

Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». Вып. 10, 2008

УДК 581.145.1: 582.772.2

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ ДВУДОМНОГО ДЕРЕВА НА ПРИМЕРЕ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (*ACER NEGUNDO* L.)

Л.Г. Путиванова

Московский педагогический государственный университет

*Изучены сроки и длительность цветения соцветий и целых деревьев у мужских и женских экземпляров *A. negundo* в разных экологических условиях г. Москвы. Установлена асинхронность цветения соцветий и отдельных экземпляров у мужских и женских форм. Отмечено влияние условий освещения, температурного фактора, биоморфа и возраст растений на сроки и длительность цветения.*

Ключевые слова: двудомность, цветение, соцветие, крона, популяция.

Род *Acer* L. относится к порядку сапиндовых – Sapindales Lindl. секции *Negundo* (Ludw.) C.Koch., семейству кленовых – Aceraceae Lindl [1 – 7]. *Acer negundo* – анемофильное двудомное дерево или кустарник, интродуцент (родина – Северная Америка). На территории бывшего СССР интродуцирован в Европейской части (от Черного моря до Архангельска), на Кавказе, в Средней Азии [3; 8]. Полностью акклиматизировался в Москве [9; 10] и Московской области [11]. Во многих регионах Российской Федерации клен ясенелистный энергично размножается семенами и проявляет себя как нежелательный интродуцент, засоряющий городские древесные насаждения и природные лесные массивы. Этот ветроопыляемый вид клена цветет ранней весной, когда большинство других деревьев еще не развернули листья. Пыльца клена ясенелистного – сильный аллерген [16], ветер разносит ее на большие расстояния, а ее присутствие в воздухе вызывает поллинозы. С учетом изложенного очевидно, что изучение биологии цветения и плодоношения этого вида важно для лесного хозяйства.

Хотя изучению *A. negundo* в отечественной литературе уделено довольно много внимания [6, 12 – 15 и др.], биология его цветения и количественные соотношения мужских и женских экземпляров в популяции исследованы пока недостаточно. Между тем эти вопросы интересны как в теоретическом аспекте – при решении проблемы возникновения двудомности у деревьев, так и с практической точки зрения – важно знать сроки и длительность его цветения при лечении поллинозов.

Задачи работы:

- 1) установить сроки и длительность цветения соцветий и целых деревьев у мужских и женских экземпляров *A. negundo* в разных экологических условиях города;
- 2) выявить соотношения разнополых деревьев в городских популяциях.

Исследования проводили в городских насаждениях и лесопарках г. Москвы с апреля по май в 2001 – 2005 гг.

Методика. Для установления сроков цветения и влияния на них условий внешней среды были выбраны по 7 мужских и женских модельных деревьев в южном (Тропарево-Никулинский лесопарк и пр-кт Вернадского) и северном (лесной массив Лосино острова и Главный Ботанический сад) округах г. Москвы (всего 28 экземпляров). Северный и южный округа г. Москвы удалены друг от друга примерно на 100 км и потому отличаются метеопказателями. Модельные деревья имели возраст 12 – 14 лет и высоту 7 – 8 м. Они произрастали в разных условиях освещения: затененных (в лесопарках), хорошо и равномерно освещенных (одиночные деревья), при боковом освещении (на опушках). Модельные деревья выделяли после появления первых бутонов и отмечали на них этикетками по 5 – 10 годичных побегов, которые располагались в верхних, средних и нижних частях крон. Весь этап цветения у мужских и женских

растений мы подразделяли на фазы цветения соцветий, отдельных деревьев и их популяций.

