

ГЕНЕРАТИВНЕ РОЗМНОЖЕННЯ *ADENIUM OBESUM* (FORSSK.) ROEM. & SCHULT. В УМОВАХ ІНТРОДУКЦІЇ

Досліджено фенологію та морфологічні особливості генеративних органів *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. в умовах інтродукції для виявлення чинників, як перешкоджають штучному перехресному запиленню та отриманню життєздатного насіння. Встановлено, що бутонізація у рослин триває майже 90 діб, цвітіння — 30–35 діб, достигання плодів — близько 110–120 діб. Цвітіння однієї квітки триває 5 діб, але запилення можливе лише в перші дві доби, оскільки потім порушується зв'язок між стовпчиком квітки і плодолистками. Висока фертильність пилку спостерігається протягом 3–4 діб цвітіння. При штучному запиленні зрілі плоди містять у середньому (80 ± 30) насінин. Схожість свіжозібраного насіння становить 96 %. Запропоновано послідовність дій при штучному запиленні квіток *A. obesum*.

Ключові слова: *Adenium obesum*, етапи цвітіння, штучне запилення, інтродукція, фертильність пилку, плодоношення.

Рослини роду *Adenium* Roem. & Schult. до початку 1980-х років були невідомі в ботанічних садах та серед аматорів в Європі. Яскраві квітки і відносно нескладна агротехніка швидко зробили їх популярними декоративними рослинами. Цьому сприяла також активність квіткарів Південно-Східної Азії, які постачають на комерційні ринки багато сортів аденіумів з різним кольором та розміром квіток і незвичайними формами стебел [10, 11]. В Україні представники цього роду є популярними декоративними рослинами, але вітчизняний насінневий матеріал отримують в обмеженій кількості [4].

Мета роботи — дослідити особливості цвітіння та утворення плодів *A. obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. в умовах оранжерей, етапи цвітіння квітки, проаналізувати стан генеративних органів у процесі цвітіння та виявити чинники, які запобігають запиленню.

Матеріал та методи

Дослідження проведені на базі колекції сукулентних рослин Ботанічного саду імені акад. О.В. Фоміна. У саду рослини *Adenium obesum*

вирощують з 1994 р. Нині в колекції нараховується понад 10 дорослих рослин, які щорічно цвітуть, але плодоносять нерегулярно.

Фенологічні спостереження, дослідження генеративних органів та фертильності пилку проводили за загальноприйнятими методиками [1, 2, 6, 8].

Результати та обговорення

Рід *Adenium* належить до родини *Arosynaceae* і є представником сукулентної флори Південно-Східної і Південної Африки, Аравійського півострова та о. Сокотра [4, 11]. За сучасними уявленнями, до складу роду входять п'ять видів з декількома різновидами [9]. Найбільш розповсюдженим видом є *Adenium obesum*. Це кущі або невисокі дерева (1–3 м, рідше — до 5 м заввишки). Рослинам роду притаманне формування каудексу за рахунок сильного потовщення та розростання гіпокотилу, який у вікових рослин може досягати 2 м у висоту та 1 м у діаметрі [3, 5, 10]. Листки обернено-яйцеподібної форми, 5–15 см завдовжки, розташовані на верхівках соковитих пагонів [3, 4].

Квітки *A. obesum* двостатеві, актиноморфні, близько ($7,3 \pm 0,4$) см завдовжки та ($7,6 \pm 0,5$) см у діаметрі, зібрані в щиткоподібні цимоїдні

