (стрілкою позначено редукований внутрішній листочок оцвітини з вказівником нектару)

Квітка *G. imbricatus* розкривається в суху погоду близько 6 год. ранку. Розкривання починається з відхилення нижніх зовнішніх листочків оцвітини з вказівниками нектару. В першу добу цвітіння стовпчик і тичинки щільно притиснуті до верхнього зовнішнього листочка оцвітини, стовпчик завдовжки досягає половини довжини пиляків, а стилодії відігнуті догори і сильно стиснуті між собою, так що приймочки не експонуються (рис. 3 а). 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 є міцно приліплений до його стінки. Комахи, які відвідують квітку в перший день її цвітіння, не торкаються приймочок і не вповзають углиб квітки до квіткової трубки, але збирають пилок з пиляків, внаслідок чого рясно обмащуються пилковими зернами. На ніч квітка не закривається, а в дощову погоду квітки усіх порядків є напіврозкриті.

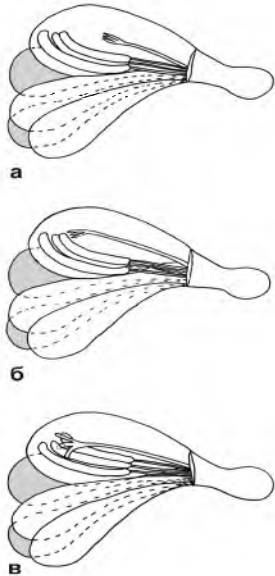


Рис. 3. Взаєморозміщення пиляків і приймочки протягом цвітіння квітки *Gladiolus imbricatus* L. (один зовнішній листочок оцвітини видалений): **а** – перший день; **б** – другий день; **в** – третій день цвітіння

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 звільнюються (рис. 3 б). В цей час комахи відвідують квітку задля поживи нектаром, що виділяється септальними нектарниками з отворів біля основи стовпчика і накопичується у нижній частині квіткової трубки. У цю пору доби стає можливим перенесення пилку на приймочку, оскільки і пиляки, і приймочки зверху торкаються тіла 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 в). Теки пиляків розкриваються повністю, а пилок стає менш клейким, так що може висипатися на сприймаючу поверхню приймочки. У третю добу цвітіння в *G. 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 стебла 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 третій день цвітіння задля нектару, але припиняють відвідування на четвертий день.

Виразником співвідношення чоловічого та жіночого репродуктивного успіху квітки є показник P/O (Pollen / Ovule index) – співвідношення кількості чоловічих і жіночих гамет, що продукуються одною квіткою [10]. Вважається, що чим більший є цей показник, тим більше рослина пристосована до ксеногамії, причому, максимальні значення показника наявні в анемофільних рослин, а мінімальні – у клейстогамних квітках. Наші дослідження показали, що в 1-ї квітки суцвіття кількість пилкових зерен і насінних зачатків є більшою на 22-23 %, ніж у 14-ї квітки суцвіття (табл. 2), проте показник P/O у 1-ї і 14-ї квіток є майже однаковим (796

проти 787), незважаючи на те, що 14-і квітки у суцвітті, як правило, не розкриваються і містять редуковану оцвітину.

Таблиця 2

Кількість пилкових зерен та насінних зачатків у квітці *Gladiolus imbricatus* 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 (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 *G. imbricatus* вважається мелітофілія – запилення бджолами [5]. Пристосуванням до мелітофілії в *G. imbricatus* є дзвоникоподібний функціональний тип квітки, наявність вказівників нектару, пропозиція пилку і нектару, а також крупні (51-100 μm) і поодинокі пилові зерна [4]. Наші дані підтверджують також можливість анемофілії та автофілії в *G. imbricatus* у другій половині цвітіння квітки.

Пристосуваннями до перехресного запилення в квіток *G. imbricatus* є протерандрія і геркогамія, що характерно в цілому для роду [12]. Проте геркогамія зникає наприкінці цвітіння, коли відбувається зближення пиляків і приймочок маточки, що призводить до контактофілії. Протерандрія також не є абсолютною, оскільки не весь пилкок висипається у чоловічу фазу квітки, а залишається в пиляку. Тому автогенне запилення в *G. imbricatus* є високоімовірне у другій половині періоду цвітіння. З огляду на поєднання геркогамії і протерандрії у *G. 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 концепції динамічної антекології [3], для *G. 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. Останні два способи перенесення пилку здійснюються шляхом мелітофілії (або анемофілії, що потребує підтвердження). Ксеногенія можлива між сусідніми особинами в межах одного локалітету, оскільки інші відомі місця росту особин *G. imbricatus* значно віддалені лісовими масивами. За літературним даними [12], 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 *G. imbricatus*.

