

А.Ю. НЕПЕИН

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины
Украина, 01014 г. Киев, ул. Тимирязевская, 1

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ ФЕНОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *FRAILEA* BRITTON & ROSE (*CACTACEAE* JUSS.) В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

*Приведены результаты исследований влияния ряда факторов на фенологию цветения и некоторые этапы онтогенеза представителей рода *Frailea* Britton & Rose (Cactaceae Juss.) в условиях защищенного грунта. Установлено влияние возрастных и морфометрических характеристик на срок наступления генеративного периода развития и длительность сезона цветения.*

Фенология цветения, как неотъемлемая часть общей фенологии, является характерной особенностью жизни любого растения, существенно влияющей на индивидуальный репродуктивный успех [9]. В исследованиях, проведенных на некоторых видах семейства Cactaceae Juss., был выделен комплекс факторов, воздействующих на фенологию и онтогенез растений. Из биотических факторов отмечено большое влияние возраста и морфометрических показателей растений на генеративную стадию развития [4, 5]. Влияние этих факторов на биологию развития растений достаточно полно изучено для некоторых родов семейства [4, 5, 8], однако практически не изучены в этом отношении роды миниатюрных шаровидных кактусов.

Представители рода *Frailea* Britton & Rose являются удобным объектом для проведения соответствующих исследований благодаря ряду особенностей их биологии развития. Все виды фрайлей обладают более коротким по сравнению с представителями других родов семейства циклом развития — у некоторых видов переход в генеративную стадию развития происходит в течение первого года после посева [7]. Вместе с тем, в литературе, посвященной биологии фрайлей, отсутствуют конкретные

данные о длительности жизненного цикла отдельных видов. Указывается лишь, что некоторые экземпляры в условиях культуры достигают возраста 15 лет и более [7]. Кроме того, представители данного рода характеризуются длительным сезоном цветения и плодоношения при выращивании в условиях защищенного грунта.

В настоящей работе нами были поставлены следующие задачи:

1. Выяснить степень вариабельности представителей рода *Frailea* относительно срока перехода растений в генеративную стадию развития и длительности сезона цветения и плодоношения.

2. Определить характер влияния возрастных и морфометрических характеристик исследуемых видов на срок наступления генеративного периода развития и длительность периода цветения в годовом цикле развития растений.

Материалы и методы

За период с 2007 по 2010 год было изучено влияние возрастных и морфометрических факторов на срок наступления генеративного периода и фенологию цветения у следующих видов: *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* (Le-

maire) Britton & Rose, *F. grahiana* (F. Haage) Britton & Rose, *F. schilinzkyana* (F. Haage) Britton & Rose, *F. gracillima* (Lemaire) Britton & Rose. Исследования проведены на базе коллекции растений отдела тропических и субтропических растений Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины (г. Киев), а также коллекции растений семейства Cactaceae автора работы (г. Николаев).

В работе использованы общепринятые методики фенологических наблюдений [2, 5] и изучения периодов онтогенеза [3] с изменениями, внесенными для изучения фенологии представителей рода *Frailea*. Из-за способности всех исследованных видов формировать большое количество клейстогамных цветов в настоящей работе не использовали фенофазы открытия первого цветка и увядания последнего. Фенологию цветения изучали в такие фенофазы: начало бутонизации, вызревание последних плодов. Также исследовали общую длительность сезона цветения и плодоношения. Наблюдения за растениями проводили каждые 10 дней с момента появления первых бутонов.

Морфометрические измерения проводили ежегодно в период формирования первых бутонов. В качестве размерной характеристики при изучении шаровидных кактусов удобнее всего использовать объем растений [6]. В данной работе вычисляли высоту и ширину надземной части стебля и рассчитывали объем эллипсоида.