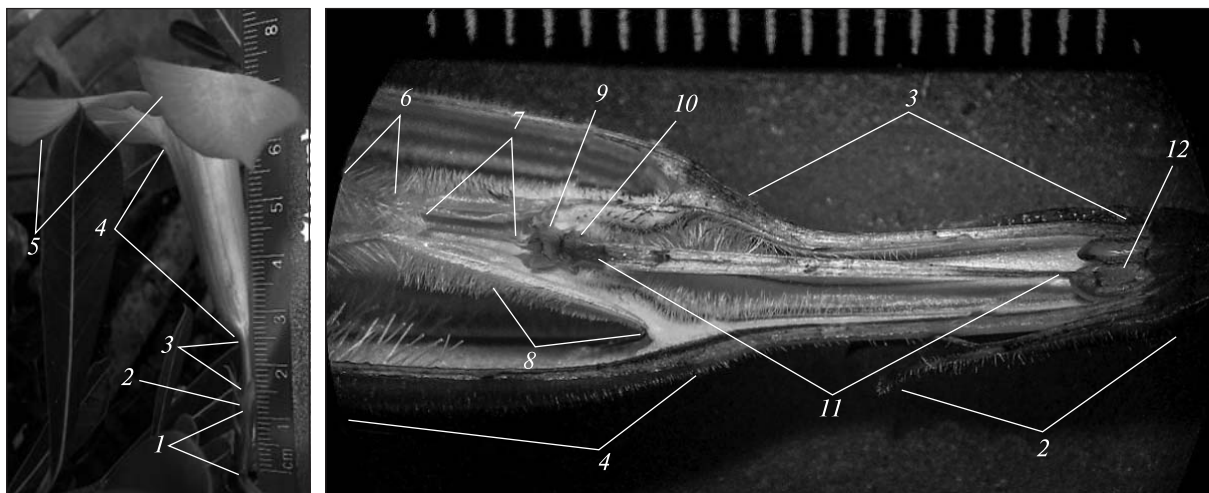


Рис. 1. Морфологічна будова квітки *Adenium obesum*: 1 — квітконіжка; 2 — чашечка з чашолистиками; 3 — квіткова трубка; 4 — лійка з пелюсток; 5 — відгін пелюстки; 6 — хвостові придатки тичинок; 7 — пиляки; 8 — списоподібні вирости тичинок; 9 — верхня частина приймочки; 10 — активна частина приймочки; 11 — стовпчик; 12 — плодolistики

Fig. 1. Morphological structure of *Adenium obesum* flower: 1 — pedicel; 2 — cup with sepal; 3 — flower tube; 4 — funnel with petals; 5 — limb of petal; 6 — caudal appendages of stamens; 7 — anthers; 8 — spear-like outgrowths of the stamens; 9 — upper part of stigmas; 10 — active part of stigmas; 11 — style; 12 — carpels

супвіття. Квітконіжка коротка — близько 1 см завдовжки. Чашечка розсічена майже до самої основи, чашолистки до 6 мм завдовжки. Оцвітина лійкоподібна з довгою квітковою трубкою, яка складається з п'яти зрослих між собою пелюсток, довжина відгину яких становить 2—5 см. Колір квіток залежно від різ-

новиду і форми — від білого до темно-червоного [8, 11]. Внутрішній бік оцвітини волосистий. У місці розширення квіткової трубки прикріплені тичинки з коротшими тичинковими нитками та пиляками, які щільно прилягають один до одного і формують склепіння над головою приймочки. Зв'язники видозмі-

