

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ *ACER NEGUNDO* L. В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЫ

© 2023

Османова Г.О.¹, Фирулина И.И.²

¹Марийский государственный университет (г. Йошкар-Ола, Российская Федерация)

²Самарский государственный экономический университет (г. Самара, Российская Федерация)

Аннотация. В статье приведены результаты изучения морфологической и ритмологической поливариантности развития женских и мужских особей *A. negundo* в условно чистом и условно грязном местообитаниях. Морфологическая поливариантность листьев анализировалась по трем признакам: форма, край и жилкование. Из 5 выявленных форм листьев с высокой частотой встречаются листья эллиптической формы. Выявлено две формы края листовой пластинки – цельный и зубчатый: у женских деревьев наблюдается увеличение встречаемости листьев с зубчатым краем; у мужских особей, произрастающих в условно чистом местообитании, листья преимущественно были цельнокрайными, а в условно грязном – зубчатыми. Независимо от местообитания отмечено три типа жилкования: очередной, супротивный и смешанный. Наиболее часто встречаемый тип жилкования – смешанный. Выявленное разнообразие листьев у *A. negundo*, произрастающих в условно чистом и в условно грязном местообитаниях, по исследуемым трем признакам свидетельствует о проявлении морфологической поливариантности. Установлено, что цветение *A. negundo* зависит не только от погодных условий и степени освещенности, но и от расположения соцветий в разных ярусах кроны. Даже в пределах одного яруса порядок зацветания соцветий неодинаков. Ритмологическая поливариантность фаз цветения *A. negundo* проявляется в асинхронности цветения, это связано с особенностями особей генеративного периода и имеет большое биологическое значение для данного вида. По-видимому, загрязнение атмосферного воздуха может ускорять фенофазы, поэтому мужские особи *A. negundo* в условно грязном местообитании зацвели раньше, чем в условно чистом местообитании.

Ключевые слова: *Acer negundo*; урбанизированная среда; условно чистое местообитание; условно грязное местообитание; морфологическая поливариантность; ритмологическая поливариантность; морфогенез; форма листовой пластинки; край листовой пластинки; жилкование; соцветие; фенологические фазы; феноспектры.

THE POLYVARIETY OF *ACER NEGUNDO* L. INDIVIDUALS DEVELOPMENT IN DIFFERENT CONDITIONS OF THE URBANIZED ENVIRONMENT

© 2023

Osmanova G.O.¹, Firulina I.I.²

¹Mari State University (Yoshkar-Ola, Russian Federation)

²Samara State University of Economics (Samara, Russian Federation)

Abstract. The paper studies the morphological and rhythmological polyvariety of the female and male *A. negundo* individuals development in conditionally clean and conditionally dirty habitats. The morphological polyvariety of leaves has been analyzed according to three characteristics: shape, edge and venation. Of the 5 identified leaf forms, elliptical leaves are found with a high frequency. Two forms of the edge of the leaf blade have been revealed – one-piece and toothed: female trees have an increase in the occurrence of leaves with a jagged edge; in males growing in a conditionally clean habitat, the leaves were mostly whole-edged, and in a conditionally dirty one – toothed. Regardless of the habitat, three types of venation are noted: regular, opposite and mixed. The most common type of venation is mixed. The revealed diversity of leaves in *A. negundo*, growing in conditionally clean and conditionally dirty habitats according to the three characteristics studied, indicates the manifestation of morphological polyvariety. It is established that the flowering of *A. negundo* depends not only on weather conditions and the degree of illumination, but also on the location of inflorescences in different tiers of the crown. Even within the same tier, the order of flowering of inflorescences is not the same. The rhythmological polyvariety of the phenophases of *A. negundo* flowering manifests itself in the asynchrony of flowering, this is due to the peculiarities of individuals of the generative period and is of great biological importance for this species. Apparently, atmospheric air pollution can accelerate phenophases, so male *A. negundo* individuals in a conditionally dirty habitat bloomed earlier than in a conditionally clean habitat.

Keywords: *Acer negundo*; urbanized environment; conditionally clean habitat; conditionally dirty habitat; morphological polyvariety; rhythmological polyvariety; morphogenesis; leaf blade shape; leaf blade edge; venation; inflorescence; phenological phases; phenomespectra.

Введение

Основной проблемой XXI века является загрязнение воздушного бассейна крупных городов. На протяжении последних десятилетий ведутся различные работы по изучению воздействия городской среды на растения, а также по изучению роли растений в улучшении качества урбанизированной среды в свя-

зи с их способностью поглощать промышленные загрязнения [1–6].

Известно, что растения являются индикаторами загрязнения атмосферы. В воздушном бассейне города содержится значительное количество выбросов промышленных предприятий, тепловых электростанций и транспорта, отрицательно влияющих на разви-

тие и жизнедеятельность растений. Особенно вредно для растений избыточное содержание в воздухе двуокиси и окиси углерода, сернистых соединений, тяжелых металлов, углеводородов, сажи и пыли, оказывающих отрицательное воздействие на фотосинтез, рост и развитие растений и нередко приводящих к их гибели [7]. В условиях загрязнения урбосреды изменяются в первую очередь биохимические свойства, затем физиология и, как следствие, морфоструктура растений [8].