В работе использованы общепринятые методы статистической обработки экспериментальных данных [1]. Определяли: среднее арифметическое значение величины и ее ошибку ($M \pm m_m$) с указанием минимального и максимального значений (min-max), среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации. При вычислении корреляционной зависимости между параметрами использовали бисериальный коэффициент корреляции и коэффициент корреляции Пирсона. Достоверность всех

полученных данных проверяли с помощью критерия достоверности Стьюдента.

Результаты и их обсуждение

За время проведения фенологических наблюдений отмечена значительная вариативность в сроках наступления генеративного периода индивидуального развития в зависимости от вида. По результатам исследований, в целом для рода переход в генеративную стадию длится три года — от 2 лет у *F. cataphracta*, *F. castanea*, *F. angelesii*, *F. colombiana*, *F. pumila*, *F. grahiana*, *F. schilinzkyana* до 3 лет — у *F. mammifera*, *F. gracillima*. В наиболее сжатые сроки цветение и плодоношение наступают у *F. cataphracta*, *F. angelesii* и *F. gracillima* — на втором году жизни. Наибольшего времени для перехода в генеративную стадию развития требуют *F. castanea* и *F. mammifera*. Большая часть растений этих видов зацветает на третьем году жизни (табл. 1).

Проведение морфометрических измерений растений видов фрайлей на разных этапах онтогенеза позволило установить для каждого вида средние размеры надземной части стебля, оптимальные для начала бутонизации и цветения. Большинство растений, не достигших этих размеров в соответствующем сезоне, не зацветали. Наименьшие величины объема стебля при переходе в генеративную стадию развития отмечены у *F. cataphracta* (0,38 см³), *F. castanea* (0,52 см³) и *F. schilinzkyana* (0,52 см³), наибольшие — у *F. colombiana* (2,57 см³), *F. pumila* (4,19 см³).

Применение методов корреляционного анализа для выяснения зависимости между морфометрическими характеристиками исследуемых растений и сроками наступления генеративного периода развития позволило установить, что наибольшее влияние на срок наступления репродуктивной стадии развития оказывает не столько возраст растений, сколько достижение ими размеров, оптимальных для начала бутонизации и цветения (табл. 2). Чем большее количество растений достигает этих размеров,

Таблица 1. Зависимость срока наступления генеративной стадии развития от возраста и морфометрических характеристик представителей рода *Frailea*

Вид	Доля растений, вступивших в генеративную стадию развития, %			Объем растений, см ³ $\left(\frac{M \pm m_m}{\min - \max} \right)$	s _x	C _v , %
	1-й год	2-й год	3-й год			
<i>Frailea cataphracta</i>	0	98,2	100	$\frac{0,38 \pm 0,05}{0,16 - 0,59}$	0,17	44,7
<i>Frailea castanea</i>	0	0,0	67,7	$\frac{0,52 \pm 0,08}{0,41 - 1,06}$	0,22	42,3
<i>Frailea mammifera</i>	0	13,4	91,1	$\frac{1,77 \pm 0,21}{0,83 - 2,28}$	0,53	29,9
<i>Frailea angelesii</i>	0	79,2	100	$\frac{1,02 \pm 0,13}{0,47 - 1,68}$	0,51	50,0
<i>Frailea colombiana</i>	0	69,9	100	$\frac{2,57 \pm 0,19}{0,70 - 5,58}$	1,40	54,5
<i>Frailea pumila</i>	0	71,2	100	$\frac{4,19 \pm 0,17}{3,05 - 5,58}$	0,98	23,4
<i>Frailea grahliana</i>	0	42,7	100	$\frac{1,77 \pm 0,13}{0,82 - 2,46}$	0,67	37,9
<i>Frailea schilinzkyana</i>	0	56,3	100	$\frac{0,52 \pm 0,11}{0,25 - 1,13}$	0,27	51,9
<i>Frailea gracillima</i>	0	87,7	97,9	$\frac{1,77 \pm 0,20}{0,46 - 4,02}$	1,15	64,9

Примечание: s_x — среднее квадратическое отклонение; C_v — коэффициент вариации.