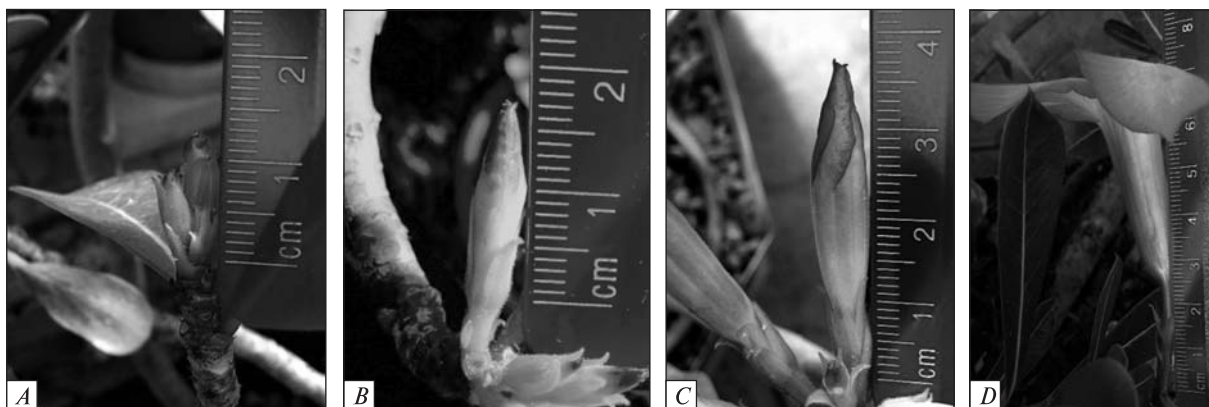


Рис. 2. Стадії розвитку квітки *Adenium obesum*. Дати спостережень: А — 17.04.15; В — 23.04.15; С — 02.05.15; D — 08.05.15

Fig. 2. Stages development of *Adenium obesum* flower. Dates of observations: A — 17.04.15; B — 23.04.15; C — 02.05.15; D — 08.05.15

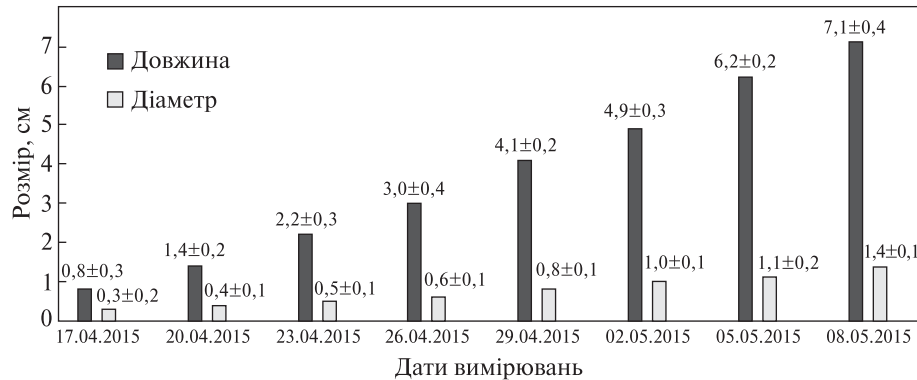


Рис. 3. Динаміка розвитку квітки *Adenium obesum*

Fig. 3. The dynamics of *Adenium obesum* flower development

нені в довгі хвостоподібні придатки близько 4 см завдовжки, які тягнуться вздовж квіткової трубки та густо вкриті волосками. Зовнішні гнізда пиляків видозмінені в списоподібні вирости, спрямовані донизу, котрі частково перекривають проміжки між тичинковими нитками [7, 8, 11]. Гінецей ценокарпний, складається з двох зрослих в основі плодолистиків, стилодії, зростаючись, формують досить довгий стовпчик (1,0—1,5 см завдовжки), який закінчується потовщеною видозміненою приймочкою. Верхня частина приймочки не приймає пилок, вона вкрита клейкою речовиною і розташована безпосередньо під склепінням з пиляків. Нижче розташоване кільцеподібне розширення, під яким знаходиться частина приймочки, котра приймає пилок. Активна частина приймочки розташована майже навпроти проміжків між пилковими нитками, що свідчить про ентомофільну спеціалізацію квітки [7, 8] (рис. 1).

Фенологічні спостереження. Початок бутонізації досліджуваних рослин починається в третій декаді лютого при довжині світлового дня близько 11 год, температурі в оранжерейних умовах +15—22 °С та освітленні від 600 до 3200 лк залежно від погодних умов. Розвиток бутонів починається в кінці другої декади квітня. В цей час тривалість світлового дня становить близько 14 год, середня температура в умовах оранжерей — близько +25 °С з добовими перепадами від +5 до +10 °С. Інтенсив-

ність освітлення — від 3400 до 13000 лк залежно від погодних умов. Бутони з'являються на верхівках пагонів до появи листків. Тривалість розвитку окремого бутона — 20—22 доби. Суцвіття можуть складатися з 2—3, 5—7 або 12—28 квіток. Перші квітки розкриваються на рослинах у першій декаді травня, масове цвітіння відбувається з третьої декади травня до другої декади липня. Кінець цвітіння — в кінці третьої декади серпня.