Древесные растения широко используются в озеленении городов, но в то же время они являются наиболее чувствительными к изменению различных факторов среды и загрязнению воздуха. Растения задерживают пылевые частицы, а также нейтрализуют некоторые вещества, тем самым сохраняя прилегающие территории от пагубного воздействия. Но они страдают от выхлопных газов автомобилей и дыма труб, в результате они рано стареют, редет и уродуется их крона, преждевременно желтеют и опадают листья. Химические загрязнители атмосферы проникают в организм растений, главным образом, через эпидермис листьев – органов, обмен веществ которых с окружающей средой наиболее интенсивен. Наибольшему загрязнению подвергаются растения, произрастающие на расстоянии до 30–50 м от дороги [9]. Примерами различных реакций вегетативных надземных органов древесных растений на загрязнение могут служить: появление нитевидных листочков у акации белой (*Acacia alba* L.), деформирование побегов и листьев у березы повислой (*Betula pendula* Roth) [1]. В урбозкосистемах отмечены также нарушения феноритмов роста и развития, а также ускорение процессов старения древесных растений. При этом происходит ускорение начальных фаз распускания почек, облиствения побегов, сокращаются сроки покоя [10; 3]. Ослабленность городских древесных насаждений способствует развитию вредителей и болезней, что усугубляет их состояние, а иногда является причиной их гибели [11].

Кроме тех факторов, что существуют в естественных условиях произрастания, на городские растения влияют такие косвенные факторы, как искусственное освещение улиц, шум и загазованность, повышенный температурный режим. Еще один не менее важный фактор в жизни растений – это влага. Основным источником влаги для растений, произрастающих в городской среде, являются атмосферные осадки, с которыми в растения попадают химические соединения [12].

Городские насаждения играют большую роль для физического и эмоционального здоровья населения, несут познавательную и градостроительную функции, являются основным источником кислорода. Большую роль в формировании городской флоры играет деятельность человека по интродукции и акклиматизации новых видов для данного района. Интродукция обогащает ассортимент декоративных растений для озеленения [13].

В основу городских насаждений входят около 40 видов древесных растений, среди которых есть как деревья, так и кустарники: тополь черный (*Populus nigra* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), вязы гладкий (*Ulmus laevis* Pall.) и шершавый (*Ulmus scabra* Mill.),

жимолость татарская (*Lonicera tatarica* L.), калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.), ива белая (*Salix alba* L.), клены платановидный (*Acer platanoides* L.) и татарский (*Acer tataricum* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), спирея рябинолистная (*Spiraea sorbifolia* L.). Самыми распространенными являются: ясень зеленый (*Fraxinus lanceolata* Borkh.), клен ясенелистный (*Acer negundo* L.), вяз мелколистный (*Ulmus pumila* L.), липа крупнолистная (*Tilia platyphyllos* Scop.) и сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.), снежнаягодник белый (*Symphoricarpos albus* (L.) Blake), тополя: бальзамический (*Populus balsamifera* L.), Симона (*Populus simonii* Can.), пирамидальный (*Populus pyramidalis* Borkh.) [6].

Применяемые для озеленения города растения должны обладать повышенной жизнестойкостью и газоустойчивостью [6]. В связи с загазованностью и задымленностью атмосферы города древесные растения разделяют на сравнительно дымо- и газостойкие (туя западная (*Thuja occidentalis* L.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* L.), многие виды тополя, клена, сирень венгерская (*Syringa josikaea* Jacq.), а чувствительные к загрязнению атмосферы – негастойкие (ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), береза повислая). Поэтому для озеленения городов учитываются особенности атмосферного загрязнения района и применение наиболее устойчивых видов к загрязнению [2].

Объект исследования – клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) – интродуцент родом из Северной Америки, в настоящее время опасный инвазионный вид [14]. Его широко используют в озеленении городов (парков, садов и скверов). *A. negundo* обладает высокой семенной продуктивностью, хорошей всхожестью (80%), быстрым ростом, к тому же растение очень зимостойко. В период весеннего цветения (в конце апреля – начале мая) пыльца мужских экземпляров *A. negundo* является сильным аллергеном, поэтому в озеленении чаще всего используют женские экземпляры [15].

В Республике Марий Эл *A. negundo* встречается повсеместно. Запрета на использование этого вида в озеленении нет. Несмотря на то, что *A. negundo* относится к малоценным зеленым насаждениям третьей категории, его вырубка влечет административную ответственность. В последние годы в отдельных районах г. Йошкар-Олы стали проводиться работы по вырубке старых деревьев *A. negundo* с заменой на другие виды, поскольку участились случаи падения стволов под действием ветра.

У растений существует множество различных механизмов адаптаций, в том числе морфологические адаптации, которые проявляются в изменении строения растения или его органов. Одним из проявлений модификационной изменчивости в жизни растений можно считать поливариантность (мультивариантность) развития. Это явление широко распространено в природе. Однако изменчивость более широкое понятие, включающее вариабельность любых признаков вне зависимости от этапа развития организмов. Например, появление новых морфологических, физиолого-биохимических или других признаков,

сохраняющихся в течение всей жизни растений [16]. Поливариантность развития – реализация вариантов общей программы морфогенеза и онтогенеза в различных условиях среды, отражающих биоморфологическую изменчивость [17].

