

И. В.Ефимова, И. С. Антонова

РАЗВИТИЕ ОДНОЛЕТНИХ ПРОРОСТКОВ *ACER NEGUNDO* L. В РАЗНЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Введение

Клен ясенелистный, интродуцированный в России в XVIII в. [1, 2], натурализовался и активно расселяется, расширяя границы культурного ареала. Как пионерное растение [3, 4] американский клен осваивает в первую очередь нарушенные местообитания: заброшенные сельскохозяйственные угодья, обочины автомобильных дорог, железнодорожных путей. По данным В.В. Акатова [5], в условиях предгорья Кавказа (Краснодарский край) клен ясенелистный распространяется по поймам рек, внедряясь в естественные сообщества пойменных лесов. В такой ситуации он конкурирует с местными видами дендрофлоры, вытесняя их из естественных местообитаний. По нашим наблюдениям, в южных регионах России (Белгородская область, Краснодарский край, республика Адыгея) распространение самосевом и успешное выживание проростков и подроста позволяет клену ясенелистному формировать монодоминантные сообщества. В связи с этим исследование состояния проростков данного интродуцированного вида в разных экологических и климатических условиях его культурного ареала представляет научный и практический интерес.

В.И. Тихоновым [6] в Херсонской области, Г.С. Костеловой в Ташкенте [7] были проведены исследования развития проростков клена ясенелистного в условиях ботанического сада. Отмечено, что при более теплом и длительном вегетационном периоде в Ташкенте проростки клена ясенелистного достигают большей по сравнению с Херсоном высоты ($x = 604$ мм, $x = 490$ мм) и уже в первый год жизни формируют тройчато-сложные листья.

Ю.К. Виноградовой [2] в условиях Московской области (г. Реутов) были исследованы проростки клена ясенелистного, выращенные из семян, собранных в разных географических районах (материал собран в 19 городах). Проростки выращивались на опытном участке при хорошем освещении и увлажнении почв, это стандартизировало влияние погодных условий на рост и развитие проростков. Таким образом, автором рассмотрены особенности роста и развития сеянцев клена, обусловленные происхождением семенного материала. Оказалось, что наибольшей длины в условиях Московской области достигают проростки местного происхождения, полученные из московских семян, а также семян из Киева, 507 и 505 мм соответственно. Проростки, выращенные из семян более южных районов (Ташкент, Сухум), достигают наименьших размеров.

Рост сеянцев в естественных условиях культурного ареала различных географических зон проявляет сильную вариабельность, что связано не только с климатическими условиями и генетической разнородностью, но и с комплексом экологических факторов конкретного местообитания.

Материалы и методы исследований

Для выявления особенностей развития проростков *Acer negundo* L. в естественных условиях в некоторых точках его культурного ареала нами был собран материал в разных регионах: подзона южной тайги Санкт-Петербурга, лесостепная зона Белгородской области, горностепная зона Майкопа (табл. 1).

Таблица 1. Климатические характеристики районов исследования

Регионы	Средняя t июля, °С	Среднегодовое количество осадков, мм	Месяц с максимальным количеством осадков	Безморозный период, дни (pogoda.ru.net)
Санкт-Петербург	+18,1	633	август	150
Белгородская область, пос. Борисовка	+19,9	400–540	июнь—июль	155–160
Майкоп	+22,2	700	апрель—ноябрь	180

В Санкт-Петербурге проростки были собраны на плакоре в условиях полного освещения, в Белгородской области — на плакоре при полном освещении, в пойме вблизи уреза воды как на свету, так и в тени, на прирусловом валу в тени и на свету. В Белгородской области почвы на плакоре сухие до глубины 60 см, в пойме на прирусловом валу — свежие на глубине 55 см, вблизи уреза воды — почвенная влага выступает при нажатии. В Майкопе исследованные проростки произрастали на плакоре на свету и в пойме в тени.

Таблица 2. Морфологические характеристики проростков *A. negundo* L. в условиях разной освещенности и увлажнения