Ріст окремих частин квіток *A. obesum* відбувався в різні періоди їх розвитку. Квітконіжки починали активний ріст на 5-6-ту добу розвитку. Він тривав до розкриття квіток. Їх середній приріст становив (0,2 ± 0,1) см за кожні три дні. Чашолистки активно розвивались протягом перших 10 днів із середнім приростом у довжину (0,15 ± 0,05) см, потім їх ріст припинявся. Для віночка квітки характерний постійний приріст протягом усього періоду розвитку. В середньому за перші 12 днів їх приріст становив (0,6 ± 0,1) см у довжину та (0,2 ± 0,1) см у діаметрі за кожні 3 дні, але у наступні 9 днів він був інтенсивнішим і становив у середньому (1,2 ± 0,1) см у довжину та (0,3 ± 0,1) см у діаметрі за кожні 3 дні (рис. 2).

Ріст у довжину квітки має експоненціальний характер. Максимальний приріст припадає на кінцевий етап розвитку. Приріст діаметру квіткової трубки має лінійний характер. Діаметр поступово збільшується протягом усього періоду розвитку (рис. 3).



Рис. 4. Поздовжній розріз квітки *Adenium obesum* на різних етапах розвитку: *A* — перший день; *B* — другий день; *C* — третій день; 1 — закриті пиляки; 2 — відкриті пиляки з пилком; 3 — утворення перетяжки; 4 — відділення стовпчика від плодолистиків

Fig. 4. Longitudinal section of *Adenium obesum* flower at different stages of development: *A* — the first day; *B* — the second day; *C* — the third day; 1 — closed anthers; 2 — open anthers with pollen; 3 — the constriction formation; 4 — separation style from carpels

Етапи цвітіння квітки. Нами встановлено, що тривалість періоду від розкриття до в'янення квіток *A. obesum* в умовах оранжереї за середньої добової температури +25 °С, становить 5 днів. У цей період виявлено низку морфологічних змін квітки. На першу добу цвітіння квітки мають закриті пиляки. На другу добу цвітіння пилок висипається на верхню частину приймочки і просочується клейким секретом для кращої адгезії пилку до ротового апарату запилювачів. На цьому етапі спостерігається утворення перетяжки в зоні з'єднання стилодіїв зав'язі зі стовпчиком маточки. На третю добу цвітіння перетяжка призводить до відділення стовпчика від плодолистиків, але квітка залишається розкритою ще впродовж двох діб (рис. 4).

Дослідження життєздатності пилку показало, що його висока фертильність спостерігається протягом трьох діб цвітіння квітки. Внутрішній об'єм пилкових зерен щільно прилягає до інтини. Починаючи з четвертої доби, фертильність пилку знижується. Якщо у 1-шу — 3-тю добу фертильність пилку стано-

вить близько 98 %, то на 4-ту — лише 65 %. Спостерігається деградація вмісту пилкових зерен і його відставання від внутрішньої оболонки пилкового зерна (рис. 5).

Ріст та розвиток плодів. Процес розвитку і дозрівання плодів тривав протягом 4 міс. Приріст у довжину плодів мав експоненційний характер, а приріст діаметра був поступовим і мав лінійний характер.

Плоди досягли максимальної величини, (17,5 ± 6,0) см завдовжки та (1,7 ± 0,2) см у діаметрі) через 58—62 доби. Далі відбувався процес дозрівання, який тривав ще протягом 52—58 діб. Під час дозрівання максимальний діаметр плодів збільшився у середньому до (2,7 ± 0,3) см. Зрілі плоди розтріскуються по дорзальних швах. Плід містив у середньому (80 ± 30) насінин з біполярно розташованими летючками. Посів свіжозібраного насіння показав, що його схожість становить близько 96%.

Отже, при запиленні квіток *Adenium obesum* нами запропоновано таку послідовність дій:

1. Відбирати одно- або дводенні квітки. Для поліпшення доступу до статевих органів квітки провести частковий зріз квіткової трубки.