Подробное изучение репродуктивной биологии (структуры цветков, соцветий и плодов) клена остролистного (*Acer platanoides* L.), клена приречного (*Acer ginnala* Maxim.) и *A. negundo* было проведено Л.Г. Путивановой [18]. Известно, что условия окружающей среды оказывают влияние не только на структуру генеративных органов, но существенно влияют и на морфогенез вегетативных органов. Новизна наших исследований заключается в изучении морфологии листьев и ритмов цветения разных половых форм *A. negundo*, произрастающих в гетерогенных условиях.

Цель работы – изучить разные проявления морфологической и ритмологической поливариантности развития у женских и мужских особей клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) в разных условиях урбанизированной среды.

Методика исследования

Город – это урбозкосистема, искусственно созданная человеком среда, на которую влияет совокупность факторов окружающей среды. Одним из компонентов такой среды является городская флора.

Основные отрасли производства в городе – машиностроение, приборостроение, деревообрабатывающая, электроэнергетическая, пищевая и химико-фармацевтическая промышленность, а также производство строительных материалов. Наиболее крупные предприятия – ЗАО «Йошкар-Олинский мясокомбинат», ООО «Махаон», ЗАО НП «Завод Искож», ОАО «ММЗ», МУП «Водоканал», ОАО «Контакт», ОАО «Стройкерамика», ОАО «Маригражданстрой». Ведущим в обрабатывающих отраслях является производство электрооборудования, электронного и оптического оборудования (32,8%), которое имеет федеральное значение (радиоэлектроника, приборостроение). Кроме того, в г. Йошкар-Оле широко представлены отрасли, производящие товары народного потребления в республике, а также вырабатывается основная часть электроэнергии [19].

Исследования *A. negundo* проводили в апреле-мае 2021 г. в двух районах: условно чистом (аллея в с. Семеновка, проходящая рядом с «СОШ им. В.С. Архипова с. Семеновка г. Йошкар-Ола») и условно грязном (автомагистраль г. Йошкар-Олы – ул. Карла Маркса от ЗАО «Йошкар-Олинский мясокомбинат» до автозаправочной станции «АЗС-5»). В условно чистом местообитании нет предприятий и не проходит автодорога, следовательно, здесь нет источников атмосферного загрязнения и это должно послужить благоприятным фактором для нормального роста и развития растений, произрастающих в данной местности.

В апреле нами были выбраны и замаркированы женские и мужские особи *A. negundo*, произрастающие в условно чистом и грязном местообитаниях. В течение мая проводили сбор необходимого материала для последующего детального рассмотрения и установления закономерностей морфогенеза в различных экологических условиях обитания *A. negundo*. В каждом местообитании было выбрано по 10 одностовольных и схожих между собой по размерам кроны и высоте деревьев *A. negundo*, находящихся в

средневозрастном генеративном состоянии, из них по пять мужских и пять женских деревьев.

С вегетативных побегов каждого дерева было собрано по пять листьев с южной стороны в нижнем и среднем ярусах крон, а также в центральной части кроны методом случайного повторного отбора. Выделение ярусов проводилось в соответствии с рис. 1 [20].

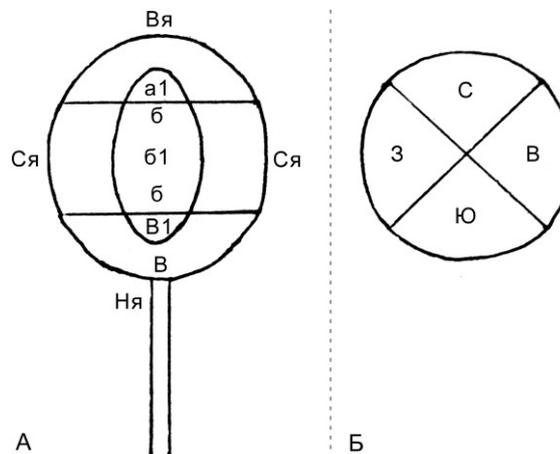


Рисунок 1 – Схема кроны модельного дерева *A. negundo*. А – профиль кроны (Ня – нижний ярус, Ся – средний ярус, Вя – верхний ярус, а – периферия кроны верхнего яруса, а1 – центр кроны верхнего яруса, б – периферия кроны среднего яруса, б1 – центр кроны среднего яруса, в – периферия нижнего яруса, в1 – центр кроны нижнего яруса); Б – план кроны (С – север, Ю – юг, З – запад, В – восток)

За первый день распускания листьев взяли фазу массового цветения мужских особей *A. negundo*, т.к. они совпадают по срокам. Образцы листьев *A. negundo* брали на 5-й, 10-й, 15-й и 30-й дни наблюдения по 5 с каждого дерева. Для каждого листа проанализировали 3 признака: форму листочков сложного листа, край листочков и жилкование. Общий объем выборки за весь период наблюдений составил 400 сложных листьев *A. negundo*. Форму листовой пластинки каждого листочка сложного листа определяли, учитывая соотношение длины и ширины листочка [21]. Листья *A. negundo*, собранные с женских и мужских деревьев в разных местообитаниях и в разные сроки, фотографировали и гербаризировали. При описании формы края листовой пластинки *A. negundo* мы фиксировали наличие или отсутствие зубцов на каждом листочке сложного листа [22]. Несмотря на то, что жилкование у всех листьев *A. negundo* будет сетчатым, в основе исследований лежит факт расположения боковых базальных жилок, отходящих от главной жилки, они могут располагаться супротивно, очередно и смешанно [23]. Сравнивались между собой листья как с женских, так и с мужских особей *A. negundo* средневозрастного генеративного состояния, со всеми выше перечисленными критериями выбора деревьев.