		Майкоп		Белгородская область, пойма р. Ворсклы**				Белгородская обл., плакор	СПб., плакор
		свет	тень	Вблизи уреза воды		Верхняя часть прируслового вала			
				свет	тень	свет	тень		
Кол-во пар листьев		5,6±0,4	5±0,2	3,4±0,2	2,4±0,16	4,8±0,2	2,27±0,1	2,1±0,05	2,9±0,13
Длина, мм	Гипокотилия	30,7±2,1	38±1,6	27,2±2,4	27,4±1,9	25,5±1,2	35,6±2	34,7±1,3	26,7±1,8
	Эпикотилия	19,4±1,5	22,3±1	24,9±1,3	27,4±1,7	27±2	26,9±2	28,27±0,8	24±1,1
	м/у (2)	21,7±1,7	17,1±1,3	14,7±1,7	11,3±1,6	41,8±1,4	12,1±2	10,6±0,7	17,7±0,9
	м/у (3)	16,5±1,7	6,2±0,6	11±2	4,17±1,1	38,3±1,1	5,6±2,3	2±0,5	9,9±1
	м/у (4)	16,3±1,9	5,7±0,5	11,1±3		32,2±2,9			8,1±1,6
	м/у (5)	19,6±2,8	6±0,6	10,2±3,4		18,5±3,4			6,5±2,1
Длина, мм	м/у (6)	14,6±4,6	7,1±0,9			6,6±1,6			
	м/у (7)	15,2±4,4	8,4±1,3						
	м/у (8)		7±3,2						
общая		102,3±11	60,5±3,5	53,21±5	40,8±2,1	149,7±7	40,1±3	40,5±1,6	50,3±2

* Полужирным шрифтом отмечены статистически различающиеся данные между проростками, выросшими на свету и в тени в одном географическом районе ($p = 0,95$; $T_r = 2,1$; $T_\phi > 2,5$).

** Пос. Борисовка, заповедник «Лес на Ворскле».

Проведено измерение следующих морфологических признаков проростков: длина гипокотыля, длина эпикотыля, общая длина стебля проростка (без гипокотыля), длина междоузлий (м/у), количество пар листьев (табл. 2).

Результаты исследований

Сравнение измерений морфологических характеристик проростков, выросших в условиях степи в Майкопе в тени и на свету, показали достоверное различие ($p = 0,95$; $T_T = 2,1$; $T_\Phi > 2,5$) по длинам междоузлий и общей длине стебля. Проростки достигают наибольшей длины междоузлий ($X_{\text{свет}}$ от 14,6 до 21,7 мм; $X_{\text{тень}}$ от 7 до 17,1 мм) и, как результат, общей длины ($X_{\text{свет}} = 102,3$ мм; $X_{\text{тень}} = 60,5$ мм) в условиях полного освещения. В условиях затенения проростки клена ясенелистного характеризуются большей длиной гипокотыля (на свету 30,7 мм, в тени 38 мм; $p = 0,99$; $T_T = 4,1$; $T_\Phi = 4,3$). На начальных этапах прорастания сеянцы используют питательные вещества, заложенные в семени, что позволяет вытянуть гипокотиль. Однако к началу формирования второй и третьей пар листьев (третьего и четвертого междоузлий) запасы семени полностью израсходованы, а затенение угнетает фотосинтез однолетнего клена, поэтому длина междоузлий и, как следствие, общая длина стебля значительно меньше у сеянцев в условиях затенения по сравнению с проростками, растущими на свету.

Несмотря на существующие различия по длине приростов и стебля, проростки на свету и в тени значимо не различаются по количеству пар и строению листьев ($X_{\text{свет}} = 5,6$; $X_{\text{тень}} = 5$), а также длине эпикотыля ($X_{\text{свет}} = 19,4$ мм; $X_{\text{тень}} = 22,3$ мм). В обоих местообитаниях сеянцы клена характеризуются простыми листьями. Сходство между проростками, выросшими в условиях разной освещенности, может быть объяснено тем, что длительный теплый вегетационный период компенсирует недостаток света. Наличие глинистых почв на плакоре не позволяет воде просачиваться в более глубокие почвенные горизонты, что способствует формированию оптимальных условий обеспеченности влагой, благоприятствующих развитию клена ясенелистного.

В условиях Белгородской области клен ясенелистный распространен довольно широко, заселяя различные по комплексу экологических факторов территории. По нашим наблюдениям, наиболее обильно он встречается вблизи городов как в поймах рек, так и в зарастающих плодовых садах, расположенных на плакоре.

Сравнение проростков в условиях прируслового вала в пойме р. Ворсклы (Белгородская обл.), выросших в разных по условиям освещенности местообитаниях, но в одном климатическом регионе выявило интересные закономерности. Проростки различных экотопов отличаются по общей длине стебля ($X_{\text{свет}} = 149,7$ мм; $X_{\text{тень}} = 40,1$ мм; $p = 0,99$; $T_T = 3,0$; $T_\Phi = 3,4$). Сеянцы, выросшие на свету, характеризуются большей длиной междоузлий, чем проростки, выросшие в тени. При этом разница по длине третьего междоузлия, наиболее существенна ($X_{\text{свет}} = 38,3$; $X_{\text{тень}} = 5,6$; $p = 0,99$; $T_T = 3,0$; $T_\Phi = 16,3$). Это свидетельствует о том, что развитие третьей и последующих пар листьев осуществляется в ходе открытого роста. Исследование строения семени клена ясенелистного подтвердило предположение: зародыш содержит две пары листьев.