На этикетированных побегах изучали фазы цветения отдельных цветков и соцветий, кроме того, оценивали фенологические состояния модельных деревьев в целом и фенологические спектры их популяций. Для обозначения фенологических фаз использовали общепринятые обозначения [17]. У цветков различали фазы: 1) бутонизации; 2) начала цветения (появление тычинок у мужских цветков и рылец – у женских); 3) массового цветения – рассеивания пыльцы (мужских цветков) и опыления и оплодотворения (женских); 4) отцветания – увядания (мужских цветков) и созревания плодов (женских). Наблюдения за соцветиями начинали с момента распускания первого цветка и продолжали около трех недель с интервалами в 2 дня до завязывания плодов. Фазы цветения соцветий устанавливали по соотношению (в %) фенологических фаз составляющих их цветков: 1) начало цветения (около 75 % цветков в фазе бутонизации и до 25 % - в фазе начала цветения); 2) массовое цветение (более 50 % зрелых цветков, т.е. в фазах рассеивания пыльцы и опыления); 3) отцветание (до 75 % цветков в фазах увядания [мужские цветки] и начала формирования плодов [женские] и 25 % зрелых цветков). Фенологическое состояние деревьев оценивали визуально по процентному соотношению соцветий в разных фазах. За начало цветения деревьев мы принимали ситуацию, когда до 25 % соцветий в кроне находилось в фазах начала и массового цветения; за массовое цветение – более 50 % соцветий в фазе массового цветения; за отцветание – около 75 % соцветий в фазе отцветания и до 25 % – массового цветения. Фенофазы популяций определяли по соотношению деревьев в разных фазах (в таких же количественных пропорциях, установленных нами для соцветий и деревьев).

Таким образом, наблюдения за процессами цветения, опыления и завязывания плодов проводились с учетом их взаимосвязей на органном (цветки, соцветия), организменном (деревья) и популяционном уровнях.

В ходе исследования было просмотрено 3000 мужских и женских цветков, изучено 360 экземпляров клена ясенелистного.

Результаты и их обсуждение. Мужские экземпляры. Отмечено, что первыми (табл. 1) в середине – конце апреля зацветают мужские деревья, еще до распускания листьев, через 5 – 11 дней – женские.

Таблица 1

Динамика цветения мужских и женских экземпляров *Acer negundo* в г. Москве в период с 2002 по 2005 гг.

Половая форма экземпляра	Фазы цветения	Годы			
		2002	2003	2004	2005
Мужская	1	16-18.IV (3/ 7)	17-19.IV (3/ 7)	17-18.IV (2/ 13)	17-19.IV (2/ 8-10)
	2	22-24.IV (3/ 3)	23-25.IV (3/ 3)	29-30.IV (2/ 4-5)	24-28.IV (5/ 5-7)
	3	24-26.IV (3)	25-27.IV (3)	2-4.V (3)	30-2.V (3)
Продолжительность цветения (дни)		9	9	16-17	14
Женская	1	22-23.IV (2/ 3-4)	22-23.IV (2/ 4-5)	28-29.IV (2/ 5-7)	27-29.IV (3/ 4-5)
	2	24-26.IV (3/ 3)	25-27.IV (3/ 3)	2-3.V (2/ 2-3)	30-3.V (4/ 3-4)
	3	26-28.IV (3)	27-29.IV (3)	3-5.V (3)	3-5.V (3)
Продолжительность цветения (дни)		5-6	6-7	6-7	7-9

Примечание. Числитель указывает на продолжительность цветения; знаменатель – на разницу между наступлением фаз, в днях.

У мужских экземпляров *Acer negundo* цветки всегда собраны в соцветия-комплексы. В начале цветения соцветий, т.е. в первую фазу, вследствие роста почечных чешуй вытягиваются цветоножки и тычиночные нити (на этой стадии цветоножки прямые). Ко времени массового цветения (вторая фаза) цветоножки и тычиночные нити максимально вырастают в длину, до 7 см.

На второй-третьей фазах цветения цветоножки и тычиночные нити принимают изогнутое положение, т. е. повисают. Данное приспособление обеспечивает успех анемофильного опыления.

Иногда на 2-й фазе удлинение цветоножек и тычиночных нитей почти не выражено. Это было отмечено в двух случаях: 1) когда после нескольких холодных дней резко наступает жаркая солнечная погода и 2) когда на дереве в целом цветение заканчивается, но на отдельных его побегах сильно запаздывает и только начинается.

Период между началом и массовым цветением намного длиннее, чем между массовым цветением и отцветанием (табл. 1).

Первыми зацветают молодые небольшие экземпляры высотой 3 – 4 м – кустарниковые многоствольные с шаровидной кроной или немногоствольные, преимущественно с овальной или эллипсовидной кроной, с диаметром отдельных стволиков 5 – 6 см.

Как правило, среди кустарниковых кленов первыми зацветают растения на открытых, хорошо освещаемых (а потому прогреваемых) местах, вблизи автодорог, где рано сходит снег. Первое цветение кленов этого вида было отмечено в 2002 г. 16 апреля в юго-западном районе г. Москвы на проспекте Вернадского, а в северной части города (ул. Кибальчича) на 2 дня позже – 18 апреля.