тем больший их процент переходит в генеративную стадию развития в соответствующем сезоне.

Вычисление коэффициента вариации при определении средних размеров исследуемых видов выявило ее высокую степень у растений, переходящих в генеративную стадию развития. С увеличением возраста растений коэффициент вариации у большинства видов уменьшался в несколько раз, что, возможно, связано с приближением средних размеров этих растений к максимальным (известным в природе и культуре).

Все полученные данные были достоверными.

В 2007–2010 гг. проведен ряд наблюдений за фенологией цветения представителей рода

Frailea. Изучали: длительность сезона цветения и плодоношения, ее соотношение с длительностью сезона вегетации в годовом цикле развития растений, зависимость продолжительности сезона цветения от возраста и морфометрических характеристик исследуемых видов. Фиксирование сроков начала бутонизации и сроков вызревания последних плодов на протяжении нескольких лет наблюдений над разновозрастными группами видов позволило установить, что наибольшая разница между продолжительностью сезонов цветения и плодоношения 1, 2, 3-го годов цветения отмечена у *F. cataphracta* и *F. castanea*, наименьшая — у *F. colombiana* и *F. pumila* (табл. 3).

Характерной особенностью большинства видов фрайлей в первый год цветения

является большая доля сброшенных (не-вызревших) плодов. В этом случае длительность сезона цветения и плодоношения у растений, формирующих в первый год цветения 1–2 бутона, сокращается в среднем до 40 дней. Наибольшее количество сброшенных плодов за весь период наблюдений зарегистрировано у *F. cataphracta*, *F. castanea*, *F. mammifera* и *F. gracillima*.

Применение методов корреляционного анализа позволило выявить определенную зависимость между морфометрическими характеристиками растений и длительностью сезона цветения и плодоношения у изучаемых видов. Наиболее сильная положительная корреляция между указанными параметрами отмечена у растений 1-го года цветения. На протяжении 1–2-го года цветения величина корреляции постепенно уменьшается до практически полного отсутствия корреляционной зависимости у некоторых видов фрайлей к 3-му году.

Примечательно, что у всех видов фрайлей 1-го года цветения время начала бутонизации определяется в основном их мор-

Таблица 2. Корреляция между морфологическими и фенологическими параметрами представителей рода *Frailea*

Вид	Размер растений / Доля растений, вступивших в генеративную стадию развития (r_{bs})	Размер растений / Длительность сезона цветения и плодоношения (r_{xy})		
		1-й год цветения	2-й год цветения	3-й год цветения
<i>Frailea cataphracta</i>	0,272	0,815	0,280	0,168
<i>Frailea castanea</i>	0,920	0,680	0,699	0,071
<i>Frailea mammifera</i>	0,567	0,757	0,416	0,116
<i>Frailea angelesii</i>	0,412	0,530	0,268	0,260
<i>Frailea colombiana</i>	0,675	0,336	0,274	0,002
<i>Frailea pumila</i>	0,512	0,702	0,226	0,076
<i>Frailea grahliana</i>	0,675	0,808	0,525	0,109
<i>Frailea schilinzkyana</i>	0,534	0,608	0,789	—
<i>Frailea gracillima</i>	0,325	0,820	0,310	0,033

Примечание: r_{bs} — бисериальный коэффициент корреляции; r_{xy} — коэффициент корреляции Пирсона.