Наблюдения за ритмом цветения *A. negundo* начинали с момента максимального набухания почек и распускания первого цветка с интервалом в 2–5 дней на пяти мужских и женских деревьях в разных условиях обитания, в нижнем и среднем ярусах крон. Методом случайного отбора выбирали и этикетировали по 5 побегов с южной стороны кроны. Для характеристики последовательности цветения брали основной показатель – дата полного распускания цветка и

второй показатель – завязывание плода в момент опадения (завядания околоцветника). Все наблюдения фиксировали в журнал наблюдений, в последующем составляли схему цветения и изменения его во времени. Все даты цветения и завязывания плода отмечали визуально с использованием общепринятых обозначений фаз цветения [24].

Цветение *A. negundo* начинается до распускания листьев. В первую очередь зацветают мужские экземпляры и лишь через некоторое время женские [25]. Поэтому весь этап цветения можно разделить на цветение соцветия и цветение одного дерева.

Как для женских, так и для мужских соцветий *A. negundo* характерны 3 фазы цветения:

- фаза 1 (Цв₁) – если на дереве преобладают соцветия фазы начала цветения;
- фаза 2 (Цв₂) – если на дереве наблюдается массовое цветение;
- фаза 3 (Цв₃) – если на дереве большая часть цветков завершает цветение и образуются плоды.

Результаты и их обсуждение

Характеристика морфогенеза

листа *A. negundo*

в условно чистом местообитании

Первый признак, который мы рассмотрели у листьев, – форма листовой пластинки. При анализе листочков сложного листа нами были выявлены узкояйцевидная, яйцевидная, обратнойяйцевидная, эллиптическая и ланцетная формы. Согласно полученным данным, у женских и мужских особей наиболее часто встречается эллиптическая форма листа. Наибольшая встречаемость этой формы листа у женских деревьев отмечена на 15-й день (84%), у мужских деревьев – на 10-й день (62,7%). Возможно, это связано с ранним развитием мужских соцветий, так как листья *A. negundo* всегда появляются после цветения, а первыми всегда зацветают мужские деревья. Еще одна особенность, которую можно отметить – это отсутствие яйцевидной формы листа на начальных стадиях морфогенеза и появление такой формы на 30-й день исследований, т.е. когда рост листа практически прекращается. У мужских деревьев во все сроки наблюдений листья, имеющие обратнойяйцевидную форму листовой пластинки, отсутствовали, а яйцевидная форма была отмечена, как и у женских растений лишь на 30-й день наблюдений. На 5-й и 10-й дни наблюдений 36% листьев имели ланцетную форму, на 15-й день число листьев с такой формой листовой пластинки возросло до 50,7%, а на 30-й день их число снизилось до 13,3%. У женских деревьев на 5-й и 10-й дни наблюдений число листьев ланцетовидной формы составило 26,7% и 20,0% соответственно, а на 10-й день частота встречаемости этой формы листа снизилась до 13,3% и осталась неизменной и на 30-й день наблюдений.

Второй анализируемый нами признак – это форма края листовой пластинки *A. negundo*. Результаты показали, что и у женских, и мужских деревьев на 5-й день наблюдений листьев с зубчатым краем листовой пластинки было 44%, а с цельным краем – 56%. У женских деревьев отмечена тенденция к увеличению частоты встречаемости листьев с зубчатым краем с 5-го по 30-й дни наблюдений и снижение числа листьев с цельным краем листовой пластинки. При сравнении данных была выявлена интересная закономерность: если у женских деревьев с 5-го по 30-й дни наблюдений увеличивается число листьев с зуб-

чатый краем и снижается число листьев с цельным краем, то у мужских деревьев наоборот: на 10-й день происходит увеличение числа листьев с зубчатым краем (53,3%), но снижается встречаемость листьев с цельным краем. На 15-й день наблюдений – наоборот, а на 30-й день – так же, как и на 10-й день.

Следующий признак, характеризующий морфогенез листа, – жилкование боковых базальных жилок. Для деревьев *A. negundo*, произрастающих в условно чистом местообитании, характерны все три типа жилкования: супротивное, очередное и смешанное. У женских особей *A. negundo* наблюдается тенденция к увеличению числа листьев с очередным типом жилкования с 5-го по 30-й день наблюдений, но снижение в эти сроки числа листьев с супротивным типом жилкования. Число листьев со смешанным типом жилкования у женских особей *A. negundo* достаточно велико во все сроки и варьирует от 64,0% (5-й и 10-й дни) до 70,6% (30-й день). У мужских деревьев *A. negundo*, как и у женских, наблюдается тенденция к увеличению числа листьев с очередным типом жилкования с 5-го по 30-й день наблюдений. Число листьев с параллельным типом жилкования максимально в первый день наблюдений (5-й день) и составило 28,0%, на 10-й день оно резко падает более чем в 2 раза, на 15-й день вновь увеличивается, а на 30-й день – снижается. У мужских особей *A. negundo*, так же, как и у женских, смешанный тип жилкования встречается чаще, чем супротивный и очередной. Таким образом, выявленное разнообразие листьев у женских и мужских особей *A. negundo*, произрастающих в условно чистом местообитании, по трем признакам – форме, краю и жилкованию листа – свидетельствует о проявлении морфологической поливариантности.