Наблюдения за группой молодых кустарниковых растений высотой 1,5 – 3 м, растущих в 2 м от многоэтажных домов и дорог с небольшим движением (ул. Кибальчича), но в разных условиях освещения, показали, что экземпляры, находящиеся в полной тени от домов, зацветают (фаза 1) на один день позже экземпляров, находящихся на открытых прогреваемых местах (фаза 2). Затем в фазу цветения вступают более взрослые растения (с обратной яйцевидной или широкой шаровидной формой кроны). Массовое цветение приходится на последнюю неделю апреля. В это время цветет большинство всех мужских растений: одиночные и в группах, возле домов и в парках. Но некоторые особи, растущие в сырых пониженных местах и испытывающие сильное затенение (часто это невысокие кустарники до 1,5 м высотой) зацветают почти на месяц позже обычного – только 16 мая. Тогда же было обнаружено второе цветение в нижнем ярусе кроны на взрослом дереве 12 м высотой. Мужские соцветия появились на четырехлетнем участке первой скелетной ветви, т.е. из спящих почек.

Таким образом, разница географических мест произрастания и экологических условий, в которых живут отдельные экземпляры, влияет на сроки фенофаз.

Нами установлено, что цветение отдельных ветвей в разных ярусах кроны происходит почти одновременно без видимой разницы у деревьев или кустарников, растущих на открытых хорошо освещаемых местах. У растений, растущих в лесопарках или группами на бульварах и улицах, цветение начинается в тех частях крон, которые лучше освещены. Это может быть или отдельная часть кроны среднего яруса, или отдельные ветви в верхнем и даже нижнем ярусах крон. Так, например, у одного дерева на ул. Кибальчича 29 апреля 2004 г. разница между наступлением фенофаз соцветий в разных ярусах кроны колебалась всего до 8 часов. У других растений клена ясенелистного в условиях частичного затенения эта разница составляла 1 – 2 суток.

Подобная асинхронность цветения характерна и для годичных побегов. На их разных узлах (и даже на одном узле) могут находиться соцветия в разных фазах цветения. Так, на нижних первых узлах побегов соцветия могут быть в первой фазе; на вторых – одни соцветия в первой фазе, другие – во второй; на третьих – в третьей фазе.

Таким образом, картина цветения зависит как от внешних факторов (погодных условий и степени освещенности), так и от положения цветков и соцветий на побегах

и побеговых системах.

Цветение одного цветка (имеется в виду разгар цветения) в природе продолжается около 1 суток. В комнатных условиях цветение пылящего цветка длится в среднем 4 – 6 часов, непылящего – 8 – 12 часов; цветение мужских соцветий-комплексов (рис. 1) происходит очень бурно и занимает всего от 4 до 12 – 18 часов.

Женские экземпляры. К моменту созревания пыльников (на мужских растениях) распускаются женские цветки (на женских экземплярах).

У женских деревьев так же, как и у мужских, можно выделить 3 фазы цветения соцветия. В первую фазу (начало цветения) с раскрытием почечных чешуй появляются компактные соцветия с нежно-зелеными главной и боковыми осями. Затем происходит рост осей соцветия в длину – до 4 – 4,5 см; линейные рыльца цветков увеличиваются в размере в 2 раза, до 4 – 5 мм, но ещё скручены; соцветие более или менее компактно; главная и боковые оси соцветия бурого цвета. Это вторая фаза, или фаза массового цветения соцветий. Во время третьей фазы (отцветания) продолжается увеличение линейных размеров цветков и осей соцветий, оси соцветий располагаются более рыхло по отношению друг к другу; крылатки завязи бурого цвета. Главная особенность этой фазы – изменение направления лопастей рыльца: прежде скрученные рыльца выпрямляются и отходят друг от друга. На этой фазе происходит опыление, после чего рыльца засыхают – сжимаются и уменьшаются в размере. Хотя в сухом виде могут сохраняться около 1 – 1,5 месяца.

