



## Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae)

Христина І. СКРИПЕЦЬ, Анастасія В. ОДІНЦОВА

Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського 4, Львів 79005, Україна  
[xrustysja-skrypec@ukr.net](mailto:xrustysja-skrypec@ukr.net)

Skrypec K., Odintsova A. 2020. **Morphogenesis of fruits in *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica* (Iridaceae).** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 210–224.

Ivan Franko National University of Lviv  
4 Hrushevskiyi Str., Lviv 79005, Ukraine

**Abstract.** Based on light microscopy investigation of fruits and seeds in *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica*, new data on morphogenesis and histogenesis of the pericarp and seed coat development have been revealed. The inner ovary structure, vascular system and fruit dehiscence were also studied. The ovary of the studied species has trilobular basal part and unilocular upper part with incomplete septae. The vascular system in both species is composed of three dorsal veins and three septal veins. The dorsal veins are each divided into three vascular bundles radially whereas the septal veins are also each divided into three bundles but tangentially. Vascular supply of ovules is provided by septal veins in the central column. In both species, the floral tube falls down with adnate stamens and style at the beginning of fruit ripening. For both species, a dorsiventral (valvate) type of fruit dehiscence is characteristic; however, in *I. sibirica*, a dorsal (fissuricidal) type, in which valvae are connected at the center, top and base of the capsule, occurs as well. According to our data, capsule in both species belongs to the *Lilium*-type, with lignified endocarpium. In *G. imbricatus*, we observed early tissues differentiation in the pericarp as well as earlier and faster dorsal slits formation. The seed coat in *G. imbricatus* is of endotestal type, while in *I. sibirica* – of exotestal type. Highly specialized features of the seed coat in *G. imbricatus* are the following: wing formation by outer integument, few-layered mesotesta and destruction of cellular structure of the inner integument. The obtained data complement our previously suggested consideration about more pronounced morphological adaptations for dissemination of fruits and seeds in *G. imbricatus*. In this article, we confirm the high level of adaptiveness of fruits and seeds in the anatomy and histogenesis of the pericarp and seed coat in *G. imbricatus* to external conditions.

**Keywords:** fruit dehiscence, histogenesis, inferior capsule, ovary, pericarpium, seed coat, vascular system

Submitted 23 January 2019. Published 30 June 2020

Скрипеч Х.І. Одінцова А.В. 2020. **Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae).** *Український ботанічний журнал*, 77(3): 210–224.

**Резюме.** У результаті мікроскопічного дослідження плоду та насінини на різних стадіях розвитку в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* вперше виявлені особливості морфогенезу і гістогенезу перикарпію та вивчена структура насінної шкірки. З'ясовані особливості внутрішньої структури зав'язі, її провідної системи тощо та особливості розкривання плодів. Виявлено, що зав'язь в нижній частині тригнізна, а у верхній поділена на гнізда неповними перегородками. У стінці зав'язі проходять по три дорзальні і септальні жилки, кожна з яких розділяється на три провідні пучки. Похідні дорзальної жилки розташовані радіально, а похідні септальної жилки – тангентально. Водопостачання насінних зачатків здійснюється від вентральних пучків, розміщених у центральній колонці зав'язі. На початку плодоношення в обох видів опадає квіткова трубка разом з тичинками й стовпчиком. Для обох досліджених видів характерний дорзовентральний (стулчастий) спосіб розкривання плоду. В *I. sibirica* відмічений також дорзальний спосіб (щілинний), при якому стулки залишаються з'єднаними в центрі, знизу й зверху. Встановлено, що для обох видів характерна коробочка *Lilium*-типу зі здерев'янілим ендокарпієм. У *G. imbricatus* виявлені виражене гістологічне зонування перикарпію, рання лігніфікація ендокарпію та раннє і швидке формування дорзальних щілин у перикарпії. Для *G. imbricatus* характерний ендотестальний тип насінної шкірки, а для *I. sibirica* – екзотестальний тип насінини. Високо спеціалізованими ознаками спермодерми *G. imbricatus* є формування крила зовнішнім інтегументом, малощарова мезотеста та руйнування клітинної структури внутрішнього інтегументу. Отримані дані доповнюють висловлене нами раніше припущення про виражену морфологічну адаптацію до певного способу дисемінації та підтверджують пристосованість плодів і насінин у *G. imbricatus* на рівні анатомічної структури, гістогенезу перикарпію і насінної шкірки до певних умов зростання.

**Ключові слова:** гістогенез, зав'язь, насінна шкірка, нижня коробочка, перикарпій, провідна система, розкривання плоду

© 2020 K. Skrypec, A. Odintsova. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

## Вступ

Родина *Iridaceae* Gues. налічує близько 1800 видів і 78 родів, з яких найбільшими є роди *Iris* L. (підродина *Iridoideae*) та *Gladiolus* L. (підродина *Crocoideae* Burnett) (Goldblatt et al., 1998; Takhtajan, 2009). Для флори України наводять 16 видів роду *Iris* та 6 видів роду *Gladiolus* (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), з яких 5 видів роду *Iris* та 4 види роду *Gladiolus* охороняються законом (Chervona..., 2009; Kahalo et al., 2009; Melnyk et al., 2009). Згідно із сучасними даними (Mosyakin, Buyun, 2013; APG IV, 2016), родина *Iridaceae* належить до порядку *Asparagales* Link і відрізняється від більшості його представників відсутністю фітомелану в насінній шкірці, екстрозними пиляками, нуклеарним ендоспермогенезом та тенденцією до заміщення септальних нектарників перигональними (Meerow, 2002).

Тип плоду в родині *Iridaceae* описується в літературі як нижня синкарпна тригнізна багатонасінна локуліцидна коробочка (Rodionenko, 1961; Kaden, 1965; Nemirovich-Danchenko, 1985; Spjut, 1994; Goldblatt et al., 1998), яка відкривається трьома лопатями (дорзвентрально) у *Iris* та апікальними щілинами – у *Gladiolus* (Bobrov et al., 2009).

Згідно з морфогенетичним підходом у карпології (Bobrov et al., 2009), для визначення типів плодів є важливою диференціація тканин перикарпю. Структура перикарпю, як і структура насінної шкірки, часто використовується як важлива характеристика таксону для еволюційної систематики в межах окремих родин і родів покритонасінних (Clausing et al., 2000; Juan et al., 2000; Fagundes, Mariath, 2010; Bobrov et al., 2011; Pabon-Mora et al., 2011; Savinov et al., 2015). У родині *Iridaceae* анатомія перикарпю і спермодерми найбільш детально досліджена для представників роду *Iris*, в якому виявлено високий рівень варіабельності обох структур (Rodionenko, 1961; Nemirovich-Danchenko, 1985; Chugaeva, 2006; Kravtsova, Zhinkina, 2008; Alekseeva et al., 2011). На даний час основна увага дослідників приділена детальному вивченню морфологічних та ультраструктурних особливостей насінини представників родів *Iris* і *Gladiolus* у зв'язку з проблемами в таксономії цих родів (Futorna, Zhygalova, 2014; Zhygalova, Futorna, 2013, 2015, 2016; Zhygalova et al., 2014).

Мета нашої роботи – дослідження морфогенезу плоду та анатомічної будови перикарпю і насінної шкірки у двох представників родини *Iridaceae* –

*G. imbricatus* L. та *I. sibirica* L. задля встановлення структурних адаптацій плодів і насінин. Морфологічна будова зрілого плоду і насінини цих видів нами була вивчена раніше у зв'язку із особливостями дисемінації (Skrypets, Odintsova, 2015). У попередній роботі ми зробили висновок про більш виражені морфологічні пристосування до поширення плодів і насінин у *G. imbricatus* порівняно з *I. sibirica*. Зокрема, в *G. imbricatus* виявлено більший ступінь розкривання коробочки, прикріплення насінин у верхній частині зав'язі, наявні певні морфологічні пристосування, пов'язані з рознесенням насінин.

## Матеріали та методи

Досліджували плоди та насінини *G. imbricatus* та *I. sibirica*, зібрані у природних популяціях у західних регіонах України. Квітки й плоди *G. imbricatus* на різних стадіях розвитку збирали в околицях с. Кострина Великобережанського р-ну Закарпатської обл. (Ужанський Національний природний парк), а плоди та насінини *I. sibirica* – в околицях с. Ролів Дрогобицького р-ну, а також у популяції, виявленої нещодавно в околицях с. Надітичі Миколаївського р-ну Львівської обл. на заплавної терасі р. Дністер, на вологій заболоченій луці поблизу залізничної колії (Seniv, Tasyenkevich, 2017). Оскільки види включені в Червону книгу України (Chervona..., 2009), матеріал збирали в мінімальній, необхідній для дослідження, кількості. Дозволи на збирання рослин, занесених до Червоної книги України (*G. imbricatus* – № 1/2019, 2/2019, *I. sibirica* – 3/2019), отримані у Міністерстві енергетики та захисту довкілля України й передані до редакції *Українського ботанічного журналу*.