Б. Н. Замятиным [8] показано, что у клена ясенелистного тройчатосложными формируются листья 4–6-й пары, это отражает переход растения к следующей ювенильной стадии онтогенеза. Мы сравнили проростки, выросшие в разных условиях освещенности. Было показано, что сеянцы, растущие на свету, отличаются не только большим

числом пар листьев ($X_{\text{свет}} = 4,8$; $X_{\text{тень}} = 2,3$; $p = 0,99$; $T_{\tau} = 3,0$; $T_{\phi} = 4,3$), но и началом формирования тройчатосложных листьев (5–6-я пара), следовательно более ранним переходом к следующей стадии онтогенеза. Вместе с тем не все проростки, сформировавшие шестую пару листьев, обладают тройчатосложным строением листьев, т. е. задерживаются в развитии на этапе проростка (рисунок). Таким образом, длительность стадий онтогенеза и переход к следующей стадии зависит и от экологических условий местообитания.



Внешний вид проростков клена ясенелистного в благоприятных условиях среды (А) и в неблагоприятных (Б)

Вблизи уреза воды в пойме р. Ворсклы (Белгородская обл.) наибольшей длины достигают проростки ($X_{\text{свет}} = 53,21$ мм; $X_{\text{тень}} = 40,8$ мм; $p = 0,99$; $T_{\tau} = 2,9$; $T_{\phi} = 3,3$), выросшие в хорошо освещенной части поймы. Проростки как затененного, так и освещенного местообитаний характеризуются одинаково небольшим количеством пар листьев ($X_{\text{свет}} = 3,4$; $X_{\text{тень}} = 2,4$), поэтому можно предположить, что условия данного местообитания угнетают развитие проростков клена ясенелистного. Сходство между проростками в разных условиях среды (например, по количеству пар листьев, длине эпикотилья, второго междоузлия) может быть вызвано недостатком воздуха в почве. Данное предположение подтверждается также тем, что вблизи уреза воды отсутствуют имматурные и виргинильные растения клена ясенелистного. Таким образом, затенение замедляет развитие проростков американского клена в условиях разной увлажненности почв (вблизи уреза воды, на прирусловом валу).

Проростки, сформировавшиеся в тени во всех исследованных географических регионах образуют меньшее количество пар листьев, при этом минимальное их число равно двум парам. Это подтверждает, что в зародышевой почке семени клена ясенелистного заложено только две пары листьев, а остальные развиваются в ходе открытого роста.

Проростки, выросшие на плакоре в Белгородской области в условиях полной освещенности и дефицита почвенной влаги, характеризуются формированием в среднем только двух пар листьев и небольшой длиной стебля — 40,5 мм.

Сравнение морфологических параметров проростков, выросших в условиях сходного (полного) освещения, но разной увлажненности почв показало, что наибольшими размерами обладают проростки, выросшие в условиях достаточного (умеренного, прирусловой вал) увлажнения почв (общая длина стебля составляет 149,7 мм; количество пар листьев — 4,8), тогда как в условиях избытка (вблизи уреза воды) или дефицита почвенной влаги (на плакоре) проростки растут хуже (общая длина стебля при избытке влаги составляет 53,2 мм, а при дефиците — 40,5 мм; количество пар листьев при избытке влаги равно 3,4, а при дефиците — 2,1).

Избыток почвенной влаги, возникающий вблизи уреза воды, так же как и его недостаток на плакоре в Белгородской области угнетает развитие проростков клена ясенелистного.

Двухфакторный дисперсионный анализ морфологических признаков проростков, выросших в разных экологических условиях поймы Белгородской области, показал, что на развитие таких признаков, как количество пар листьев, общая длина проростков, длина второго и последующих междоузлий оказывают влияние и увлажненность почв ($F=54$, $p<0,001$, $\eta^2=24$), и освещенность ($F=80,5$), сила совместного влияния факторов $F=55,2$. Однако, как показало вычисление доли варьирования (η^2), фактор света оказывает более сильное влияние на развитие данных признаков ($\eta^2=80\%$). Длина эпикотила, сходная у проростков в этих местообитаниях, не зависит от уровня освещенности и степени увлажненности почвы, что говорит о возможной генетической предопределенности данного признака.