Первыми зацветают очень молодые экземпляры – 10 – 12 лет высотой 2 – 3 м на открытых, хорошо освещаемых местах. Затем в фазу цветения вступают более взрослые растения (с правильной обратнойцевидной формой кроны). Массовое цветение приходится на последнюю неделю апреля и первую неделю мая. По нашим наблюдениям, к моменту цветения мужских экземпляров (во второй фазе 2) у женских деревьев и кустарников появляются зеленые листья, т. е. женские экземпляры, в отличие от мужских, цветут во время распускания листьев.

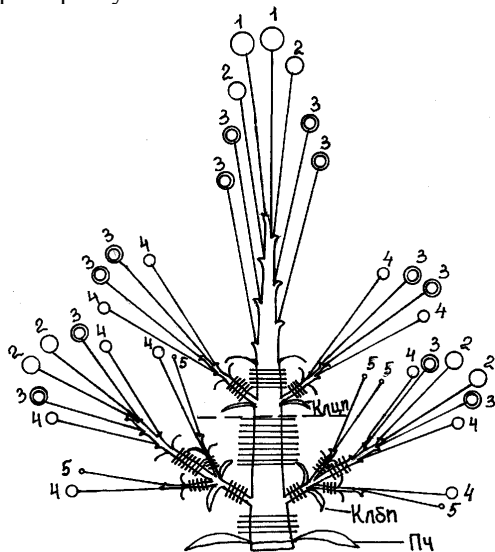


Рис. 1. Порядок распускания цветков в комплексах соцветий центральной генеративной почки мужского экземпляра *Acer negundo* (схема синфлоресценции):

Цифрами и стрелками указана последовательность распускания цветков. Пунктирная линия отделяет центральную генеративную почку от боковых генеративных почек; Клбц – кроющие листья боковой почки; Клцп – кроющие листья центральной почки; Пч – почечная чешуя;

⊙ – мужской цветок, распускаясь полностью; ⊙- – мужской цветок, распускаясь наполовину; ○- – бутон; — – брактея; ⊞ – укороченная часть оси соцветия

В разных ярусах кроны (и даже в пределах одного элементарного побега) последовательность зацветания женских цветков в соцветиях неодинакова. Так же, как и у мужских особей, мы отмечали на побегах женских деревьев соцветия в разных фенофазах. Разница между сроками наступления разных фаз женских соцветий в разных ярусах одного дерева может достигать нескольких суток. Обычно же она составляет 1 – 2 суток. Но в 2004 г. при продолжительных пониженных температурах (ночью +1+3°C, днем +10+12°C) этот период затянулся на 4 дня.

Способы распускания цветков в соцветиях женских особей клена ясенелистного разнообразны. Как видно из рис. 2, в одних соцветиях цветки раскрываются в акропетальной последовательности (рис. 2, а, б); в других – в базипетальной (рис. 2, в); в третьих – дивергентно (первыми распускаются средние цветки, затем одновременно в акро- и базипетальном порядке остальные) (рис. 2, г). Обычно, у большинства соцветий, первым распускается верхний цветок, затем – два нижних, а далее – все остальные в акропетальном порядке (рис. 2, д). Однако, наряду с существованием четких порядков распускания соцветий, встречаются и смешанные их типы (рис. 2, е, ж), в сущности соответствующие одному из способов – либо акропетальному, либо базипетальному порядку – с небольшими изменениями (варианты е, ж). Но возможно сочетание обычного способа с дивергентным (вариант з).

Интересно, что у женских экземпляров мы наблюдали открытые (рис. 2, а) и закрытые (рис. 2, б, з) соцветия. Большинство соцветий закрытые. Они бывают с хорошо выраженными (рис. 2, в, д, ж, з) и редуцированными верхушечными цветками (рис. 2, б, г, е).