Зібрані матеріали зберігали у фіксаторі Чемберлена. Препарати поперечних зрізів плодів (30 мкм завтовшки), насінини та зав'язі квітки (15 мкм завтовшки) виготовляли згідно зі стандартною методикою (Barykupa et al., 2004), зрізи фарбували гематоксиліном за Майером або Astra Blau та сафраніном. Для дослідження гістогенезу перикарпю виготовляли тимчасові препарати, на яких здійснювали реакцію на здерев'яніння тканин з флороглюцином і соляною кислотою (Barykupa et al., 2004). Дослідження здійснювали з використанням світлового мікроскопу XS-2610 (КНР) та бінокулярного мікроскопу МБС-10, фотографії зрізів виготовляли за допомогою цифрового окуляру

AmScore MD35 (США) та програмного забезпечення AmScore 3.7 для нього. Для карпологічного аналізу використали термінологію щодо зональності стінки плоду (Roth, 1977).

## Результати та обговорення

### Морфологічні особливості розвитку плоду

Плоди досліджених видів формуються з нижньої тригнізної зав'язі після опадання від неї квіткової трубки разом із стовпчиком, об'єднаних в основі (рис. 1, А, В). У *G. imbricatus* зав'язь у перерізі опуклотрикутна або округла, в обрисах еліптична; в *I. sibirica* зав'язь в перерізі трикутна, в обрисах видовжена (рис. 1, С, D). У стані цвітіння середня довжина зав'язі *G. imbricatus* дорівнює 1,1 см, а довжина зрілої коробочки перед розкриванням – 1,5–2,5 см. В *I. sibirica* середня довжина зав'язі у квітці 1,3 см, а довжина зрілого плоду – 1,5–3,7 см. В обох видів довжина зав'язі і плоду менша в останніх квіток в суцвітті порівняно з першими.

Від основи зав'язь в обох видів тригнізна, гнізда розділені суцільними перегородками. В базальній частині плоду в центрі зав'язі розміщується конусоподібна центральна колонка, до якої приєднуються перегородки зав'язі (рис. 1, Е, F). Вище центральної колонки перегородки об'єднуються між собою шляхом злипання їхніх епідермісів (постгенітально) так, що в центрі зав'язі помітна трипроменева щілина, яка об'єднує всі гнізда (рис. 1, Н, F). У верхній частині плоду внутрішні кінці перегородок роздвоюються радіально так, що центральна щілина стає шестипроменевою, а в центрі зав'язі формується невелика трикутна порожнина між кінцями перегородок. Насінні зачатки розташовані дворядно в кожному гнізді, плаценти займають близько 60% висоти гнізд у *G. imbricatus* та 80% – у *I. sibirica* (рис. 2, В, F).

Згідно з концепцією вертикальної зональності гінецею, у зав'язі досліджених видів виявлені три вертикальні зони (за Leinfellner, 1950): синасцидіатна (тригнізна, з центральною колонкою в центрі), симплікатна (з постгенітально з'єднаними перегородками) та гемісимплікатна (з роздвоєними перегородками). Насінні зачатки в *G. imbricatus* розташовані в симплікатній та гемісимплікатній зонах (рис. 2, В, С, D), а в *I. sibirica* – ще й на верхівці синасцидіатної зони (рис. 2, Е). У *G. imbricatus*

у гемісимплікатній зоні розміщений септальний нектарник, через який перегородки зав'язі потовщені (рис. 2, D).

У досліджених видів виявлені спільні особливості морфологічної будови й розвитку плоду. Виявлено наявність конусоподібної центральної колонки в основі зав'язі та розміщення насінних зачатків у симплікатній і гемісимплікатній зонах. Наявність у зав'язі синасцидіатної і симплікатної зон (без вказівки назв зон) та дворядне розміщення насінних зачатків було чітко проілюстровано рисунками Van Tieghem (1871) в інших представників родини *Iridaceae* – *Crocus vernus* (L.) Hill та *Iris lutescens* Lam. (в оригінальній роботі – *Iris chamaeiris* Bertol.), які належать відповідно до підродин *Crocoideae* та *Iridoideae*. Стерильна гемісимплікатна зона у верхній частині зав'язі зображена на рис. 26 в роботі Родіоненка (Rodionenko, 1961) для *Iris orientalis* Mill. (*I. monnieri* DC. – в оригінальній роботі), *I. pseudacorus* L., *I. korolkowii* Regel, а синасцидіатна та симплікатна зони в зав'язі різних видів роду *Iris* – на рис. 45–48 тієї самої роботи. Це дозволяє визначити гінецей у досліджених видів родини *Iridaceae* як евскарпний за класифікацією Leinfellner (1950). Морфогенез нижніх плодів у досліджених видів характеризується опаданням верхньої частини квітки (стовпчика і квіткової трубки разом) та відрізняється вираженим видовженням зав'язі в *I. sibirica*.

### Структура провідної системи

У перикарпії досліджених видів розміщені крупні провідні пучки, які формують три дорзальні жилки в медіанних площинах кожного з плодолистків (рис. 3, В, Е) і три септальні жилки, розміщені в площині перегородок зав'язі (рис. 3, А, D). Гістогенез провідної системи перикарпію завершується до періоду цвітіння, формування додаткових пучків у плоді не спостерігається. Дорзальні жилки в основі плоду складаються з одного провідного пучка, який вище відгалужує до середини дві пари пучків (рис. 3, А, D). Внутрішня пара провідних пучків продовжується як медіанний пучок плодолистка, який входить у стовпчик і стилодії, а зовнішня пара пучків формує слід тичинки. Зовнішній непарний пучок переходить у зовнішній листочок оцвіттини. Септальні жилки в основі плоду також складаються з одного провідного пучка, який вище послідовно відгалужує по одному пучку на обидва боки від нього (рис. 3, В, Е). Всі три утворені пучки, входячи у квіткову трубку, живлять внутрішній листочок оцвіттини. Сліди

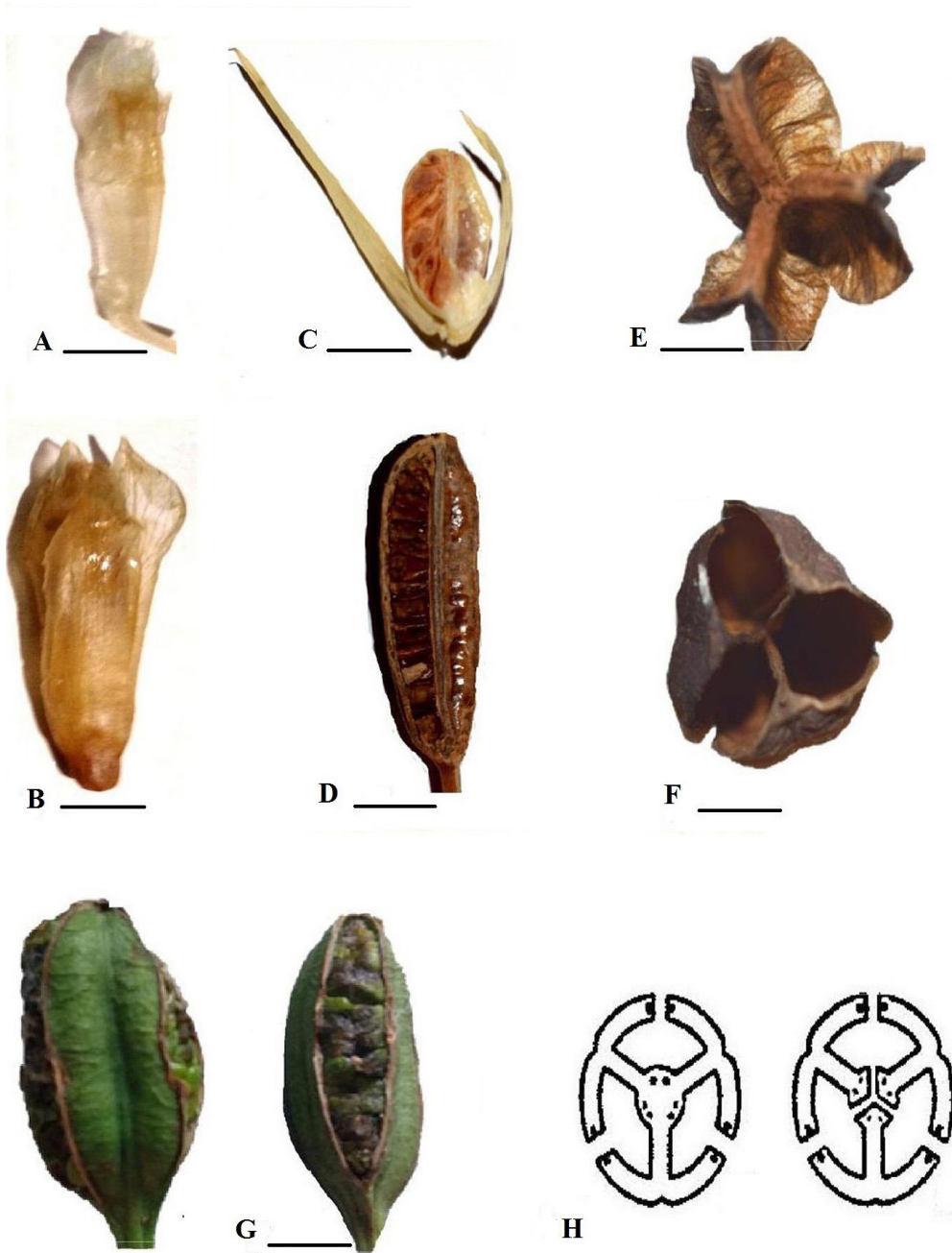


Рис. 1. Морфологічні особливості плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*.