Висновки

В результаті дослідження встановлено, що фаза цвітіння в популяції *G. imbricatus* у Великоберезнянському районі Закарпатської області триває близько 4 тижнів, цвітіння одного 11-квіткового суцвіття – 10 днів, цвітіння квітки – 4 дні. Серед комах-запилювачів *G. imbricatus* виявлено лише бджолу *Apis mellifera*. За сукупністю проведених спостережень та аналізу структурно-функціональних рівнів організації репродуктивної системи виду визначено, що дослідженій популяції *G. imbricatus* притаманне ідіогенно-ксеногенне запилення. Показники розмірів оцвітини, чоловічого і жіночого репродуктивного успіху є меншими в останніх квіток суцвіття, порівняно з першими квітками, проте P/O-показник у квіток майже однаковий. За значенням P/O показника можна зробити висновок, що *G. imbricatus* є факультативним ксеногамом, тобто в його репродуктивній системі є місце і ксеногамії, і ідіогамії, що підтверджується нашими даними з екології запилення.

1. Гнатюк А. М. Особливості онтоморфогенезу *Gladiolus imbricatus* L. в умовах культури у зв'язку з охороною *ex situ* / А.М. Гнатюк, М.Б. Гапоненко // News Biosphere Reserve "Askania Nova", — 2012 – Т. 14 — С. 430—434.

2. Голубев В. Н. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры / В. Голубев, Ю. Волокитин. — Ялта: ГНБС, 1986. — 43 с.
3. Голубев В. Н. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры / В. Голубев, Ю. Волокитин. — Ялта: ГНБС, 1986. — 37 с.
4. Жигалова С. Л. Особливості міроморфологічної будови *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae Juss.) / С. Л. Жигалова, О.А. Фурорна // Modern Phytomorphology. — 2013. — Т. 3. — С. 273—280.
5. Нотов А. А. Шпажник черепитчатый / А. А. Нотов, Ю. В. Наумцев // Биологическая флора Московской области. — М.: Изд-во «Гриф и К», 2003. — Т. 15. — С. 31—49.
6. 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 / М. С. Нуралиев // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд-ние биол. — 2012. — Т. 117, № 4. — С. 48—55.
7. Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений. / А. Н. Пономарев // Полевая геоботаника [под ред. Е. М. Лавренко, А.А. Корчагина]. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — Т. 2. — С. 9—19.
8. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / [Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др.]. — М.: Изд-во Москов. ун-та, 2004. — 287 с.
9. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я. П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 900 с.
10. Шамров И. И. Соотношение пыльцевых зерен и семязачатков при разных системах скрещивания / И. И. Шамров // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. — Спб.: Изд-во Мир и семья, 2000 — Т. 3. — С. 119—120.
11. Alexandersson R. Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae) / R. Alexandersson, S. Johnson // Proc. R. Soc. Lond. B. — 2002. — № 269. — P. 631—636.
12. Goldblatt P. Radiation of Pollination Systems in *Gladiolus* (Iridaceae: Crocoideae) in Southern Africa / P. Goldblatt, J. Manning, P. Bernhardt // Annals of the Missouri Botanical Garden. — 2001 — Vol. 88. — P. 713—734.
13. Goldblatt P. Iridaceae / P. Goldblatt, J. Manning, P. Rudall // The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants, Monocotyledons. Ed., K. Kubitzki. — 1998 — Vol. 3. — P. 295—325.

К.И. Скрипец, А.В. Одинцова

Львовский национальный университет имени Ивана Франко

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ *GLADIOLUS IMBRICATUS* L.

Фаза цветения в популяции *G. imbricatus* в Велькоберезнянском районе Закарпатской области продолжается около 4 недель, цветение одного 11-цветкового побега – 10 дней, а цветение одного цветка – 4 дня. Описаны протерандрия и геркогамия как механизмы перекрестного опыления. Опыление осуществляется путем меллитофилии (пчелой *Apis mellifera*) в начале цветения, и преимущественно путем автофилии в конце цветения, таким образом установлено идиогенно-ксеногенное опыление. Показатели размеров околоцветника, мужского и женского репродуктивного успеха в последних цветках соцветия меньше, чем в первых цветках, но Р/О-показатель у них почти равен (около 790) и характеризует *G. imbricatus* как факультативно ксеногамный вид.

Ключевые слова: шпажник черепитчатый, фаза цветения в популяции, цветение цветка, антропоэкология, меллитофилия, Р/О показатель, ксеногамия, автогамия

Ch. Skrypec, A. Odintsova

Ivan Franko National University of Lviv, Ukraine

FLOWERING AND POLLINATION TRAITS IN *GLADIOLUS IMBRICATUS* L.

The flowering in the population of *G. imbricatus* in the Velykoberesnianskiy district of Zakarpatska region proceeds for 4 weeks, the flowering period of a generative shoot – 10 days, the anthesis of a flower – 4 days. Proterandry and herkogamy are revealed as the adaptations for cross-pollination. Pollination is realized as mellitophyly (by bees *Apis mellifera*) at the beginning of anthesis, and mostly as autophyly at the end of anthesis, thus idiogenous-xenogenous pollination modes are available. The perianthium size, male and female reproductive success are higher in the first flower of

the inflorescence comparing to the last flower, but P/O-index is almost equal (ca 790) and defines *G. imbricatus* as facultatively xenogamous species.

Keywords: Turkish marsh *Gladiolus*, flowering in the population, anthesis, anthecology, mellitophily, P/O index, xenogamy, autogamy

Рекомендує до друку
М.М. Барна

Надійшла 10.09.2014