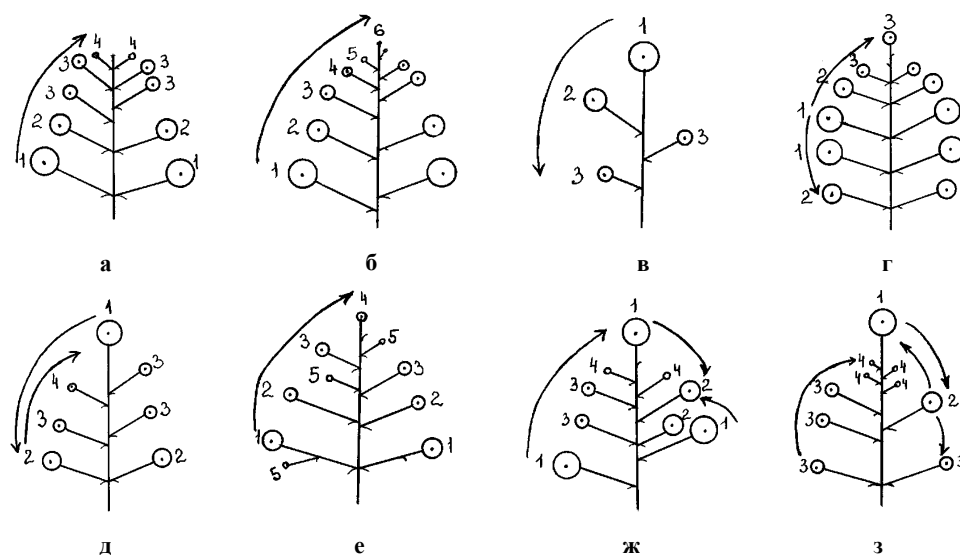


Рис. 2. Способы распускания женских соцветий *Acer negundo*: а-б) акропетальный; в) базипетальный; г) дивергентный; д – з) сочетание нескольких способов распускания. ○○○ – женские цветки (величина указывает на порядок зацветания)

Продолжительность цветения соцветия, дерева и популяции у 150 мужских и женских экземпляров клена ясенелистного мы изучали на улицах г. Москвы в 2002 – 2005 гг. (см. табл. 1, 2).

Как видно из табл. 1, продолжительность цветения мужских растений в популяции *Acer negundo* колеблется по годам от 9 до 17 дней (средняя – 12 дней), а продолжительность цветения женских растений в популяции довольно стабильна: 5 – 9 дней (средняя – 6 – 7 дней). Колебание сроков цветения у мужских экземпляров, особенно между первой и второй фазами (7 – 13 дней), вызывается, вероятно, неустойчивой по-

годой в последней декаде апреля, когда цветение прекращается вследствие температурных изменений (понижения температуры до -1°C и нередкого выпадения снега: в 2005 г.). Женские экземпляры зацветают, когда устанавливается ясная теплая погода, и все процессы их цветения (на уровне одного соцветия, отдельного дерева (табл. 2) и в популяции (табл. 1) протекают быстро (почти в 2 раза быстрее, чем у мужских). Так, длительность цветения одного мужского соцветия составляет 5 – 9 дней, а женского – 3 – 5; одного мужского экземпляра – 7 – 12 дней, женского – от 4 до 7 дней.

Таблица 2

Длительность цветения одного соцветия, экземпляра у мужских и женских половых форм клена ясенелистного в г. Москве в 2002 – 2003 гг.

Половая форма	Фазы цветения	Длительность цветения одного соцветия (в днях)	Длительность цветения одного экземпляра (в днях)
Мужская	1	2 – 3	3 – 5
	2	2 – 5	3 – 5
	3	1	1 – 2
Средняя продолжительность цветения (дни)		5 – 9	7 – 12
Женская	1	1 – 2	1 – 2
	2	1 – 2	2 – 3
	3	1	1 – 2
Средняя продолжительность цветения (дни)		3 – 5	4 – 7

В природе соотношение разных половых форм клена ясенелистного примерно одинаково (табл. 3).

Таблица 3.

Соотношение мужских и женских экземпляров *Acer negundo* в городских насаждениях г. Москвы (в %)

Место наблюдения	Мужские экземпляры	Женские экземпляры	Выборка числа деревьев
Улица Кибальчича	49	51	48
Лесной массив Лосиный остров	53	47	64
Проспект Вернадского	55	45	38
Тропаревский лесопарк (зона отдыха)	54	46	42

Интересно, что в популяции проявляется асинхронность цветения, а именно: 3-я фаза массового цветения мужских деревьев по времени совпадает со 2-й фазой массового цветения у женских деревьев. Более раннее зацветание мужских деревьев и асинхронность (несовпадение) фенологических фаз у разных половых форм особей имеет биологическое значение для успешного опыления [18]. Запаздывание развития женской репродуктивной сферы вызвано необходимостью предшествовавшего этому развитию мужской репродуктивной сферы (период созревания пыльцы).

Выводы. 1. У двудомного анемофильного растения – *Acer negundo* – асинхронность цветения соцветий, отдельных экземпляров и их популяций резко выражена у мужских форм и слабее – у женских.