Опадні частини квітки (A: *Gladiolus imbricatus*; B: *Iris sibirica*), поздовжній переріз через плід (C: *Gladiolus imbricatus*; D: *Iris sibirica*), розкритий плід зверху (E: *Gladiolus imbricatus*; F: *Iris sibirica*); G: щілинне і стульчасте розкриття плодів *Iris sibirica*; H: дорзальний і дорзовентральний способи розкриття плодів (Kaden, 1962); E: потовщені перегородки зав'язі, в яких розміщувались септальні нектарники. Масштабна лінійка: 200 мкм.

Fig. 1. Morphological structure of the fruits in *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica*.

Deciduous floral parts (A: *Gladiolus imbricatus*, B: *Iris sibirica*), longitudinal fruit section (C: *Gladiolus imbricatus*, D: *Iris sibirica*), opened fruit from above (E: *Gladiolus imbricatus*, F: *Iris sibirica*), G: fission and valvate fruit dehiscence in *Iris sibirica*, H: dorsal and dorsiventral types of dehiscence in fruits (Kaden, 1962). E: thickened septa are visible in which septal nectaries were located. Scale: 200 mkm

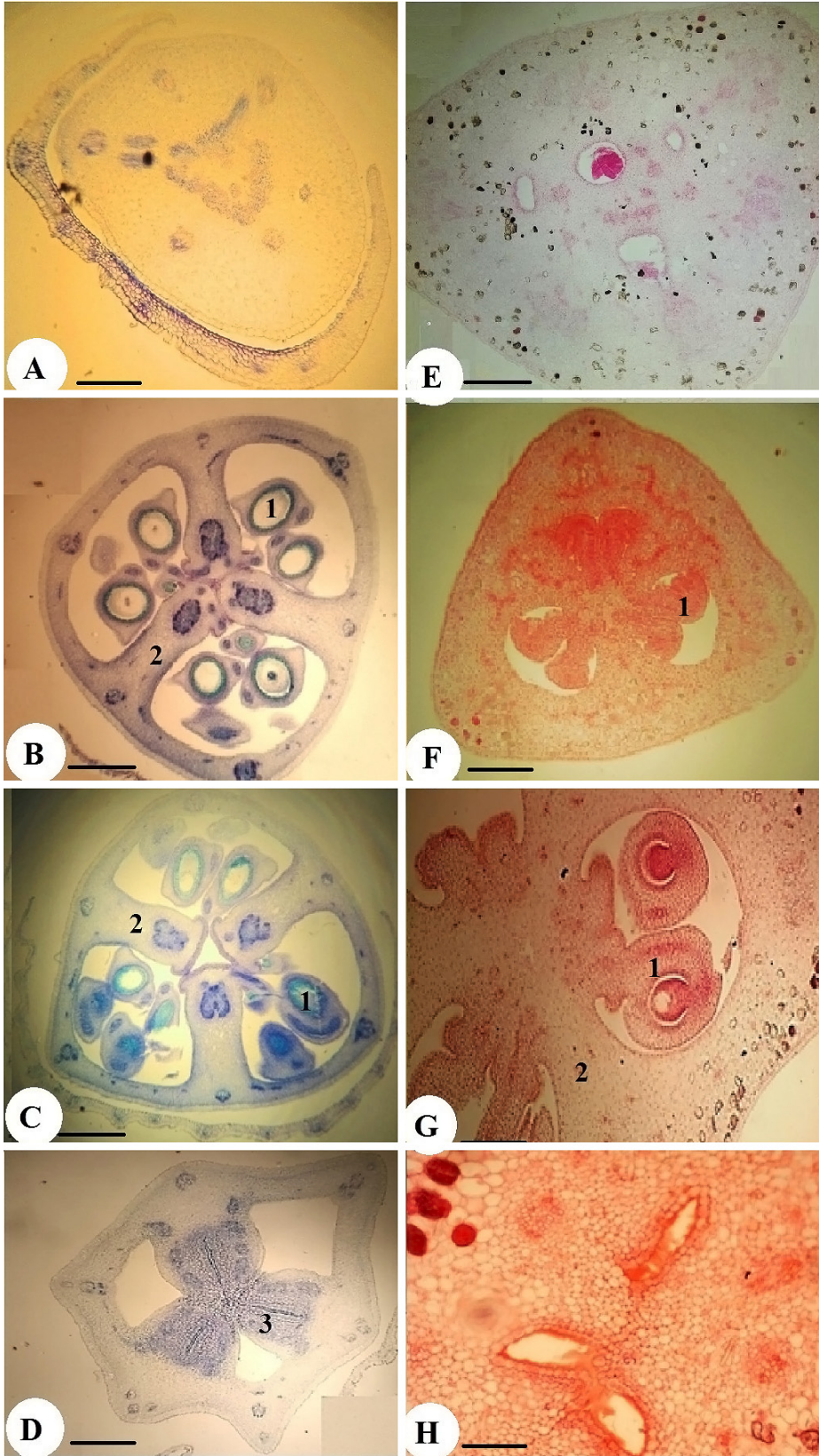


Рис. 2. Внутрішня структура зав'язі на поперечних перерізах через квітку *Gladiolus imbricatus* (A–D) та *Iris sibirica* (E–H) на рівні синасцидіатної зони (A, E), симплікатної (B, C, F, G) та гемісимплікатної зон (D, H) (постійні препарати). Масштабна лінійка: 50 мкм

1 – насінний зачаток (ovule),  
2 – перегородка зав'язі (septa),  
3 – септальний нектарник (septal nectary)

Fig. 2. Inner ovary structure in *Gladiolus imbricatus* (A–D) and *Iris sibirica* (E–H): cross-sectioned synascidiate zone (A, E), cross-sectioned symplicate zone (B, C, F, G), cross-sectioned hemisymplicate zone (D, H) (mounted specimens). Scale: 50 mkm

насінних зачатків в обох видів 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 поступово закінчуються або входять по перегородках зав'язі до плацент і зливаються з вентральними пучками. В *G. imbricatus* вентральні пучки також утворюють рясні відгалуження, які забезпечують живлення септальних нектарників.

Провідну систему зав'язі в родині *Iridaceae* вивчав засновник васкулярно-анатомічного методу Van Tieghem (1871) на прикладі *Crocus vernus* та *Iris lutescens* (в оригінальній роботі наводиться як *Iris chamaeiris*). У цих видів виявлено принципово подібний характер будови провідної системи, зокрема, розгалуження дорзальної жилки на три радіально розміщені пучки, септальної жилки – на три латерально розміщені пучки, а також встановлено формування дрібних відгалужень від дорзальних жилок плодолистків до насінних зачатків (Van Tieghem, 1871). Наявність провідних пучків у перегородках зав'язі, які входять до плацент, зазначав також Родіоненко (Rodionenko, 1961) у видів роду *Iris*.

Досліджені нами рослини видів *G. imbricatus* та *I. sibirica* характеризуються спільним характером будови провідної системи квітки, який в загальних рисах характеризує всю родину *Iridaceae*. Особливістю досліджених видів є формування дорзальної жилки п'ятьма, а не трьома провідними пучками (замість двох внутрішніх пучків є дві пари зближених пучків).

### **Розкривання плоду**

Розкривання плоду починається через 30–40 днів від початку плодоношення в *G. imbricatus* та через 40–60 днів – у *I. sibirica*. Дорзальні щілини починають формуватися зверху коробочки (у рослин *I. sibirica* в популяції з Миколаївського р-ну – в середній частині зав'язі). В процесі збільшення довжини дорзальної щілини стулки розходяться назовні, а перегородки зав'язі, які залишаються прикріпленими до стулок, від'єднуються одна від одної вздовж вентральних швів плодолистків, наявних у симплікатній і гемісимплікатній зонах (рис. 2). У синасцидіатній зоні гінецею, яка займає базальну ділянку зав'язі, перегородки не від'єднуються від центральної колонки й залишаються об'єднаними (рис. 2, А, Е). Період розкривання плоду (від початку утворення

дорзальних щілин до досягнення їхньої максимальної довжини) триває близько 5 діб у *G. imbricatus* і близько 10 діб – у *I. sibirica*.

Розкривання плоду вздовж дорзальної жилки в *G. imbricatus* є довершеним (до основи зав'язі) (рис. 1, Е). Під час розходження стулок плоду й розділення вентральних швів, насінини відриваються від центральної колонки та піддаються дії вітру як агенту дисемінації, або опадають.

Розкривання плоду вздовж дорзальної жилки у рослин *I. sibirica* в популяції Дрогобицького р-на є недовершеним, часто не досягає половини довжини зав'язі, а в малонасінних плодах ледве сягає ¼ довжини плоду (рис. 1, F), що відмічали й інші дослідники (Chugaeva, 2006). Внаслідок розходження стулок насінини у верхній частині плоду відриваються від плацент і висипаються назовні. В нижній частині плоду насінини залишаються в гніздах зав'язі й висипаються з них лише при струшуванні. Часто насінини з нижньої половини коробочки залишаються в ній до полягання і загнивання генеративних пагонів.

