

## **ОСОБЛИВОСТІ ЧЕРГУВАННЯ ХАЗМОГАМІЇ ТА КЛЕЙСТОГАМІЇ В РІЧНОМУ ТА ЖИТТЄВОМУ ЦИКЛАХ РОЗВИТКУ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *FRAILEA BRITTON & ROSE (CACTACEAE)* В УМОВАХ ЗАХИЩЕНОГО ҐРУНТУ**

Наведено результати досліджень із виявлення ступеня міжвидової варіабельності представників роду *Frailea Britton & Rose (Cactaceae)* в строках формування перших хазмогамних квіток у життєвому циклі розвитку. Встановлений вплив вікових і морфометричних характеристик досліджених видів на характер чергування хазмогамії та клейстогамії.

**Ключові слова:** хазмогамія, клейстогамія, річний цикл розвитку, життєвий цикл розвитку, міжвидова варіабельність, морфометричні характеристики.

Приведены результаты исследований по выяснению степени межвидовой вариабельности представителей рода *Frailea Britton & Rose (Cactaceae)* в сроках формирования первых хазмогамных цветков в жизненном цикле развития. Установлено влияние возрастных и морфометрических характеристик исследованных видов на характер чередования хазмогамии и клейстогамии.

**Ключевые слова:** хазмогамия, клейстогамия, годовой цикл развития, жизненный цикл развития, межвидовая вариабельность, морфометрические характеристики.

The investigation results of interspecific variability degree of the *Frailea Britton & Rose (Cactaceae)* genus representatives in the timing of chasmogamy flowers formation in the live cycle are given. The age and morphometric parameters influence of the studied species on chasmogamy and cleistogamy alternation are determined.

**Key words:** chasmogamy, cleistogamy, year development cycle, live development cycle, interspecific variability, morphometric characteristics.

Усі види роду *Frailea Britton & Rose (Cactaceae)* – мініатюрні шароподібні й коротко-колоноподібні рослини, що в природних умовах ростуть в Уругваї, Південній Бразилії, Північно-східній Аргентині, Парагваї та східній Болівії. Специфічні природні умови та невеликий розмір представників роду наклали відбиток на репродуктивну стратегію фрайлей. Однією з найбільш цікавих її особливостей є клейстогамія. Протягом усього сезону цвітіння рослини формують квітки двох типів – хазмогамні (з широко відкритим віночком) та клейстогамні (що не відкриваються, самозапильні) квітки. Переваги такої поведінки для мініатюрних рослин очевидні: будучи самозапильними, навіть одиночні рослини у несприятливих умовах, без зайвих витрат енергії на формування повноцінних хазмогамних квіток, здатні сформувати велику кількість насіння й за короткий час заселити придатне місце зростання. Водночас при настанні сприятливих умов для цвітіння формується велика кількість хазмогамних квіток, які дозволяють

здійснитися перехресному запиленню, що підвищує рівень генетичної та морфологічної варіабельності видів і в кінцевому підсумку підвищує здатність рослин адаптуватися до умов зростання, що змінюються [5].

Виятком у цьому плані зі всього роду є деякі популяції *Frailea chiquitana Cardenas* та *F. laeae R. Vasquez*, що не формують клейстогамних квіток [8].

У якості кліматичних факторів, що безпосередньо впливають на рясне та синхронне хазмогамне цвітіння в природних умовах і культурі, вказується поєднання високих температур, інсоляції, насиченості ґрунту вологою та високої вологості повітря [3; 4; 5; 8].

Крім того, відмічається, що молоді рослини спочатку формують плоди в результаті клейстогамного цвітіння і тільки пізніше, з віком, набувають здатності до хазмогамного цвітіння [9; 10].

Однак існує істотний пробіл в інформації, що стосується чергування хазмогамії та клейстогамії в річному та життєвому циклах розвитку різних

видів роду та впливу на нього вікових і морфометричних характеристик рослин.

У даній роботі нами були поставлені такі задачі:

1. Встановити ступінь міжвидової варіабельності представників роду *Frailea* в строках появи перших хазмогамних квіток і характері чергування хазмогамії та клейстогамії.