2. Мужские растения цветут первыми, до распускания листьев, продолжительно (1,5 – 2,5 недели), что обеспечивает успех анемофильного опыления. Женские формы зацветают на 1 – 1,5 недели позже, чем мужские, при более теплой и устойчивой погоде, и весь их процесс цветения проходит в 1,5 – 2,5 раза быстрее (в среднем одну неделю).

3. На сроки наступления фенофаз и длительность цветения соцветий, отдельных экземпляров и их популяций влияют факторы внешней среды – температурный и условия освещения. Деревья и кустарники открытых и хорошо освещаемых мест цветут на 1 – 2 дня раньше тех, что испытывают затенение. Цветение в кроне в разных ярусах при более или менее равномерном освещении проходит почти одновременно (разница между фенофазами очень мала – до 8 часов); в условиях затенения первыми цветут те ветви, которые лучше освещены (эта разница достигает 1 – 2, иногда 4 суток). Понижение температуры замедляет процессы цветения, увеличивая их длительность.

4. Сроки наступления фенофаз зависят также от биоморф и возраста растений. Первыми зацветают молодые невысокие экземпляры (10 – 12 лет высотой 2 – 3 м) с правильной шаровидной (у многоствольных форм), овальной или эллипсовидной (у немногоствольных) кроной.

5. В городских насаждениях клена ясенелистного, как натурализовавшегося интродукта, соотношение мужских и женских растений примерно одинаково.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pax F. Aceraceae // Das Pflanzenreich. Leipzig, 1902. В. IV. S. 3 – 89.
2. Пояркова А.И. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer* L. // Труды БИН. Сер. I. Флора и систематика высших растений. Вып. 1. Л., 1933. С. 225 – 374.
3. Пояркова А.И. Семейство Aceraceae // Флора СССР. Т. 14. М.; Л., 1949. С. 580 – 622.
4. Britton N., Brown. A. // An Illustrated Flora of the Northern United State, Canada and the British possessions / The New York Botanical Garden. New York, 1936. V. II. P. 494 – 498.
5. Walters S. Aceraceae // Flora Europea. Cambr, 1968. P. 236 – 239.
6. Аксенова Н.А. Клены. М., 1975.
7. Жилин А.Н. Семейство кленовые // Жизнь растений. Т.5 (2). М., 1981. С. 264 – 266.
8. Замятнин Б.Н. Семейство кленовые // Деревья и кустарники СССР. Т. 4. М.; Л., 1958. С. 405 – 499.
9. Новожилова В.А., Опекунова М.И. Итоги интродукции древесных растений и кустарников. М., 1955.
10. Расторгуев Л.И. Клены в озеленении городов. М., 1960.
11. Заикина И.Н. Интродукция клена в Подмосковье и селекция его на окраску листьев: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.05). Л., 1962.
12. Переходкина Н.А. Динамика сезонного развития интродуцированных видов рода *Acer* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.05). М., 1970.
13. Кашкарева Л.Н. Развитие и строение вегетативного годичного побега у *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. negundo* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.05). Л., 1985.
14. Токарев П.И. Морфология пыльцы рода *Acer* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.05). М., 1996.
15. Михалевская О.Б. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (Aceraceae) // Ботан. жур. 2001. Т. 86, № 10. С. 258 – 263.
16. Букштынов А.Б. Клен. М., 1982.
17. Старостенкова М.М. Цветение // Учебно-полевая практика по ботанике: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М., 1990.

18.Шорина Н.И., Киселева Л.Г. Сравнительный анализ биологии цветения трех видов кленов // Доклады ТСХА. М., 2003. Вып. 275. С. 48 – 53.

BIOLOGY OF BLOOMING OF DIOECIOUS TREE ON THE EXAMPLE OF ASH-LEAVED MAPLE (*ACER NEGUNDO* L.)

L.G. Putivanova

Moscow Pedagogic State University

*Phenophases times and flowering duration of inflorescences and whole trees of male and female specimens of *A. negundo* have been studied in different ecological conditions of Moscow. Flowering asynchronism of inflorescences, individual specimens and their populations have been revealed; it is more expressed in male forms, than in female ones. The influence of light conditions and temperature factor on flowering times has been detected. Plant biomorph and its age also influence on times of phenophase beginning.*