У рослин *I. sibirica* з популяції Миколаївському р-на знайдені плоди з іншим способом розкривання. У них дорзальні щілини 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. 1, G). Відмітимо, що в плодах рослин з цієї популяції міститься значно більше насінин, ніж у рослин з популяції Дрогобицького р-ну (близько 100, проти 70 насінин відповідно).

За Родіоненком (Rodionenko, 1961), у видів роду *Iris* відмічені обидва зазначені нами способи розкривання коробочки – стулчастий, який починається з верху коробочки і здійснюється за участю двох типів щілин (дорзальних і вентральних), і щілинний, що здійснюється тільки завдяки дорзальним щілинам у середній частині коробочки. Він пов'язує відмінності у способах розкривання коробочки в різних видів роду *Iris* з відсутністю центральної колонки вздовж усієї зав'язі (при стулчастому розкриванні) або з її наявністю (при щілинному розкриванні) (рис. 1, Н). Так, у деяких видів зі стулчастим розкриванням у центрі розкритого плоду між стулками може залишатися тонкий "стрижень" або колонка (*I. imbricata* Lindl., *I. hybrida* Retz., *I. aphylla* L. та у більшості видів секції *Iris*). У видів зі стулчастим розкриванням, до яких належать переважно види

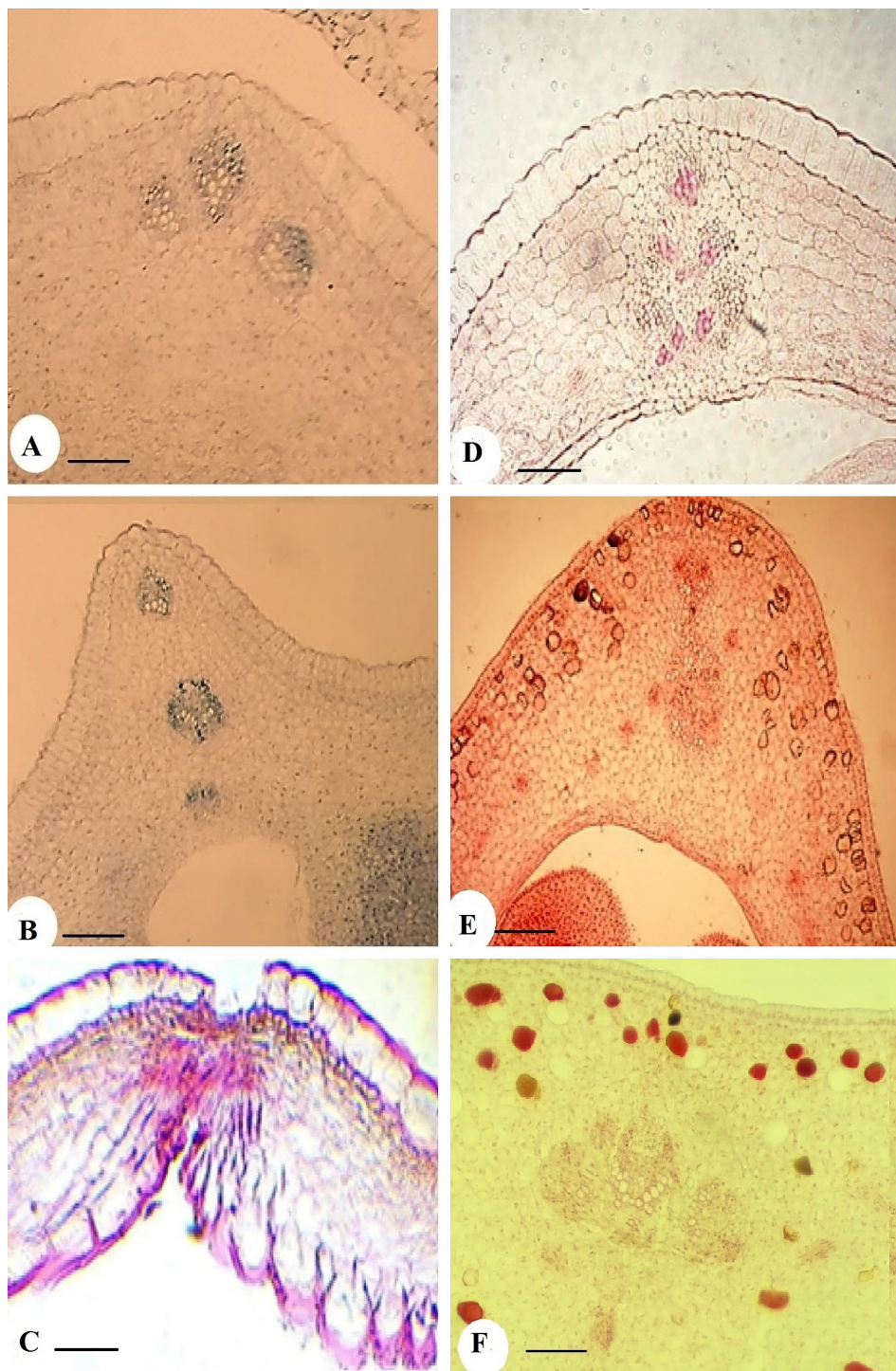


Рис. 3. Провідна система плоду *Gladiolus imbricatus* (A–C) та *Iris sibirica* (D–F). B, E: септальна жилка; A, D: дорзальна жилка. Оплодень у ділянці дорзальної жилки перед розкриванням плоду *Gladiolus imbricatus* (C) та *Iris sibirica* (F) (постійні препарати). Масштабна лінійка: 100 мкм

Fig. 3. Vascular system of the fruit in *Gladiolus imbricatus* (A–C) and *Iris sibirica* (D–F). B, E: septal vein; A, D: dorsal vein. Pericarpium structure near the dorsal vein before fruit dehiscence in *Gladiolus imbricatus* (C) and *Iris sibirica* (F) (mounted specimens). Scale: 100 mkm

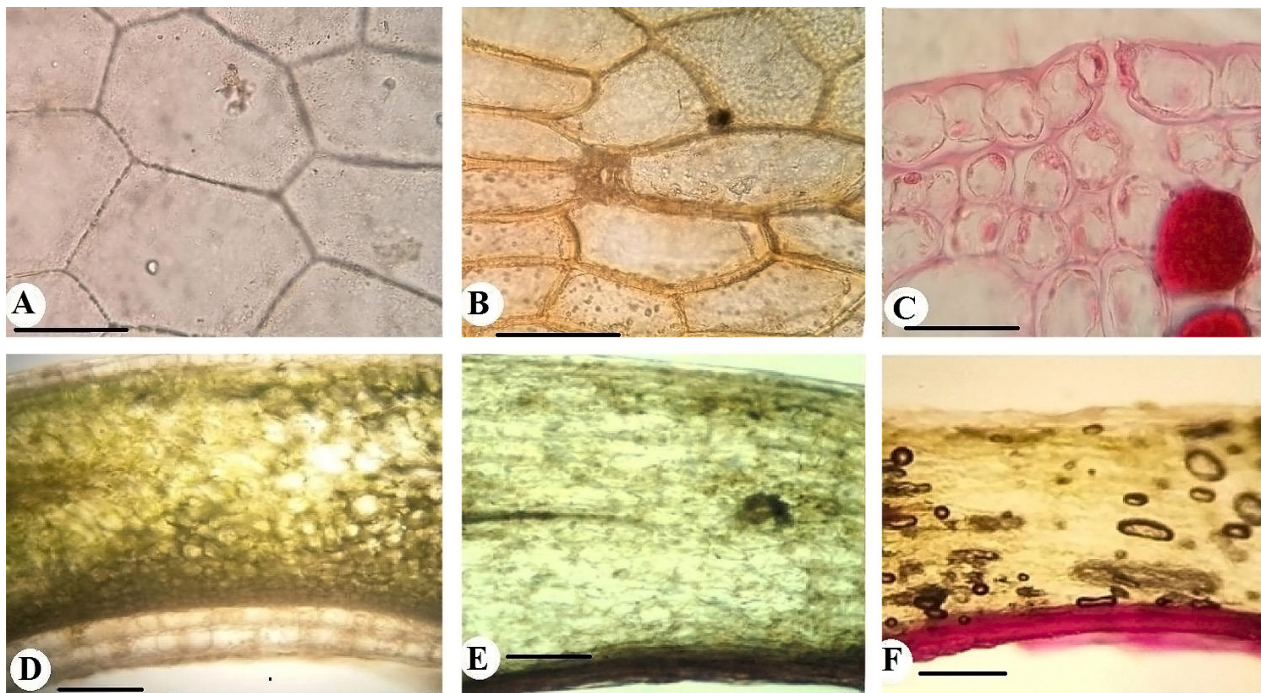


Рис. 4. Структура экзо- та ендокарпію в *Gladiolus imbricatus* (A) та *Iris sibirica* (B–F). A, B: парадермальні зрізи; C–F: поперечні зрізи; B, C: продиhi в екзокарпії, лігніфікація ендокарпію на стадії зеленого плоду (D), пожовтіння (E) та побуріння плоду (F) (реакція з флороглюцином). Масштабна лінійка: 50 мкм (A–C), 200 мкм (D–F)

Fig. 4. Exo- and endocarpium structure in *Gladiolus imbricatus* (A) and *Iris sibirica* (B–F). A, B: paradermal sections; C–F: transversal sections; B, C: stomium in the exocarpium, endocarpium lignification at the stage of green fruit (D), yellowish fruit (E), brown fruit (F) (phloroglucinol reaction). Scale: 50 mkm (A–C), 200 mkm (D–F)

з підроду *Limniris* (Tausch) Spach, секції *Xyridion* Tausch, у тому числі *I. sibirica* та *I. pseudacorus* L., колонка відсутня. Щілинне розкривання плодів, за Родіоненком (Rodionenko, 1961), характеризується ще більш вираженою диференціацією тканин колонки в центрі зав'язі і властиве видам з підсекції *Regelia* Schauer, *Pseudoregelia* Dykes, *Oncocyclus* Baker.