Характеристика морфогенеза

листа *A. negundo*

в условно грязном местообитании

Как для условно чистого, так и для условно грязного местообитаний проведен анализ по вышеуказанным трем признакам. Для *A. negundo* выявлены узкояйцевидная, яйцевидная, обратнойяйцевидная, эллиптическая, ланцетная формы листовой пластинки. У женских и мужских деревьев выявлена высокая встречаемость листьев эллиптической формы. Сходная закономерность была отмечена ранее и для листьев разных деревьев *A. negundo*, произрастающих в условно чистом местообитании. Наибольшая встречаемость эллиптической формы листа у женских и мужских деревьев наблюдалась на 15-й день (81,3% и 85,3% соответственно). Тем не менее стоит отметить, что, в отличие от деревьев из условно чистого местообитания, яйцевидная форма листа была выявлена с 10-го дня роста листовой пластинки (2,7%), а частота встречаемости возрастает до 18,7% на 30-й день. Листья обратнойяйцевидной формы были обнаружены только у мужских особей в условно грязном местообитании, чего нельзя сказать о мужских особях, произрастающих в условно чистом местообитании.

Следующий анализируемый нами признак – это форма края листовой пластинки *A. negundo*. Результаты сравнительного морфологического анализа показали, что у женских деревьев встречаемость листьев с зубчатым краем листовой пластинки возросла, а с цельным краем – снизилась. Следовательно, для женских деревьев характерен зубчатый край листа, что, по-видимому, обусловлено адаптационными ме-

ханизмами к условиям среды. Сравнение формы края листовой пластинки у мужских особей, произрастающих в условно чистом и грязном местообитаниях, показало, что в первом местообитании листья преимущественно были цельнокрайными, а во втором – край листа был зубчатым. Наибольшая частота встречаемости была отмечена у листьев с зубчатым краем на 5-й день наблюдения (92,0%), к 10-му дню она снижалась до 81,3%, а на 30-й день уже 69,3%. Несмотря на постепенное снижение процента встречаемости особей с зубчатым краем листа, данная форма преобладала у мужских деревьев. Возможно, это связано с индивидуальными особенностями мужских особей *A. negundo* в условно чистом местообитании, т.к. в остальных случаях как у женских, так и у мужских деревьев превалирует зубчатый край листовой пластинки. Число листочков с цельным краем у мужских деревьев плавно увеличилось с 5-го дня (8,0%) до 30-го дня (30,7%).

Для деревьев *A. negundo*, находящихся в условно грязной зоне, как и для деревьев, произрастающих в условно чистом местообитании, характерны все три типа жилкования. Смешанное жилкование встречается у женских особей достаточно часто – на 10-й день наблюдения такой тип был выявлен у 80% особей. Частота встречаемости очередного типа жилкования увеличивалась с 5-го дня – 4,7% до 15-го дня – 18,7%, а на 30-й день она незначительно снизилась – 17,3%. Супротивный тип жилкования листочков на 5-й день сбора имели только около 30% особей, а далее встречаемость этого типа жилкования менялась скачкообразно, что, возможно связано с формированием листа в процессе морфогенеза.

У мужских особей так же, как и у женских, наиболее часто встречается смешанный тип жилкования. Очередной тип жилкования, по сравнению с супро-

отивным и смешанным, встречается не часто. В течение всего срока наблюдений отмечена тенденция к возрастанию числа листьев с этим типом жилкования. Супротивное жилкование на 10-й и 15-й дни наблюдений встречается меньше, чем на 5-й и 30-й дни. Смешанное жилкование, наоборот: на 10-й и 15-й дни выявляется наибольшая встречаемость, а на 5-й и 30-й – наименьшая.

Следовательно, охарактеризовав листья по трем признакам в условно грязном местообитании у женских и мужских особей *A. negundo*, можно говорить, что данные результаты свидетельствуют о приспособленности к загрязнению окружающей среды и морфологической поливариантности листочков сложного листа *A. negundo*.

Ритмологическая поливариантность особей *A. negundo*

В ходе наблюдений была проанализирована ритмологическая поливариантность, которая определяет прохождение фенологических фаз у особей одного вида и характеризует разновременность цветения мужских и женских особей.

Для мужских экземпляров *A. negundo* выделено 3 фазы развития соцветия:

– фаза 1 (Цв₁) – время начала цветения, период, когда из-за роста почечных чешуй происходит набухание почек, отмечается вытягивание цветоножки и тычиночных нитей (рис. 2: А);

– фаза 2 (Цв₂) – собственно период цветения, когда отмечается максимальный рост и цветоножки и тычиночных нитей. В это время происходит активное пыление пыльников (рис. 2: Б);

– фаза 3 (Цв₃) – характеризуется завяданием и опадением пыльников, т.е. происходит отцветание (рис. 2: В).