2. Забір пилку проводити тонким предметом із затупленим кінчиком і наносити на активну зону приймочки квітки іншої рослини, уникаючи потрапляння клейкої речовини з верхньої її частини.

3. Після проведення процедури запилення квітки бажано накрити захисними чохлами. Протягом наступних трьох днів спостерігається відмирання та опадання оцвітини та оголення плодолистиків.

Установлено, що бутони у *A. obesum* закладаються у лютому, коли довжина світлового дня в помірних широтах починає наближатися до 11 год, але активний ріст бутонів починається лише в кінці другої декади квітня, коли температура в оранжерейі досягає 25—30 °С, а довжина світлового дня збільшується з 14 до 16 год, тобто температурний чинник та довжина дня відіграють провідну роль в активації генеративного розмноження у досліджуваного виду. Квітки відкриті впродовж 5 діб, але, як показали спостереження, запилення можна провести лише в перші дві доби після розкриття квітки. На третю добу порушується зв'язок між стовпчиком і зав'яззю, тому запилення не може відбутися, хоча пилки довше зберігає високу фертильність. G.D. Rowley відзначив, що цвітіння *Adenium* у природних умовах відбувається впродовж 2-3 діб, а за м'якої погоди триває до 5 діб [10, 11]. Це пояснює, чому перехресне запилення квіток цих рослин може відбутися лише в першу або на другу добу.

У природних умовах довжина плодів *A. obesum* становить від 8 до 18 см, а діаметр — від 8 до 12 мм [10, 11]. При штучному перехресному запиленні плоди мають більшу довжину (від 11,5 до 23,5 см) та діаметр (від 15 до 19 мм). Можна припустити, що кількість насіння при штучному запиленні перевищує таку в природних умовах. Плоди дозрівають майже 4 міс. У плоді міститься від 50 до 110 насінин, які характеризуються високою життєздатністю (до 96 %).

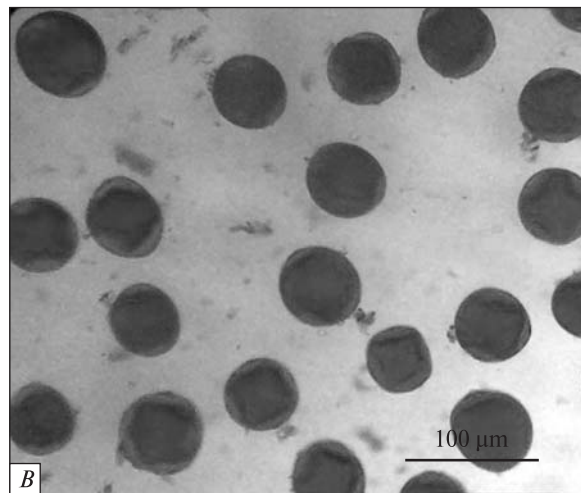
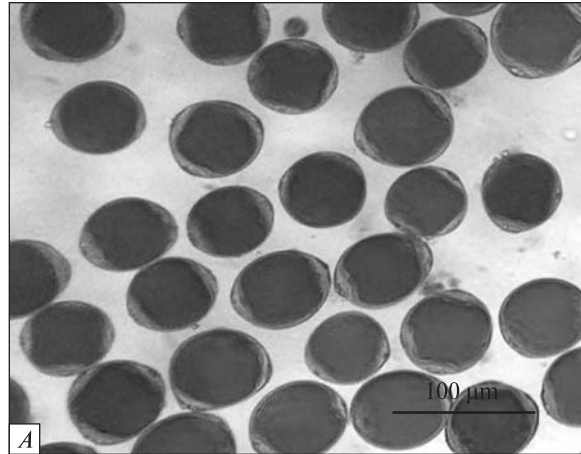


Рис. 5. Пилкові зерна *Adenium obesum* на різних стадіях життя квітки: А — третя доба; В — п'ята доба

Fig. 5. The pollen grains of *Adenium obesum* flower at the different stages of life: А — the third day; В — the fifth day

Тривалість періоду від початку активної бутонізації до розкриття плодів становить у середньому близько 170 діб.