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

Згідно з класифікацією способів розкривання синкарпних плодів за Каденом (Kaden, 1962), у

плодів *I. sibirica* ми підтверджуємо дорзальне (локуліцидне) (відповідає щілинному способу за Родіоненком) та дорзивентральне (стучасте за Родіоненком (Rodionenko, 1961)) розкривання плоду. Останнє полягає в розщепленні плодолистків уздовж дорзальної жилки та, додатково, розділенні країв плодолистків уздовж вентрального шва (рис 3, C, D). Цей спосіб був наведений для багатьох представників родин *Liliaceae* та *Iridaceae* як найпоширеніший (Kaden, 1965).

#### Гістогенез перикарпію

Розвиток структури перикарпію відбувається зі зміною його консистенції і кольору. Перикарпій в *G. imbricatus* на початку розвитку плоду зелений, трав'яний, згодом стає світло-буриим і сухим, у зрілому стані – темно-буриим. Товщина перикарпію на стадії зеленого плоду (період, коли плід має зелене забарвлення) близько 300 мкм, у зрілому плоді – 200 мкм. Екзокарпій одношаровий, утворений крупними клітинами, які на стадії цвітіння радіально видовжені й з дещо потовщеними тангентальними стінками (рис. 4). У процесі розвитку плоду клітини



екзокарпію збільшуються в тангентальному напрямку і стають на поперечному перерізі ізодіаметричними, шириною до 80 мкм, з опуклими зовнішніми стінками, які потовщуються до 10 мкм. Клітини зрілого екзокарпію в *G. imbricatus* мають неправильну багатокутну форму; продиhi в екзокарпії не виявлені (рис. 4, А).

Мезокарпій паренхімний, сформований 10–11 шарами клітин, під час цвітіння гомогенний, упродовж розвитку плоду ділиться на дві зони. Клітини зовнішньої зони мезокарпію, яка займає два–п'ять шарів клітин, містять хлоропласти. В процесі розвитку плоду вони дещо тангентально видовжуються, але залишаються дрібними (до 30 мкм завдовжки). Клітини внутрішньої зони мезокарпію безхлорофільні, при збільшенні в розмірах приймають неправильну форму й утворюють міжклітинники (рис. 5, А).

Ендокарпій одношаровий, його клітини на початку розвитку плоду дрібні, дещо сплюснені, з потовщеними тангентальними стінками (рис. 5, А). У процесі розвитку плоду клітини ендокарпію сильно видовжуються у тангентальному напрямку (до  $50 \times 100$ – $200$  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. 5, А). Здерев'яніння ендокарпію проявляється вже на ранніх стадіях розвитку плоду (у зеленого плоду).

В ділянці дорзальної жилки клітини екзо- та ендокарпію помітно менші, ніж в інших частинах плоду, оболонки клітин ендокарпію менше лігніфіковані (рис. 3, С). Гістогенез перикарпію під час формування дорзальних щілин у *G. imbricatus* характеризується такими особливостями: стінка зеленого плоду в ділянці дорзальної жилки сильно звужується з формуванням добре помітної дорзальної борозенки. В останній шарі клітин екзо- та ендокарпію перериваються, а клітини мезокарпію сплющуються. При формуванні щілини дорзальна жилка розділяється поздовжньо навпіл (рис. 3, С).

Перикарпій в *I. sibirica* на ранніх стадіях розвитку зелений, м'ясистий, згодом жовтий, в період розкривання плоду – темно-бурий, твердий і сухий (рис. 4, D, E, F). Товщина перикарпію на стадії зеленої коробочки близько 620 мкм (рис. 5, В), на стадії розкривання коробочки – до 300 мкм. Під час розкривання плоду *I. sibirica* борозенки вздовж дорзальної жилки у зеленому плоді непомітні,

структура оплодня не порушена (рис. 3, F). Борозенки з'являються тільки на стадії бурого здерев'янілого плоду й тільки у верхній його частині.

Екзокарпій одношаровий, на стадії цвітіння утворений радіально видовженими клітинами, які за розмірами не перевищують клітини мезокарпію, тангентальні стінки клітин дещо потовщені, зовнішні стінки плоскі (рис. 5, В). У процесі розвитку плоду клітини екзокарпію видовжуються вздовж осі плоду в тангентальному напрямку, так що на поперечному перерізі клітини стають ізодіаметричними, 30–50 мкм завширшки (рис. 5, В). Клітини екзокарпію набувають видовженої неправильно-багатокутної форми, антиклінальні клітинні оболонки потовщуються. В екзокарпії виявлені багаточисельні продиhi аномоцитного типу, оточені 4–7 основними клітинами. Замикаючі клітини продиhив дрібні, дещо піднесені над рівнем основних клітин екзокарпію (рис. 4, В, С).

Мезокарпій сформований 13–16 шарами 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 напрямку, за розмірами подібні до клітин екзокарпію. Клітини внутрішньої зони мезокарпію майже вдвічі крупніші, з міжклітинниками. В мезокарпії наявні численні ідіобласти з таніноподібним вмістом, який забарвлюється сафраніном у червоний колір (рис. 5, В).

Ендокарпій 1–3-тришаровий, на стадії цвітіння сформований зі сплюснених дрібних клітин, які поступово тангентально видовжуються до 60–100 мкм, а їхні внутрішні стінки дерев'яніють (рис. 5, В). Найбільш виражена диференціація ендокарпію спостерігається 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 *I. sibirica* структура ендокарпію змінюється повільно. На стадії зеленого плоду клітини ендокарпію не здерев'янілі (рис. 4, D). На стадії жовтого плоду в реакції на здерев'яніння з флороглюцином клітини екзокарпію злегка темніють, що свідчить про початок здерев'яніння (рис. 4, E). На стадії бурого плоду клітини ендокарпію видовжуються й зафарбовуються в рожевий колір, що свідчить про слабе здерев'яніння цього шару (рис. 4, F). Максимальне здерев'яніння оболонок ендокарпію досягається лише у плоді перед його розкриванням.