Рисунок 2 – Фенологические фазы цветения мужских соцветий *A. negundo*. А – развертывание почек (26 апреля) и начало цветения (29 апреля), Б – разгар цветения (5 мая), В – отцветание (10 мая)

В фазах 1 и 2 наблюдается повисание цветоножки и тычиночных нитей, из-за чего они принимают изогнутое положение. Период между 1-й и 2-й фазами наиболее длительный, что согласуется с наблюдениями Л.Г. Путивановой [18].

Удлинение цветоножек и тычиночных нитей в фазе 2 (Цв₂) происходит не всегда либо по причине резких температурных изменений с холода на жаркую солнечную погоду, либо из-за того, что в период окончания цветения на некоторых побегах происходит позднее разворачивание почек.

У женских деревьев также выделено 3 фазы развития соцветия (рис. 3):

– фаза 1 (Цв₁) – наблюдается набухание почек, раскрытие почечных чешуй, появление компактного соцветия с нежно-зеленым цветом главной и боковых осей (рис. 3: А);

– фаза 2 (Цв₂) – происходит удлинение оси соцветия и увеличение в 2 раза рыльца цветков, соцветие становится относительно компактным, цвет главной и боковых осей меняется с нежно-зеленого цвета на бурый (рис. 3: Б);

– в фазу 3 (Цв₃) отмечается дальнейший рост цветков и осей соцветия. Расположение осей соцветия по отношению друг к другу становится более рыхлым, крылатки завязи приобретают бурый окрас (рис. 3: В). Одна из наиболее значимых особенностей фазы 3 (Цв₃) заключается в раннем вертикальном расположении лопастей рыльца, которое постепенно переходит в горизонтальное. В эту фазу происходит опыление и засыхание рыльца.

В «цветении одного экземпляра» и цветении «популяции» у мужских и женских особей *A. negundo*

также выделяют по 3 вышеуказанные фазы, различающиеся принципами выделения. Что касается фаз *цветения одного экземпляра*, то оно устанавливается по соотношению этих фаз, т.е. фактически как было сказано выше. Что же касается фаз *цветения «популяции»*, то они устанавливаются по соотношению числа деревьев, находящихся в разных фазах: если из общего числа исследованных деревьев в фазах «начало цветения» и «массовое цветение» находится до 25% – это фаза 1 цветения «популяции»; если в фазе «массовое цветение» находится более 50% деревьев – это фаза 2 цветения «популяции»; фаза 3 «окончание цветения» – когда 25% деревьев находится в фазе «массовое цветение», а у 75% деревьев происходит «отцветание» и отмечается начало плодоношения.

На цветение и развитие фаз оказывают влияние как погодные условия, так и освещенность. Что касается цветения мужских деревьев, растущих на открытых хорошо освещенных участках, то оно происходит почти одновременно в разных ярусах кроны. При этом все же отмечается несколько более раннее наступление фазы 1 (Цв₁) в той части кроны, которая лучше освещена, независимо от яруса.

На ул. Карла Маркса нами было отмечено дерево *A. negundo* с не совпадающими фазами цветения в разных частях кроны: в то время как нижний ярус кроны, который был в условиях *полного затенения*, находился в фазе *бутонизации* и в начале цветения (рис. 4: А); средний – в условиях *частичного затенения*, находился в начале и разгаре цветения (рис. 4: Б); а в верхнем, хорошо освещенном ярусе, мы наблюдали полное цветение и даже наступление *отцветания* (рис. 4: В).



Рисунок 3 – Фенологические фазы цветения женского соцветия *A. negundo*.

А – развертывание почек (29 апреля) и начало цветения (3 мая), Б – разгар цветения (6 мая), В – отцветание и начало формирования крылаток (10 мая)



Рисунок 4 – Поливариантность цветения мужских побегов у *A. negundo* в разных ярусах кроны (2 мая):

А – нижняя часть кроны – фаза Цв₁; Б – средняя часть кроны – фаза Цв₂; В – верхняя часть кроны – фаза Цв₃

Время распускания женских цветков *A. negundo* приурочено к моменту созревания пыльников, и, как правило, массовое цветение приходится на первую неделю мая. Появление листьев у женских деревьев происходит к моменту цветения мужских экземпляров. Что же касается более слабых, мелких и с меньшим числом цветков соцветий, расположенных в центре кроны и на укороченных боковых 2-летних очень слабых побегах, то время их цветения наступает позже. Таким образом, зацветание соцветий, как в разных ярусах кроны, так и в пределах одного яруса, по времени не совпадает. На элементарных побегах женских деревьев, как и у мужских особей, были отмечены соцветия в разных фенофазах (рис. 5).

12 дней, в то время как у женских особей – от 6 до 10 дней. В условно грязном местообитании мужские особи цветут на 4 дня дольше, чем в условно чистом местообитании, продолжительность цветения длится до 16 дней. Мужские особи зацветают раньше, это связано с особенностями данного вида (период созревания пыльцы). Но из всего спектра наиболее ярко выделяются мужские особи в условно грязном местообитании, они зацветают намного раньше, чем в чистом местообитании.

Л.Г. Путиванова [26] при изучении цветения *A. negundo* выявила, что сроки и длительность цветения кленов зависят от географического положения, метеоусловий, степени затенения и других внешних факторов. Кроме того, процессы цветения и плодоношения зависят от положения соцветий в кронах по ярусам и глубине.