Таблица 3. Зависимость продолжительности сезона цветения и плодоношения от возраста и морфометрических характеристик представителей рода *Frailea*

Вид	Год цветения	Продолжительность сезона цветения и плодоношения, дни $\left(\frac{M \pm m_m}{\min - \max} \right)$	s_x	$C_v, \%$	Размер растений, см ³	
					$\left(\frac{M \pm m_m}{\min - \max} \right)$	$C_v, \%$
<i>Frailea cataphracta</i>	1-й	81 ± 2 40 – 120	12	15,4	$0,38 \pm 0,05$ 0,16 – 0,59	0,17 44,7
	2-й	193 ± 1 170 – 210	4	2,2	$2,04 \pm 0,09$ 1,68 – 2,41	0,28 13,7
	3-й	262 ± 3 210 – 320	10	3,7	$4,04 \pm 0,05$ 3,27 – 4,71	0,18 4,5
<i>Frailea castanea</i>	1-й	69 ± 3 40 – 120	16	22,4	$0,52 \pm 0,08$ 0,41 – 1,06	0,22 42,3
	2-й	176 ± 2 140 – 200	10	5,4	$1,53 \pm 0,06$ 1,06 – 2,03	0,11 7,2
	3-й	269 ± 2 200 – 320	7	2,4	$2,38 \pm 0,07$ 2,03 – 2,83	0,31 13,0

Закінчення табл. 3

Вид	Год цветения	Продолжительность сезона цветения и плодоношения, дни $\left(\frac{M \pm m_m}{\min - \max} \right)$	s _x	C _v , %	Размер растений, см ³		
					$\left(\frac{M \pm m_m}{\min - \max} \right)$	s _x	C _v , %
Frailea mammifera	1-й	<u>90±6</u> 40 – 130	18	20,4	<u>1,77±0,21</u> 0,83 – 2,28	0,53	29,9
	2-й	<u>142±2</u> 80 – 180	15	10,8	<u>3,49±0,25</u> 1,77 – 8,18	1,84	52,7
	3-й	<u>205±1</u> 190 – 220	3	1,2	<u>7,72±1,00</u> 4,19 – 16,50	3,90	50,5
Frailea angelesii	1-й	<u>69±2</u> 40 – 90	8	12,2	<u>1,02±0,13</u> 0,47 – 1,68	0,51	50,0
	2-й	<u>170±1</u> 150 – 180	3	1,9	<u>3,00±0,13</u> 1,59 – 3,63	0,62	20,7
	3-й	<u>196±1</u> 170 – 210	5	2,3	<u>3,64±0,10</u> 2,83 – 4,24	0,41	11,3
Frailea colombiana	1-й	<u>87±2</u> 40 – 110	12	13,8	<u>2,57±0,19</u> 0,70 – 5,58	1,40	54,5
	2-й	<u>127±4</u> 90 – 150	10	7,9	<u>9,88±0,62</u> 5,58 – 14,14	3,24	32,8
	3-й	<u>148±4</u> 120 – 180	2	1,4	<u>14,08±0,68</u> 9,21 – 18,82	3,50	24,9
Frailea pumila	1-й	<u>64±2</u> 40 – 90	10	15,1	<u>4,19±0,17</u> 3,05 – 5,58	0,98	23,4
	2-й	<u>119±1</u> 80 – 150	6	4,7	<u>9,57±0,53</u> 5,58 – 14,14	3,82	39,9
	3-й	<u>148±2</u> 110 – 180	7	4,4	<u>14,59±0,88</u> 8,18 – 18,82	3,52	24,1
Frailea grahiana	1-й	<u>124±3</u> 80 – 150	18	14,3	<u>1,77±0,13</u> 0,82 – 2,46	0,67	37,9
	2-й	<u>190±1</u> 170 – 210	5	2,4	<u>3,21±0,08</u> 2,46 – 4,16	0,37	11,5
	3-й	<u>225±2</u> 170 – 250	8	3,6	<u>4,89±0,07</u> 4,16 – 5,73	0,35	7,2
Frailea schilinzkyana	1-й	<u>68±2</u> 50 – 80	6	8,6	<u>0,52±0,11</u> 0,25 – 1,13	0,27	51,9
	2-й	<u>154±3</u> 130 – 180	11	7,1	<u>2,14±0,23</u> 1,13 – 3,27	0,90	42,1
	3-й	—	—	—	—	—	—
Frailea gracillima	1-й	<u>103±5</u> 40 – 190	31	71,7	<u>1,77±0,20</u> 0,46 – 4,02	1,15	64,9
	2-й	<u>188±1</u> 170 – 200	4	2,1	<u>3,93±0,35</u> 1,05 – 8,38	2,46	62,6
	3-й	<u>206±2</u> 170 – 240	6	2,9	<u>10,48±0,39</u> 8,38 – 12,57	1,62	15,5

фометрическими показателями, то есть достижением размеров, оптимальных для начала цветения. Это может произойти как в начале, так и в течение всего сезона цветения, по продолжительности характерно для растений 2–3-го годов цветения.