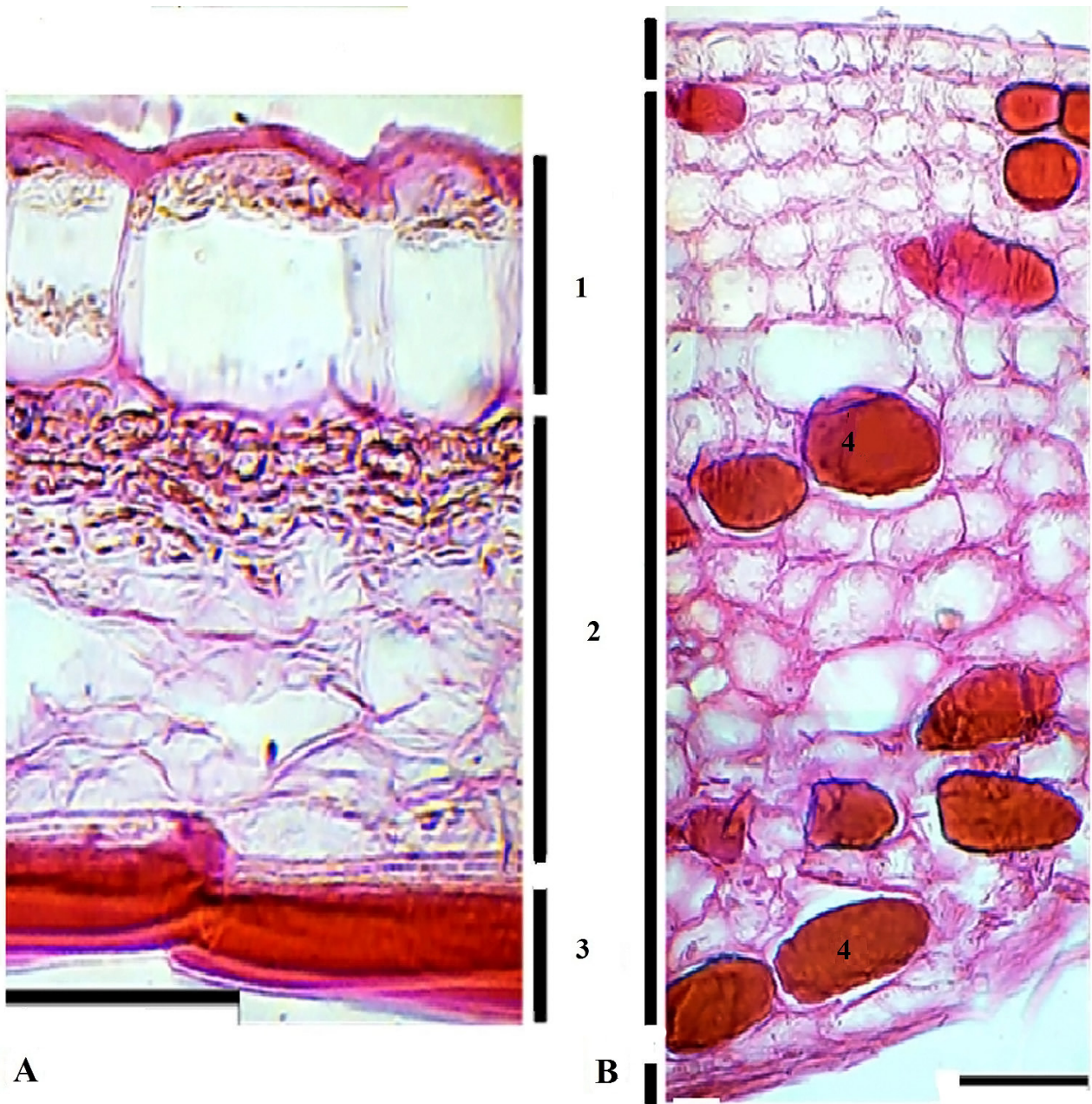


Рис. 5. Структура перикарпію. А: *Gladiolus imbricatus*; В: *Iris sibirica*. Масштабна лінійка: 100 мкм (А), 50 мкм (В)  
 1 – екзокарпій (exocarpium), 2 – мезокарпій (mesocarpium), 3 – ендокарпій (endocarpium), 4 – ідіобласти (idioblasts) – постійні  
 препарати, сафранін (mounted specimens, safranin)  
 Fig. 5. Pericarpium structure A: *Gladiolus imbricatus*; B: *Iris sibirica*. Scale: 100 mkm (A), 50 mkm (B)

Наявність ідіобластів-вмістилищ відмічали для видів роду *Iris* і раніше (Rodionenko, 1961). На думку Родіоненка, вони містять флобафени – продукти полімеризації й окислення дубильних речовин, які чинять протимікробну дію. Закономірною вважається наявність великого числа вмістилищ у видів, які рідко вражаються гниллю плодів, у тому числі, в *I. sibirica*.

Незважаючи на те, що досліджені види належать до різних підродів, у них виявлені подібні особливості розміщення механічних шарів у перикарпії. Згідно з гістогенетичним підходом у карпології (Vobrov et al., 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 клітин ендокарпю, ми стверджуємо, що для них характерна коробочка *Lilium*-типу (із здерев'янілим ендокарпієм).

Як і в досліджених нами видів, у багатьох представників *Liliopsida* виявляються спільні риси в структурі коробочок – здерев'янілий ендокарпій, дорзальні жилки наближені до здерев'янілого ендокарпю, V-подібні або розділені надвоє тяжем паренхіми, оболонки клітин ендокарпю чашоподібно потовщені (Roth, 1977; Rasmussen et al., 2006; Thadeo et al., 2015). В інших родинях порядку *Asparagales* – *Amaryllidaceae* J.St.-Hil. та *Hyacinthaceae* Batsch ex Borkh. спостерігається перехід від сухих коробочок до соковитих. Вважається, що формуванню соковитого оплодня сприяють вологі й лісові оселища (Rasmussen et al., 2006).

Ми спостерігаємо виражені ксероморфні риси в структурі оплодня *G. imbricatus* (потовщені зовнішні стінки клітин екзокарпю, виражена диференціація мезокарпю та сильно виражена лігніфікація ендокарпю), і, менш ксероморфні риси в оплодні *I. sibirica*. Отже, виявлений в досліджених видів різний ступінь ксероморфних рис в структурі оплодня може бути пов'язана з типом їхніх оселищ. Існування виду в більш вологих оселищах може спричинити зміну типу плоду в бік послаблення ксероморфних рис і появу більш соковитого оплодня. В крайньому вираженні ця тенденція може пояснити появу нерозкривних соковитих плодів із коробчастих у різних таксонах однодольних рослин.

### **Гістогенез насінної шкідки**

Насінний зачаток у *G. imbricatus* та *I. sibirica* анатропний, красинуцелятний, бітегмальний.

Зовнішній інтегумент багатошаровий, внутрішній інтегумент – двошаровий. Насінина на час висипання з коробочки містить паличкоподібний зародок, який займає до  $\frac{1}{3}$  насінини, та твердий ендосперм. Клітини ендосперму сильно радіально витягнуті, живі, з тонкими стінками. Спермодерма формується за участі двох інтегументів.

У *G. imbricatus* зовнішній інтегумент на стадії бутону потовщується вздовж рафе та антирафе, формуючи оперізуюче крило (рис. 6, А). Клітини екзотести на стадії цвітіння мають плоскі зовнішні стінки, у сформованій насінині в обрисах багатокутні, їхні зовнішні стінки опуклі, потовщені та вкриті кутикулою. Мезотеста на тілі насінини налічує від трьох до 10–15 шарів клітин у ділянці крила. Її клітини паренхімної форми, розміщені нещільно, особливо в ділянці крила (рис. 6, В). Оболонки клітин мезотести не потовщуються. Ендотеста на стадії цвітіння складається з невеликих клітин зі щільним вмістом (рис. 6, С), у сформованій насінині її клітини збільшуються за розміром, їхні оболонки потовщуються в лігніфікуються (рис. 7, А). Клітини внутрішнього інтегументу в *G. imbricatus* на стадії цвітіння ізодіаметричні, з великими ядрами і щільною цитоплазмою (рис. 6, А), у процесі розвитку насінини вони сплющуються і руйнуються (рис. 6, В, С; 7, А). Отже для *G. imbricatus* характерний ендотестальний тип насінини (механічний шар формується з внутрішньої епідерми зовнішнього інтегументу, а внутрішній інтегумент втрачає клітинну структуру).

В *I. sibirica* зовнішній інтегумент у спермодермі багатошаровий, а внутрішній – двошаровий (рис. 6, D). Екзотеста складається зі сплосчених клітин з потовщеними клітинними стінками, які зафарбовуються сафраніном у червоний колір вже на стадії цвітіння (рис. 6, E; 7, B). Мезотеста гомогенна, складається з 10–22 шарів паренхімних клітин, розміри яких зменшуються з зовні до середини. Найбільш потовщена мезотеста в ділянці мікропіле і в халазі (рис. 6, D). "Ліпоїдний шар" у вигляді забарвлених клітин у внутрішній частині мезотести, виявлений у багатьох видів роду *Iris* (Nemirovich-Danchenko, 1985), відсутній.

Ендотеста дрібноклітинна, нездерев'яніла (рис. 7, B). Внутрішній інтегумент в *I. sibirica* на стадії цвітіння сформований дрібними, дещо сплосченими клітинами (рис. 6, А). У ділянці мікропіле внутрішній інтегумент потовщений. У зрілій насінині зберігається клітинна структура внутрішнього інтегументу (рис. 7, B). Таким чином, для *I. sibirica* характерний