2. Виявити характер впливу вікових і морфометричних характеристик видів, що досліджуються, на співвідношення хазмогамних і клейстогамних квіток у річних циклах розвитку протягом I-IV років з початку настання генеративного періоду розвитку.

**Матеріали та методи**

Для проведення відповідних досліджень за період з 2007 до 2010 року були використані наступні види: *Frailea angelesii* R. Kiesling ex K. H. Prestle, *F. mammifera* A. F. H. Buining & A. J. Brederoo, *F. castanea* Backeberg, *F. cataphracta* (Dams) Britton & Rose, *F. colombiana* (Werdermann) Backeberg, *F. pumila* (Lemaire) Britton & Rose, *F. grahliana* (F. Haage) Britton & Rose, *F. schilinzkyana* (F. Haage) Britton & Rose. Спостереження проводилися на базі колекції рослин відділу тропічних і субтропічних рослин Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка

НАН України (м. Київ), а також колекції рослин родини *Cactaceae* автору роботи (м. Миколаїв). Спостереження за рослинами проводилися кожні 10 діб з моменту появи перших бутонів із використанням загальноприйнятих методик фенологічних спостережень [2; 6]. Морфометричні виміри проводилися щорічно в момент формування перших бутонів. У якості розмірної характеристики при вивченні шароподібних кактусів частіше використовується об'єм рослин [7]. У даному дослідженні він обчислювався як об'єм еліпсоїда. При статистичній обробці експериментальних даних використані загальноприйняті методи [1]. Визначались середнє арифметичне значення величини та її похибка ( $M \pm m_m$ ) зі вказуванням мінімального та максимального значень (min-max), середнє квадратичне відхилення ( $s_x$ ), коефіцієнт варіації ( $C_v$ ). При обчисленні кореляційної залежності між параметрами використовувався коефіцієнт кореляції Пірсона ( $r_{xy}$ ).

**Результати досліджень**

За період 2007-2010 років проведений ряд спостережень за фенологією цвітіння різних представників роду *Frailea*. Результати досліджень дозволяють говорити про сильну міжвидову варіабельність у строках появи перших хазмогамних квіток у різних видів (табл. 1).

Таблиця 1

**Залежність появи в життєвому циклі розвитку перших хазмогамних квіток від віку та морфометричних характеристик представників роду *Frailea***

Вид	Кількість рослин із хазмогамними квітками (%)				Розмір рослин (см <sup>3</sup> ) $M \pm m_m$ min-max	$s_x$	$C_v$ (%)
	I рік цвітіння	II рік цвітіння	III рік цвітіння	IV рік цвітіння			
<i>Frailea cataphracta</i>	0	0	0	54,6	$4,72 \pm 0,15$ 4,11-5,36	0,48	10,2
<i>Frailea castanea</i>	0	37,5	100	100	$1,53 \pm 0,06$ 1,06-2,03	0,11	7,2
<i>Frailea mammifera</i>	0	0	12,5	–	$7,72 \pm 1,00$ 4,19-16,50	3,90	50,5
<i>Frailea angelesii</i>	0	26,1	81,3	–	$3,00 \pm 0,13$ 1,59-3,63	0,62	20,7
<i>Frailea colombiana</i>	27,5	100	100	–	$2,57 \pm 0,19$ 0,7-5,58	1,40	54,5
<i>Frailea pumila</i>	5,4	100	100	–	$4,19 \pm 0,17$ 3,05-5,58	0,98	23,4
<i>Frailea grahliana</i>	0	0	75,0	91,7	$4,89 \pm 0,07$ 4,16-5,73	0,35	7,2
<i>Frailea schilinzkyana</i>	0	18,8	81,3	–	$2,14 \pm 0,23$ 1,13-3,27	0,90	42,1

Примітка:  $s_x$  – середнє квадратичне відхилення;  $C_v$  – коефіцієнт варіації.

Найбільш швидко хазмогамне цвітіння настає у *F. colombiana* та *F. pumila* в перший рік з моменту вступу рослин у генеративний період розвитку. Найбільшого часу для початку хазмогамного цвітіння потребує *F. cataphracta*. Перші відкриті квіткі зареєстровані у половини рослин цього виду на четвертому році цвітіння.