Висновки

При спостереженні за цвітінням і плодоношенням *Adenium obesum* в умовах інтродукції виявлено, що бутонізація рослин починається в другій половині лютого, але початок активного розвитку бутонів припадає на кінець другої декади квітня при підвищеній температурі (понад +25 °С) та достатньому освітленні (максимум — 13 000 лк). Квітки розкриті

впродовж 5 дб, але, як встановлено нами, запилення окремої квітки може відбутися лише в перші дві доби після її розкриття через відділення стовпчика маточки від плодолистиків. Висока фертильність пилку спостерігається протягом 3-4 днів цвітіння. Розвиток плодів відбувається впродовж майже 4 міс (110—120 дб). Зрілі плоди мають більші розміри порівняно з плодами рослин у природних місцезростаннях.

1. *Алехин В.В.* Методика изучения растительности и флоры. / В.В. Алехин. — 2-е изд. — М.: Изд-во АН СССР, 1938. — 474 с.
2. *Бондарцев А.С.* Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях) / А.С. Бондарцев. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — 28 с.
3. *Гайдаржи М.М.* Класифікація життєвих форм сукулентних рослин / М.М. Гайдаржи // Вісн. Київ. ун-ту. Сер. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — 2009. — Вип. 18. — С. 10—14.
4. *Гайдаржи М.М.* Сукулентні рослини (анатомо-морфологічні особливості, поширення й використання): Навчальний посібник / М.М. Гайдаржи, В.В. Нікітіна, К.М. Баглай. — К.: Київський університет, 2011. — 176 с.
5. *Каудексні* сукулентні рослини в колекції Ботанічного саду / М. Гайдаржи, В. Нікітіна, К. Баглай, С. Калашник // Вісн. Київ. ун-ту імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — 2015. — Вип. 33. — С. 11—14.
6. *Паушева З.П.* Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
7. *Тахтаджян А.Л.* Жизнь растений / А.Л. Тахтаджян, А.А. Федоров; / под ред. А.Л. Тахтаджяна. — М.: Просвещение, 1981. — Т. 5 (2). — С. 359—362.
8. *Федоров А.А.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок / А.А. Федоров, З.Т. Артюшенко. — Л.: Наука, 1975. — 352 с.
9. *Endress M.E.* An updated classification for *Apocynaceae* / M.E. Endress, S. Liede-Schumann, U. Meve // Phytotaxa. — 2014. — Vol. 159, N 3. — P. 175—194. DOI: 10.11646/phytotaxa.159.3.2
10. *Rowley G.* Caudiciform and pachycaul succulents / G. Rowley. — Strawberry Press, 1987. — 282 p.
11. *Rowley G.* *Pachypodium & Adenium* / G. Rowley // Cactus File. — 1999. — N 5. — P. 1—79.