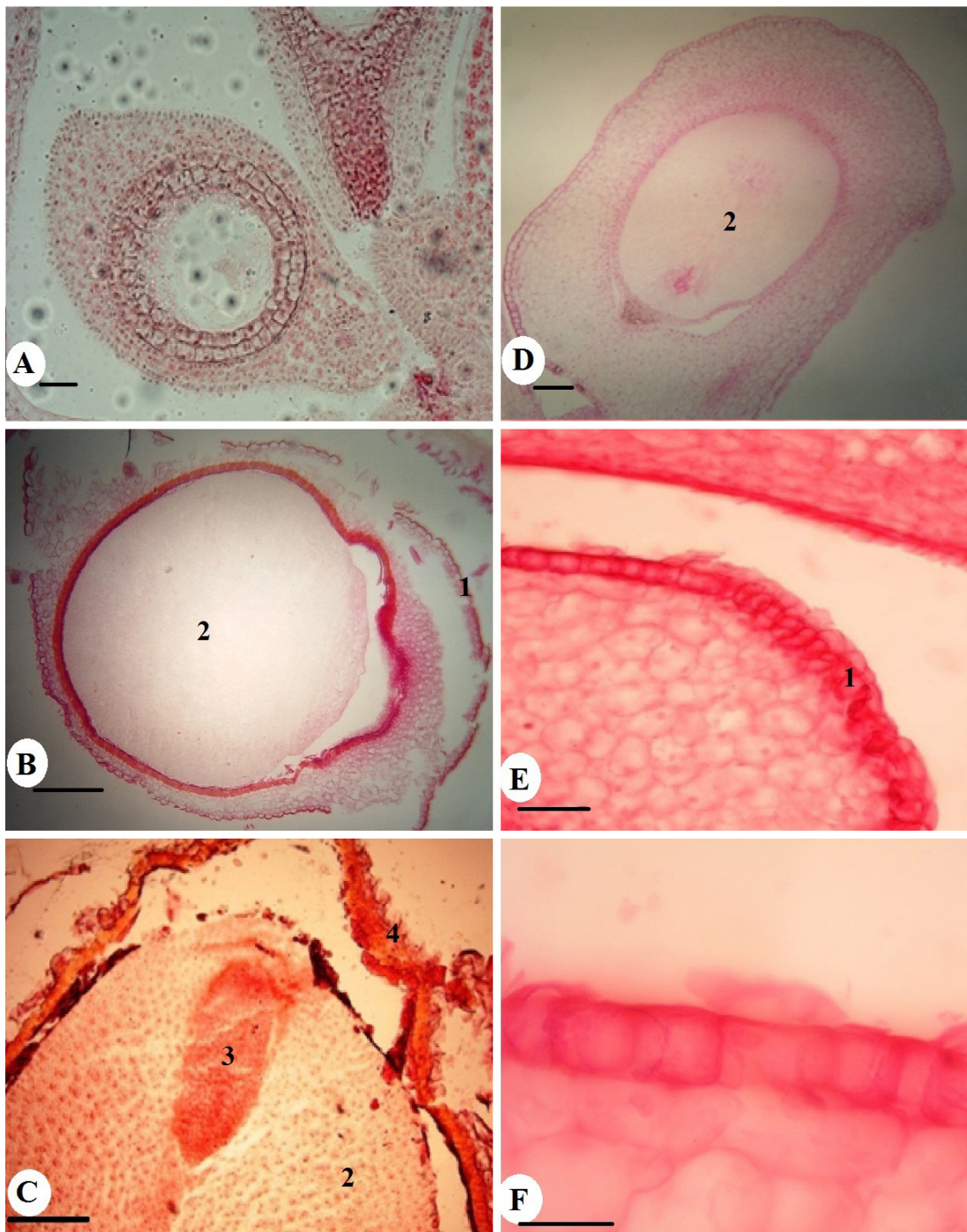


Рис. 6. Розвиток насінини *Gladiolus imbricatus* (A–C) та *Iris sibirica* (D–F). A, D: переріз через молоду насінину; B: переріз через зрілу насінину; C: фрагмент зрілої насінини з зародком; E: фрагмент насінної шкірки в ділянці халази (зверху помітний здрев'янілий ендокарпій); F: фрагмент насінної шкірки в ділянці антирафе. Масштабна лінійка: 200 мкм (A, D), 100 мкм (B, E), 50 мкм (C, F).

1 – екзотеста (exotesta), 2 – ендосперм (endosperm), 3 – зародок (embryo), 4 – насінна шкірка (seed coat)

Fig. 6. Seed development in *Gladiolus imbricatus* (A–C) and *Iris sibirica* (D–F). A, D: sectioned young seed; B: sectioned ripe seed; C: fragment of seed with embryo; E: fragment of seed coat in chalaza (lignified endocarpium visible above); F: fragment of seed coat in antiraphe. Scale: 200 mkm (A, D), 100 mkm (B, E), 50 mkm (C, F)

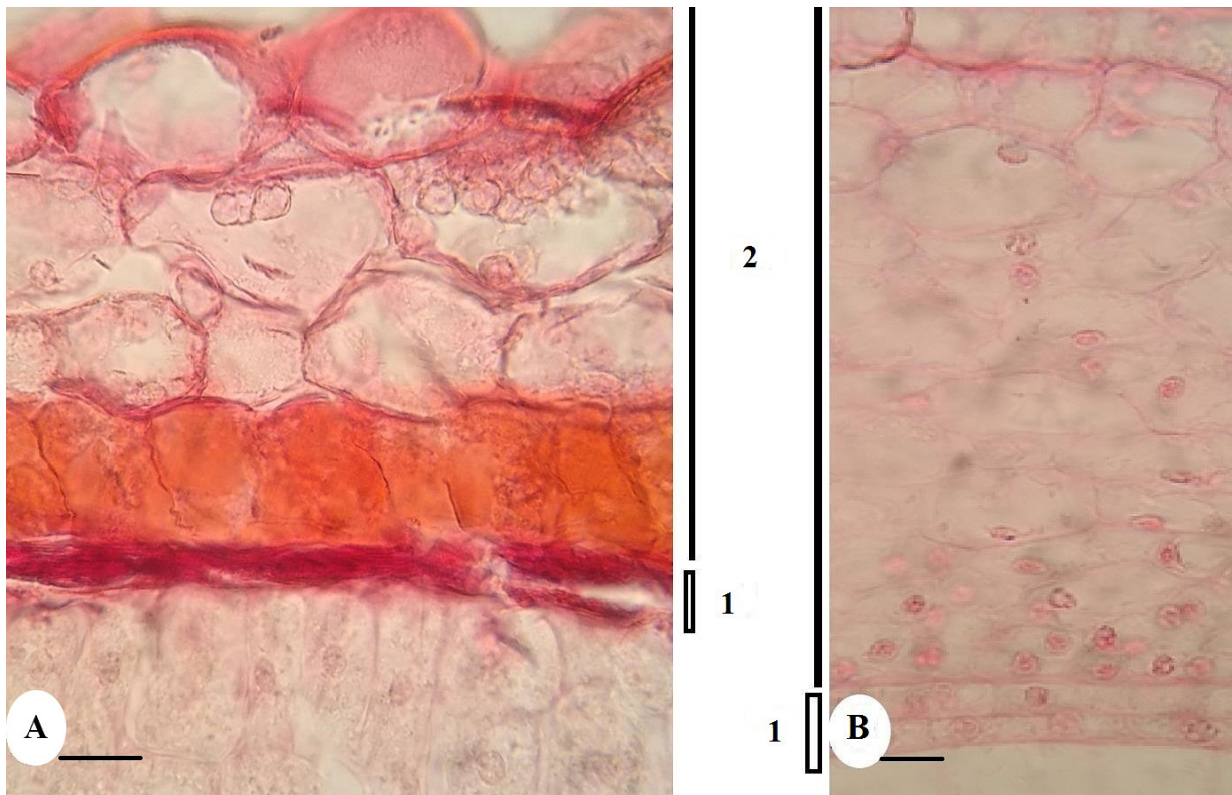


Рис. 7. Структура насінної шкірки *Gladiolus imbricatus* (A) та *Iris sibirica* (B). Масштабна лінійка 50 мкм.

1 – тегмен (tegmen), 2 – теста (testa)

Fig. 7. Seed coat structure in *Gladiolus imbricatus* (A) and *Iris sibirica* (B). Scale: 50 mkm.

екзотестальний тип насінини (механічний шар формується з зовнішньої епідерми зовнішнього інтегументу).

Ультраструктуру поверхні насінини у видів родів *Gladiolus* флори України та *Iris* детально вивчено раніше (Aleksieva et al., 2011, 2016; Futorna, Zhygalova, 2014; Zhygalova et al., 2014; Zhygalova, Futorna, 2015). Так, у *G. imbricatus* виявлені різні типи рельєфу поверхні насінин – від горбкуватого, зморшкуватого до ямчастого (Futorna, 2013). У групі "безбородих" видів роду *Iris*, до якої належить *I. 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 (Kravtsova, Zhinkina, 2008). Було показано, що насінна шкірка може механічно утримувати проростання насінин у *Iris lortetii* Barbey ex Boiss. та *I. atropurpurea* Baker, у тому числі завдяки токсичним речовинам (Blumenthal et al., 1986). Наші результати

підтверджують літературні дані щодо загальної морфології насінин досліджених видів, а також доповнюють їх анатомічними даними і дозволяють оцінити структуру спермодерми *I. sibirica* як слабкоспеціалізовану, порівняно з іншими видами роду *Iris*.

## Висновки

У результаті наших досліджень вперше встановлено особливості морфогенезу зав'язі та її провідної системи, виявлено два способи розкривання плоду в *I. sibirica*, встановлено структуру перикарпію і спермодерми в *G. imbricatus* та *I. sibirica*. За нашими даними, для обох досліджених видів характерна коробочка *Lilium*-типу зі здерев'янілим ендокарпієм та з дорзовентральним розкриванням (в *I. sibirica* також з дорзальним розкриванням). Для *G. imbricatus* характерний ендотестальний тип насінини, а для *I. sibirica* – екзотестальний.

У роботі ми підтверджуємо високий рівень адаптованості плодів і насинин у *G. imbricatus* на рівні анатомічної структури та гістогенезу перикарпію та спермодерми. Нами виявлено виразне гістологічне зонування перикарпію, рання лігніфікація ендокарпію та раннє й швидке формування дорзальних щілин у перикарпії. Високо спеціалізованими ознаками спермодерми *G. imbricatus* є формування крила зовнішнім інтегументом, малошарова мезотеста та руйнування клітинної структури внутрішнього інтегументу. Отримані факти щодо особливостей анато-морфологічної будови й морфогенезу оплодня й насінної шкірки *G. imbricatus* та *I. sibirica* розширюють наші уявлення про важливу структурну складову репродуктивних процесів у досліджених видів, чисельність популяцій яких скорочується в антропогенно зміненому середовищі.