Проведення морфометричних вимірів різних видів фрайлей та фіксування середніх розмірів стебла у екземплярів із першими хазмогамними квітками дозволяють зробити висновок про те, що найбільший вплив на строки появи перших відкритих квіток здійснює не стільки вік рослин, а

досягнення ними розмірів, оптимальних для формування хазмогамних квіток. Примітно те, що у рослин *F. colombiana* та *F. pumila* (які формують перші хазмогамні квіткі на першому році цвітіння), котрі мають найбільші розміри стебла серед екземплярів одного віку, хазмогамне цвітіння настає з першої квіткі із моменту вступу рослини в генеративний період свого розвитку.

За час проведення фенологічних спостережень 2007-2010 років вивчений характер чергування хазмогамії та клейстогамії у різновікових груп різних видів фрайлей (табл. 2).

Залежність співвідношення хазмогамних і клейстогамних квіток від віку та морфометричних характеристик представників роду *Frailea*

Вид	Рік цвітіння	Середнє співвідношення хазмогамних і клейстогамних квіток (%)	Кореляція ( $r_{xy}$ )	Розмір рослин ( $\text{cm}^3$ )	$s_x$	$C_v$ (%)
			Розмір рослин ( $\text{cm}^3$ ) / Кількість хазмогамних квіток (%)	$M \pm m_n$ min-max		
<i>Frailea cataphracta</i>	II	0 / 100	–	$2,04 \pm 0,09$ 1,68-2,41	0,28	13,7
	III	0 / 100	–	$4,04 \pm 0,05$ 3,27-4,71	0,18	4,5
	IV	9,4 / 90,6	0,860	$4,72 \pm 0,15$ 4,11-5,36	0,48	10,2
<i>Frailea castanea</i>	I	0 / 100	–	$0,52 \pm 0,08$ 0,41-1,06	0,22	42,3
	II	15,2 / 84,8	0,727	$1,53 \pm 0,06$ 1,06-2,03	0,11	7,2
	III	47,9 / 52,1	0,324	$2,38 \pm 0,07$ 2,03-2,83	0,31	13,0
<i>Frailea mammiifera</i>	I	0 / 100	–	$1,77 \pm 0,21$ 0,83-2,28	0,53	29,9
	II	0 / 100	–	$3,49 \pm 0,25$ 1,77-8,18	1,84	52,7
	III	1,6 / 98,4	0,932	$7,72 \pm 1,00$ 4,19-16,50	3,90	50,5
<i>Frailea angelesii</i>	I	0 / 100	–	$1,02 \pm 0,13$ 0,47-1,68	0,51	50,0
	II	9,4 / 90,6	0,973	$3,00 \pm 0,13$ 1,59-3,63	0,62	20,7
	III	41,1 / 58,9	0,772	$3,64 \pm 0,10$ 2,83-4,24	0,41	11,3
<i>Frailea colombiana</i>	I	12,5 / 87,5	0,913	$2,57 \pm 0,19$ 0,7-5,58	1,40	54,5
	II	67,9 / 32,1	0,857	$9,88 \pm 0,62$ 5,58-14,14	3,24	32,8
	III	78,5 / 21,5	0,239	$14,08 \pm 0,68$ 9,21-18,82	3,50	24,9
<i>Frailea pumila</i>	I	3,6 / 96,4	0,893	$4,19 \pm 0,17$ 3,05-5,58	0,98	23,4
	II	59,4 / 40,6	-0,034	$9,57 \pm 0,53$ 5,58-14,14	3,82	39,9
	III	77,9 / 22,1	0,013	$14,59 \pm 0,88$ 8,18-18,82	3,52	24,1
<i>Frailea grahliana</i>	II	0 / 100	–	$3,21 \pm 0,08$ 2,46-4,16	0,37	11,5
	III	11,2 / 88,8	0,337	$4,89 \pm 0,07$ 4,16-5,73	0,35	7,2
	IV	35,2 / 64,8	0,674	$5,71 \pm 0,10$ 4,91-7,07	0,49	8,7
<i>Frailea schilinzkyana</i>	I	0 / 100	–	$0,52 \pm 0,11$ 0,25-1,13	0,27	51,9
	II	5,7 / 94,3	0,899	$2,14 \pm 0,23$ 1,13-3,27	0,90	42,1
	III	24,5 / 75,5	0,856	$3,60 \pm 0,25$ 2,51-4,91	0,99	27,5

Примітка:  $s_x$  – середнє квадратичне відхилення;  $C_v$  – коефіцієнт варіації.