REFERENCES

1. *Alehin, V.V.* (1938), Metodika izuchenija rastitelnosti i flory [Methods of study of vegetation and flora. 2nd ed.]. 2-e izd. Moskva, izd-vo AN SSSR, 474 p.
2. *Bondartsev, A.S.* (1954), Shkala cvetov (posobie dlja biologov pri nauchnyh i nauchno-prikladnyh issledovanijah) [Color scale (guide for biologists at the scientific and applied research)]. Moskva, Leningrad, izd-vo AN SSSR, 28 p.
3. *Gaidarzhy, M.M.* (2009), Klyasyfikacija zhyttjyevyh form sukulentnyh roslyn [The classification of life forms of succulent plants]. Visn. Kyiv. Un-tu. imeni Tarasa Shevchenka. Ser.: Introdukcija ta zberezhennja roslyn-nogo riznomanittja [Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Introduction and conservation of plant diversity], N 18, pp. 10—14.
4. *Gaidarzhy, M.M., Nikitina, V.V. and Baglay, K.M.* (2011), Sukulentni roslyny (anatomy-morfologichni osoblyvosti, poshyrennja j vykorystannja): navchalnyj posibnyk [Succulent plants (anatomical and morphological characteristics, distribution and use): Tutorial]. Kyiv, Kyivskij universytet, 176 p.
5. *Gaidarzhy, M., Nikitina, V., Baglay, K. and Kalashnyk, S.* (2015), Kaudeksni sukulentni roslyny v kolekcii Botanicnogo sadu [Caudex succulent plants in the Botanical garden collection]. Visn. Kyiv. un-tu imeni Tarasa Shevchenka. Introdukcija ta zberezhennja roslyn-nogo riznomanittja [Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Introduction and conservation of plant diversity], N 33, pp. 11—14.
6. *Pausheva, Z.P.* (1988), Praktykum po cytologyu rastenij [Practical work on cytology of plants]. Moskva, Agropromyzdat, 271 p.
7. *Tahtadzhjan, A.L. and Fedorov, A.A.* (1981), Zhizn rastenij [Life of plants]. Moskva, Prosveshhenie, vol. 5 (2), pp. 359—362.
8. *Fedorov, A.A. and Artjushenko, Z.T.* (1975), Atlas po opisatelnoj morfologii vysshih rastenij. Cvetok [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Flower]. Leningrad, Nauka, 352 p.
9. *Endress, M.E., Liede-Schumann, S. and Meve, U.* (2014), An updated classification for Apocynaceae. Phytotaxa, vol. 159, N 3, pp. 175—194. DOI: 10.11646/phytotaxa.159.3.2
10. *Rowley, G.* (1987), Caudiciform and pachycaul succulents. Strawberry Press, 282 p.
11. *Rowley, G.* (1999), *Pachypodium & Adenium*. Cactus File, N 5, pp. 1—79.

Рекомендувала до друку Л.І. Буюн
Надійшла до редакції 20.05.2016 р.

Я.В. Авекин, М.М. Гайдаржи

Киевский национальный университет
имени Тараса Шевченко, ННЦ «Институт биологии»,
Ботанический сад имени акад. А.В. Фомина,
Украина, г. Киев

ГЕНЕРАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ
ADENIUM OBESUM (FORSSK.) ROEM. & SCHULT.
В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

Исследованы фенология и морфологические особенности генеративных органов *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. в условиях интродукции для выявления факторов, препятствующих искусственному перекрестному опылению и получению жизнеспособного семян. Установлено, что бутонизация у растений длится почти 90 сут, цветение — 30—35 сут, созревание плодов — около 110—120 сут. Цветение одного цветка длится 5 сут, но опыление возможно только в первые двое суток, так как в дальнейшем нарушается связь между столбиком цветка и плодолистиками. Высокая фертильность пыльцы наблюдается в течение 3-4 сут цветения. При искусственном опылении зрелые плоды содержат в среднем (80 ± 30) семян. Всхожесть свежесобранных семян составляет 96 %. Предложена последовательность действий при искусственном опылении цветков *A. obesum*.

Ключевые слова: *Adenium obesum*, этапы цветения, искусственное опыление, интродукция, фертильность пыльцы, плодоношение.

Ya.V. Aviekin, M.M. Gaidarzhy

Taras Shevchenko National University of Kyiv,
NSC “Institute of Biology”,
Academician O.V. Fomin Botanical Garden,
Ukraine, Kyiv

GENERATIVE REPRODUCTION
OF *ADENIUM OBESUM* (FORSSK.) ROEM. & SCHULT.
UNDER CONDITIONS OF INTRODUCTION

There have been studied the phenology and morphological features of the generative organs of *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. under the introduction conditions to identify the factors which hamper the artificial cross-pollination and production of viable seeds. It has been found that the budding of plants lasts nearly 90 days, flowering — 30—35 days, fruit ripening — 110—120 days. The flowering of one flower lasts for 5 days, but the pollination is possible only in the first two days, because the link between a flower style and carpels is broken further. Moreover, the high pollen fertility is observed within 3-4 days of blooming. At artificial pollination, mature fruits produce (80 ± 30) seeds. The germination of freshly harvested seeds is 96 %. The procedures at artificial pollination of flowers of *A. obesum* have been proposed.

Key words: *Adenium obesum*, stages of flowering, artificial pollination, introduction, pollen fertility, fruiting.