## Подяки

Автори висловлюють подяки Андрію Ковальчуку (Гельсінкі, Фінляндія) та Thierry Deroin (Paris, France) за надану літературу.

## Список посилань

- Alekseeva N.B., Boltenev E.V., Mironova L.N. 2011. *Botanicheskiy Zhurnal*, 96(7): 851–857. [Алексеева Н.Б., Болтенков Е.В., Миронова Л.Н. 2011. Некоторые особенности морфологии семян дальневосточных видов рода *Iris* (*Iridaceae*). *Ботанический журнал*, 96(7): 851–857].
- Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.H., Dzhalilova Kh.Kh., Ylyna H.M., Chubatova N.V. 2004. *Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. (Handbook of the botanical microtechniques)*. Moscow: Moscow University Press, 287 pp. [Барыкина Р. П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. *Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы*. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 287 с.].
- Blumenthal A., Lerner H.R., Werker E., Pojarkoff-Mayber A. 1986. Germination preventing mechanisms in *Iris* seeds. *Annals of Botany*, 58: 551–561. <https://doi.org/10.1093/annbot/58.4.551>
- Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S. 2009. *Morfogenez plodov Magnoliophyta (Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta)*. Moscow: Librokom, 400 pp.

- [Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. *Морфогенез плодов Magnoliophyta*. Москва: Librokom, 400 с].
- Bobrov A.V., Romanov M.S., Melikian A.P. 2011. *Byulleten Moskovskogo obshchestvava uspytateley pryrody. Otdeleniye byolohiyi*, 116(6): 40–47. [Бобров А.В., Романов М.С., Меликян А.П. 2011. Опыт реконструкции морфогенеза плодов в семействе *Arecaceae*. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*, 116(6): 40–47].
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit. (*Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*). 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.].
- Chugaeva V.N. 2006. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Biologiya i ekologiya"*, 2: 138–143. [Чугаева В.Н. 2006. Особенности репродуктивной биологии представителей рода *Iris* L. *Вестник Тверского государственного университета. Серия "Биология и экология"*, 2: 138–143].
- Clausing G., Meyer K., Renner S. 2000. Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within *Melastomataceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 133: 303–326. <https://doi.org/10.1006/bojl.1999.0340>
- Fagundes N.F. Mariath J.E.A. 2010. Morphoanatomy and ontogeny of fruit in *Bromeliaceae* species. *Acta Botanica Brasiliica*, 24(3): 765–779. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300020>
- Futorna O., Zhygalova S. 2014. *Chornomorski Botanical Zhurnal*, 10(1): 15–25. [Футорна О., Жигалова С. 2014. Ультраструктура поверхні насинин видів роду *Gladiolus* L. (*Iridaceae* Juss). *Чорноморський ботанічний журнал*, 10(14): 15–25]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/14.101/2>
- Goldblatt P., Manning J.C., Rudall P. 1998. *Iridaceae*. In: *The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants: Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae)*. Eds K. Kubitzki, P. Goldblatt, T.J. Davies, J.C. Manning, M. van der Bank, and V. Savolainen. Berlin: Springer, pp. 295–333.
- Juan R., Pastor J., Fernandez I. 2000. SEM and light microscope observations on fruit and seeds in *Scrophulariaceae* from Southwest Spain and their systematic significance. *Annals of Botany*, 86: 323–338. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1188>
- Kahalo O.O., Kuzyarin O.T. *Gladiolus imbricatus*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, pp. 124. [Карало О.О., Кузярін О.Т. *Gladiolus imbricatus*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, с. 124].
- Kaden N.N. 1962. *Botanicheskiy Zhurnal*, 47(4): 495–505. [Каден Н.Н. 1962. Типы продольного вскрытия плодов. *Ботанический журнал*, 47(4): 495–505].

- Kaden N.N. 1965. *Botanicheskiy Zhurnal*, 50(6): 775–787. [Каден Н.Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР. *Ботанический журнал*, 50(6): 775–787].
- Kravtsova T.I., Zhinkina N.A. 2008. *Botanical Journal*, 11(93): 1737–1749. [Кравцова Т.И., Жинкина Н.А. 2008. Строение семенной кожуры у представителей рода *Iris* (*Iridaceae*). *Ботанический журнал*, 93(11): 1737–1749].
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpn Gynözeums. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 97: 403–436.
- Meerow A.W. 2002. The New Phylogeny of the Lilioid Monocotyledons. In: *Acta Horticulturae (Program VIII International Symposium on Flowerbulbs)*. Eds. G. Littlejohn et al., 570: 31–45.
- Melnyk V.I., Baranskiy O.R., Honcharenko V.I., Kuzyarin O.T., Podorozhnyi D.S. 2009. *Iris sibirica*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, pp. 132. [Мельник В.И., Баранський О.Р., Гончаренко В.И., Кузярін О.Т., Подорожний Д.С. 2009. *Iris sibirica*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, с. 132].
- Mosyakin S.L., Buyun L.I. 2013. In: *Fundamentalni ta prykladni aspekty suchasnoi orkhidologii*. Kyiv: Knyhonosha, pp. 116–126. [Мосякін С.Л., Буюн Л.І. 2013. Проблема *Asparges* sensu APG: сучасні погляди на макросистематику ключової групи однодольних. В кн.: *Фундаментальні та прикладні аспекти сучасної орхідології*. Київ: Книгоноша, с. 116–126].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, xxiii + 345 pp. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Nemirovich-Danchenko E.N. 1985. *Iridaceae*. In: *Sravnitel'naya anatomiya semyan. Odnodolnye*, vol. 1. Ed. A. Takhtajan. St. Petersburg: Mir i semiya, pp. 108–113. [Немирович-Данченко Е.Н. 1985. *Iridaceae*. В кн.: *Сравнительная анатомия семян. Однодольные*, т. 1. Под ред. А.Л. Тахтаджяна. СПб.: Мир и семья, с. 108–113].
- Pabon-Mora N., Litt A. 2011. Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of *Solanaceae*. *American Journal of Botany*, 98(9): 1415–1436. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100097>
- Rodionenko G.I. 1961. *Rod iris – Iris L. Voprosy morfologii, biologii, evolyutsii i sistematiki*. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 216 pp. [Родионенко Г.И. 1961. *Род ирис – Iris L. Вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики*. Москва: Изд-во АН СССР, 216 с.]
- Roth I. 1977. Fruits of *Angiosperms*. In: *Encyclopedia of Plant Anatomy*, Bd. 10, Teil 1. Eds W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, H.D. Wulff. Berlin: G. Borntraeger, pp. 1–675.
- Savinov I.A., Trusov N.A., Solomonova E.V., Nozdrina T.D. 2015. *Turczaninowia*, 18(1): 60–66. [Савинов И.А., Трусов Н.А., Соломонова Е.В., Ноздрина Т.Д. 2015. Структура, морфогенез и эволюционные преобразования плодов с крыловидными выростами у представителей семейства *Celastraceae* R.Br. *Turczaninowia*, 18(1): 60–66].
- Seniv M.M., Tasyenkevich L.O. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(6): 574–577. [Сенів М.М., Тасенкевич Л.О. 2017. Нові локалітети *Iris sibirica* (*Iridaceae*) у Львівській області. *Український ботанічний журнал*, 74(6): 574–577]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.574>
- Skrypets Kh.I., Odintsova A.V. 2015. *Scientific Herald of Chernivtsy University. Biology (Biological Systems)*, 7(1): 93–96. [Скрипець Х.І., Одінцева А.В. 2015. Морфологічна будова плоду і насінини в *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. у зв'язку із способами дисемінації, *Біологічні системи*, 7(1): 93–96.]
- Spjut R.W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of The New York Botanical Garden*, 70: 1–182.
- Takhtajan A. 2009. *Flowering Plants*, 2 ed. Berlin: Springer Science+Business Media B.V., 871 pp.
- Van Tieghem M. Ph. 1871. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur, *Mémoires Pré. Divers Savants Académie Sciences Institute Imperial France, Série Botanique*, 2(21): 1–261.
- Zhygalova S.L., Futorna O.A. 2013. *Modern Phytomorphology*, 3: 273–280. [Жигалова С.Л., Фурорна О.А. 2013. Особливості мікроморфологічної будови *Gladiolus imbricatus* L. (*Iridaceae* Juss.). *Modern Phytomorphology*, 3: 273–280].
- Zhygalova S., Futorna O., Levanets A. 2014. 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*, 2(4): 21–27.
- Zhygalova S., Futorna O. 2015. *Introduktsiia ta zberezhennia roslynnoho riznomanittia*, 1(33): 40–43. [Жигалова С., Фурорна О. 2015. Порівняльно-мікроморфологічна характеристика *Iris pineticola* Klokov та *Iris arenaria* Waldst. et Kit. (*Iridaceae* Juss.). *Інтродукція та збереження рослинного різноманіття*, 1(33): 40–43].
- Zhygalova S., Futorna O. 2016. *Modern Phytomorphology*, 9: 97–105. [Жигалова С., Фурорна О. 2016. Ультраструктура поверхні насінин видів підроду *Xyridion* (Tausch) Spach роду *Iris* L. (*Iridaceae*) флори України. *Modern Phytomorphology*, 9: 97–105].

Рекомендує до друку М.М. Федорончук