У всіх представників роду за період з I до IV року цвітіння зафіксовано поступову зміну співвідношення хазмогамних та клейстогамних квіток у річних циклах розвитку в бік збільшення кількості хазмогамних квіток. Застосування методів кореляційного аналізу при виявленні залежності між морфометричними характеристиками рослин і кількістю повністю сформованих відкритих квіток показало, що найбільший ступінь позитивної кореляції між вищевказаними параметрами спостерігається у рослин у перший рік хазмогамного цвітіння. Чим більший розмір стебла, тим більша кількість хазмогамних квіток формується в сезоні цвітіння. Протягом II-III років позитивна

кореляції поступово зменшується, до практично повної відсутності кореляційної залежності у деяких видів фрайлей до третього року хазмогамного цвітіння.

Фіксування часу появи клейстогамних та хазмогамних квіток протягом сезону цвітіння у різних видів виявило сильні міжвидові відмінності в чергуванні хазмо- і клейстогамії. У *F. castanea*, *F. cataphracta* і *F. grahliana*, що відрізняються від інших видів фрайлей найбільш тривалим сезоном цвітіння і плодоношення, формування хазмогамних квіток приурочене до середини сезону. Перші та останні квітки в більшості випадків клейстогамні. У *F. colombiana* та *F. pumila* II та більше років

цвітіння (з найбільш коротким серед досліджуваних видів фрайлей сезоном цвітіння) більшість перших у сезоні квіток – хазмогамні. Останні квітки частіше клейстогамні.

#### Висновки

1. Вивчення фенології цвітіння, чергування хазмогамії та клейстогамії в річних циклах розвитку різновікових груп представників роду *Frailea* вказало на сильну міжвидову варіабельність у строках появи перших хазмогамних квіток з моменту початку генеративного періоду розвитку, а також характері чергування клейстогамії та

хазмогамії протягом сезону цвітіння та плодоношення.

2. Встановлено залежність часу появи перших хазмогамних квіток і співвідношення хазмогамії та клейстогамії в річному циклі розвитку від морфометричних характеристик досліджених видів. Для кожного виду визначені середні розміри, оптимальні для формування перших хазмогамних квіток.

3. Зроблено висновок про здатність деяких представників роду до вступу в генеративну стадію розвитку з хазмогамного, а не клейстогамного цвітіння.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. школа, 1990. – 415 с.
2. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М. : Б. и., 1975. – 28 с.
3. Castellanos A. Revision de las Cactaceas Argentinas, III. Frailea / A. Castellanos / Revista Fac. Ci. Agrar. Univ. Nac. Cuyo. – 1966-67. – 13. – P. 13–28.
4. Kiesling R. Los generos de Cactaceae de Argentina / Kiesling R. // Bol. Soc. Argent. Bot. – 1975. – 16. – P. 197–227.
5. Marlon C Machado Fascinating Frailea, Part 1: General impressions // *Cactus World (BCSS)*. – 2007. – 25 (1). – P. 1–11.
6. McIntosh M. E. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of Ferocactus (Cactaceae) / M. E. McIntosh // *Plant Ecol.* – 2002. – 159. – P. 1–13.
7. McIntosh M. E. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of Ferocactus (Cactaceae) / M. E. McIntosh // *Plant Ecol.* – 2002. – 162. – P. 273–288.
8. Metzling D. Notes on the diversity, biology, and taxonomy of Frailea (Cactaceae) / D. Metzling, R. Kiesling // *Bradleya*. – 2006. – 24. – P. 115–128.
9. Pearce R. Forum: Frailea / R/ Pearce // *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* – 1978. – 40. – P. 14–18.
10. Simon W. Frailea knippeliana verkannt? verschollen? ausgerottet? / W. Simon // *Kakt. and. Sukk.* – 1970. – 21. – P. 40.

Рецензенти: Грабак Н. Х. – д.с.-г.н., професор;

Буюн Л. І., к.б.н.

© Непєїн А. Ю., 2011

Стаття надійшла до редколегії 07.12.2010 р.