Ранее Ю.З. Кулагин [1], занимаясь изучением листопадных древесных растений, обратил внимание на влияние загрязнения атмосферного воздуха на фенологические фазы растений. По-видимому, данный факт раннего зацветания связан с загрязнением атмосферного воздуха. Л.А. Рязанцева и А.С. Спахова [27], изучая древесные растения в промышленной среде, указывали на то, что загрязнение воздуха и почвы – это одни из главных факторов, влияющих на ускорение в данном случае фенофаз цветения.

В работе Н.В. Турмухаметовой [3], посвященной изучению фенологических закономерностей березы повислой и липы сердцелистной, убедительно показано, что в условиях городской среды (г. Йошкар-Ола) у исследуемых видов древесных растений изменяются феноритмы. Автор объяснила это комплексным воздействием на данные организмы факторов окружающей среды [3]. Сходные результаты были получены И.Л. Бухариной с соавт. [4] по г. Ижевску, которые среди основных причин, влияющих на изменение феноритмов древесных растений, называют микроусловия города (искусственное освещение, температурный режим), хотя не отрицает возможности изменения фенофаз под влиянием загрязнения атмосферного воздуха.



Рисунок 5 – Асинхронность цветения женских побегов у *A. negundo* в разных ярусах кроны (2 мая): А – побег в фазе 2 (Цв₂) цветения (средний ярус); Б – побег в фазе 1 (Цв₁) цветения (нижний ярус)

Разница между фазами развития женских соцветий в разных ярусах в пределах одного дерева обычно составляет от 1 до 2 суток, хотя иногда может длиться и несколько суток [26].

Продолжительность цветения разных половых форм *A. negundo* в разных местообитаниях мы представили в виде феноспектров (рис. 6).

Продолжительность цветения мужских деревьев в условно чистом местообитании варьирует от 8 до

	№	Дата																	
		29.IV	30.IV	01.V	02.V	03.V	04.V	05.V	06.V	07.V	08.V	09.V	10.V	11.V	12.V	13.V	14.V	15.V	
с. Семеновка	жен.	1					нач. цв.			масс. цв.			заверш. цв.						
		2					нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.					
		3					нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.					
		4						нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.				
		5							нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.			
	муж.	1					нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.					
		2					нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.					
		3					нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.					
		4						нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.				
		5							нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.			
ул. Карла Маркса	жен.	1					нач. цв.			масс. цв.			заверш. цв.						
		2					нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.					
		3						нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.				
		4							нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.			
		5								нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.		
	муж.	1					нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.					
		2					нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.					
		3						нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.				
		4							нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.			
		5								нач. цв.			масс. цв.				заверш. цв.		

Рисунок 6 – Феноспектры цветения мужских и женских деревьев *A. negundo*: с. Семеновка – условно чистое местообитание; ул. Карла Маркса – условно грязное местообитание

Женские экземпляры *A. negundo* зацветают, когда устанавливается благоприятная погода (продолжительный световой день, увеличение температуры выше +10°C). Это время приходится как раз на начало мая. В середине мая (14–15 мая) цветение полностью прекращается.

Таким образом, можно говорить об асинхронности цветения *A. negundo*, что имеет большое биологическое значение для данного вида. По-видимому, это связано с особенностями особей генеративного периода *A. negundo*: необходимость зацветания мужских деревьев раньше женских дает преимущество завязывания наибольшего количества плодов.

Заключение

У женских и мужских деревьев *A. negundo*, как в условно чистом, так и в грязном местообитании, из 5 выявленных форм листьев (узкойцевидная, яйцевидная, обратнойцевидная, эллиптическая и ланцетная) с высокой частотой встречаются листья эллиптической формы. Сравнительный морфологический анализ листьев женских и мужских деревьев *A. negundo* позволил выявить две формы края листовой пластинки – цельный и зубчатый. В исследуемых местообитаниях у женских деревьев наблюдается увеличение частоты встречаемости листьев с зубчатым краем листовой пластинки и снижение – с цельным. В то время как у мужских особей, произрастающих в чистом местообитании, листья преимущественно были цельнокрайними, а в условно грязном – край листа был зубчатым. Возможно, это связано с индивидуальными особенностями данных деревьев. Для деревьев *A. negundo*, находящихся в условно грязной зоне, как и для деревьев, произрастающих в условно чистом местообитании, отмечено 3 типа жилкования: очередной, супротивный и смешанный. У листьев мужских особей, так же, как и у женских особей, наиболее часто встречается смешанный тип жилкования. Очередной тип жилкования по сравнению с супротивным и смешанным встречается не часто. Выявленное разнообразие листьев у женских и мужских особей *A. negundo*, произрастающих в условно чистом и в условно грязном местообитании, по форме, краю и жилкованию листа свидетельствует о проявлении морфологической поливариантности.

Проанализировав фенофазы цветения *A. negundo*, было замечено раннее зацветание мужских особей, что обеспечивает успех анемофильного опыления. Цветение *A. negundo* зависит от погодных условий и степени освещенности. Нами установлена асинхронность цветения половых форм *A. negundo*, это связано с особенностями особей генеративного периода и имеет большое биологическое значение для успешного опыления данного вида. По-видимому, загрязнение атмосферного воздуха может ускорять фенофазы, поэтому мужские особи *A. negundo* в условно грязном местообитании зацветали раньше, чем в условно чистом местообитании.