Изучение соотношения в годовом цикле развития длительности сезона вегетации и цветения у растений 3–4-го года цветения показало, что наибольшая разница характерна для *F. colombiana* и *F. pumila*. Бутонизация у этих видов начинается через 1,0–1,5 мес после начала вегетации и заканчивается за 1–2 мес до окончания вегетации. У *F. cataphracta*, *F. castanea* и *F. grahliana* длительность сезона вегетации и сезона цветения и плодоношения практически одинакова.

Выводы

1. Изучение фенологии цветения, некоторых периодов онтогенеза и морфометрических характеристик разновозрастных групп представителей рода *Frailea* показало, что существует сильная вариабельность относительно срока перехода растений в генеративную стадию развития, длительности сезонов цветения и плодоношения в годовом цикле развития в зависимости от вида.

2. Установлена зависимость срока начала генеративного периода и длительности сезона цветения от возрастных и морфометрических характеристик исследуемых видов. Для каждого вида определены средние размеры стебля, оптимальные для перехода в генеративную стадию развития.

1. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 415 с.

2. *Методика* фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. — М.: Би., 1975. — 28 с.

3. *Рекомендации* по изучению онтогенеза интродуцированных растений в ботанических садах СССР. — К.: Би., 1990. — 184 с.

4. *Bustamante E., Burquez A.* Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the

organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) // *Ann. Bot.* — 2008. — **102**, N 6. — P. 1019–1030.

5. *McIntosh M.E.* Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae) // *Plant Ecol.* — 2002. — **159**. — P. 1–13.

6. *McIntosh M.E.* Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae) // *Plant Ecol.* — 2002. — **162**. — P. 273–288.

7. *Metzing D., Kiesling R.* Notes on the diversity, biology, and taxonomy of *Frailea* (Cactaceae) // *Bradleya*. — 2006. — **24**. — P. 115–128.

8. *Petit S.* The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curacao // *Journal of Arid Environments*. — 2001. — **49**. — P. 521–531.

9. *Rathcke B.J., Lacey E.P.* Phenological patterns of terrestrial plants // *Annual Review of Ecology and Systematics*. — 1985. — **16**. — P. 179–214.

Рекомендовала к печати А.И. Жила

А.Ю. Непєїн

Національний ботанічний сад
ім. М.М. Гришка НАН України,
Україна, м. Київ

ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНОЇ ФЕНОЛОГІЇ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ FRAILEA BRITTON & ROSE (CACTACEAE JUSS.) В УМОВАХ КУЛЬТУРИ

Наведено результати досліджень впливу низки чинників на фенологію цвітіння та деякі етапи онтогенезу представників роду *Frailea* Britton & Rose (Cactaceae Juss.) в умовах захищеного ґрунту. Встановлено вплив вікових та морфометричних характеристик на срок настання генеративного періоду розвитку і тривалість сезону цвітіння.

А.Ю. Непєїн

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

REPRODUCTIVE PHENOLOGY FEATURES OF THE FRAILEA BRITTON & ROSE (CACTACEAE JUSS.) GENUS IN CULTIVATION

The results of observations of the several factors influenced on the flowering phenology and some ontogenesis stages of the genus *Frailea* Britton & Rose (Cactaceae Juss.) under glasshouse conditions are presented. The influence of age and morphometric characteristics of the generative period beginning and flowering duration season is determined.