Список литературы:

1. Кулагин Ю.З. Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 126 с.
2. Бульгин Н.Е. Дендрология: учеб. пособие. М.: Агропромиздат, 1985. 280 с.

3. Турмухаметова Н.В. Особенности морфогенеза побегов и феноритмов *Betula pendula* Roth и *Tilia cordata* Mill. в условиях городской среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Новосибирск, 2005. 19 с.

4. Бухарина И.Л., Поварничина Т.М., Ведерников К.Е. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде: монография. Ижевск: ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2007. 216 с.

5. Воскресенский В.С., Воскресенская О.Л. Влияние факторов городской среды на функциональное состояние древесных растений. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. 194 с.

6. Сарбаева Е.В. Промышленное и бытовое озеленение: учеб. пособие. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. 80 с.

7. Ходаков Ю.И. Зеленые насаждения Ленинграда и фитогиена // Проблемы фитогиены и охрана окружающей среды / под ред. Э.И. Слепяна. Л.: Зоологический ин-т АН СССР, 1981. С. 88–92.

8. Ковальский В.В. Геохимическая экология. М.: Наука, 1974. 300 с.

9. Бериня Дз.Ж., Берзиня А.Я., Лапина И.М., Мелецис В.П. Загрязнение растений химическими загрязнителями, содержащимися в выхлопных газах транспортных двигателей, и его влияние на растениедных беспозвоночных // Проблемы фитогиены и охрана окружающей среды / под ред. Э.И. Слепяна. Л.: Зоологический ин-т АН СССР, 1981. С. 142–144.

10. Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 278 с.

11. Колмогорова Е.Ю. Жизненное состояние древесных и кустарниковых растений на территории дендрария «Зона Западной Сибири» // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: мат-лы I междунар. конф. Кемерово, 2006. С. 54–55.

12. Горышина Т.К. Растение в городе. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 148 с.

13. Шлыков Г.Н. Интродукция и акклиматизация растений: Введение в культуру и освоение в новых районах. М.: Сельхозиздат, 1963. 488 с.

14. Экологическая безопасность и инвазии чужеродных видов / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе и др. М.: МСОП – ИПЭЭ РАН, 2002. 118 с.

15. Букштынов А.Д. Клен. М.: Лесная промышленность, 1982. 86 с.

16. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

17. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь: учеб. пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. М., 2005. 256 с.

18. Путиванова Л.Г. Некоторые аспекты репродуктивной биологии трех видов *Acer* L. (клена): половая дифференциация, структура соцветий и ритмы цветения: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. М.: 2008. 226 с.

19. Воскресенская О.Л., Алябшева Е.А., Копылова Т.И., Сарбаева Е.В., Баранова А.Н. Экология города Йошкар-Олы: учеб. пособие. Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2004. 200 с.

20. Бушкова А.В., Сафина И.А., Османова Г.О. Сравнительный морфологический анализ листьев клена ясенелистного (*A. negundo* L.) // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: мат-лы междунар. науч. конф., посв. 110-летию А.А. Уранова (Кострома, 31 октября – 3 ноября 2011 г.). Т. 1 / отв. ред. и сост. Ю.А. Дорогова, Л.А. Жукова, И.Г. Криницын, В.П. Лебедев. Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. С. 39–41.

21. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений: учебник. М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. 543 с.

22. Royer D.L., Wilf P. Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy // International Journal of Plant Sciences. 2006. Vol. 167, № 1. P. 11–18. DOI: 10.1086/497995.

23. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 312 с.

24. Алехин В.В. География растений. М.: Учпедгиз, 1944. 455 с.

25. Курдюк А.М. Биология цветения и плодоношения восточноазиатских кленов, интродуцированных на Украине: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Киев, 1984. 182 с.

26. Путиванова Л.Г. Биология цветения двудомного дерева на примере клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2008. Вып. 10. С. 130–137.

27. Рязанцева Л.А., Спахова А.С. Влияние промышленного загрязнения атмосферы на водный режим древесных растений // Проблемы фитогигиены и охрана окружающей среды / под ред. Э.И. Слепяна. Л.: Зоологический ин-т АН СССР, 1981. С. 8–10.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Османова Гюльнара Орудж кзы, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии; Марийский государственный университет (г. Йошкар-Ола, Российская Федерация). E-mail: gyosmanova@yandex.ru.</p> <p>Фирулина Ирина Ивановна, кандидат биологических наук, доцент кафедры землеустройства и кадастров; Самарский государственный экономический университет (г. Самара, Российская Федерация). E-mail: firulinairina@gmail.com.</p>	<p>Osmanova Gulnara Oruch kzi, doctor of biological sciences, professor of Ecology Department; Mari State University (Yoshkar-Ola, Russian Federation). E-mail: gyosmanova@yandex.ru.</p> <p>Firulina Irina Ivanovna, candidate of biological sciences, associate professor of Land Management and Cadastre Department; Samara State University of Economics (Samara, Russian Federation). E-mail: firulinairina@gmail.com.</p>

Для цитирования:

Османова Г.О., Фирулина И.И. Поливариантность развития особей *Acer negundo* L. в разных условиях урбанизированной среды // Самарский научный вестник. 2023. Т. 12, № 2. С. 72–80. DOI: 10.55355/snv2023122111.