Фактор света является важнейшим условием среды, обеспечивающим рост проростков клена ясенелистного. Свет оказывает влияние на развитие как линейных параметров семени, так и на количество пар листьев.

Однако местообитание представляет собой комплекс экологических условий, поэтому на развитие проростка влияет сочетание разных факторов среды. При этом один из факторов может дополнять или нивелировать влияние другого.

Длительный теплый период вегетации в Майкопе благоприятствует успешному развитию проростков клена ясенелистного как на свету, так и в тени, однако недостаток влаги, возникающий из-за высоких температур, несколько угнетает развитие проростков, не позволяя образовывать сложные листья. Белгородская область характеризуется меньшими летними температурами, но достаточное количество влаги в исследованном местообитании в совокупности с благоприятными общеклиматическими факторами среды способствуют быстрому и интенсивному развитию проростков клена ясенелистного.

Проростки клена ясенелистного, выросшие в условиях плакора Санкт-Петербурга, обладают количеством пар листьев (2,9) и длиной стебля (50,3 мм) большими, чем у сеянцев в Белгородской области (кол-во пар листьев — 2,1; длина — 40,5 мм), выросших в аналогичных условиях рельефа. Таким образом, несмотря на низкие температуры в течение вегетации, при достаточном количестве почвенной влаги развитие проростка клена ясенелистного протекает более успешно.

Мы не наблюдали ветвящихся однолетних проростков, а также сеянцев более старшего возраста, таким образом, формирование силлептических побегов не показано для молодых особей вида.

Интересно, что в разных экологических условиях одного географического региона длина эпикотила проростков значимо не различается (например в Майкопе: свет —

19,4 мм, тень — 22,3 мм), тогда как разница по длине эпикотили проростков разных географических зон статистически достоверна ($T_T = 2,9$, $T_\Phi = 3,1$, $p = 0,90$). Это позволяет предполагать, что данный признак заложен генетически и различается в разных популяциях.

Одним из важнейших факторов среды, обеспечивающих развитие сеянцев клена ясенелистного, является свет, недостаток которого угнетает рост и замедляет темпы развития. Однако даже при полном освещении, но в условиях почвенной засухи рост проростков клена ясенелистного сильно подавлен, избыток почвенной влаги также негативно сказывается на состоянии сеянца. При этом, по нашим наблюдениям, обеспеченность водой оказывает на рост сеянца клена более существенное влияние, чем температура воздуха в течение вегетации. А именно в северных регионах, при лучшей увлажненности почв проростки клена ясенелистного отличаются большими параметрами, чем в южных регионах при дефиците влаги, что, вероятно, связано с приспособленностью к обитанию в широких условиях естественного ареала.

Обсуждение результатов исследования

Полученные нами данные, характеризующие качественные и линейные параметры проростков клена ясенелистного, существенно отличаются от результатов измерений других исследователей [1, 6]. По результатам наших измерений, общая длина проростков, выросших в естественных местообитаниях в Санкт-Петербурге, составляет $50,3 \pm 2,4$ мм. Однако в работе Ю. К. Виноградовой [2] проростки, выросшие из семян местного происхождения (Московская область, Рига) и в условиях сходного климата Московской области и Риги, достигают длины 507 мм. Такая значительная разница: в 10 раз по сравнению с проростками Московской области и в 7,6 раза по сравнению с проростками рижского происхождения может быть обусловлена тем, что данные Ю. К. Виноградовой [2] получены в искусственно созданных условиях, где проростки не испытывают влияния засухи или избыточной инсоляции, а также конкуренции с травами и другими проростками. Сравнение наших данных, полученных по проросткам в Белгородской области, с данными Ю. К. Виноградовой [2], показало, что проростки южного происхождения (Белая Церковь, Донецк) достигают больших размеров — 470 и 250 мм соответственно, это в 3, 1,4 и 1,7 раза превышает длину проростков Белгородской области. Большая длина проростков южного происхождения, сформировавшихся в Московской области, по сравнению с проростками Белгородской области может быть связана с особенностями постановки.

Проростки клена ясенелистного, выращенные в ботанических садах южных регионов (Херсон, Ташкент), также характеризуются большей длиной стебля, чем проростки клена, выросшие в естественных условиях среды Белгородской области и Майкопа. Сравнение результатов наших исследований и В. И. Тихонова [6] показало, что проростки в условиях Херсонской области достигают длины стебля, в 3,3 раза превышающей длину сеянцев Белгородской области и в 4,9 — сеянцев в Майкопе. Длина проростков, выросших в Ташкенте в эксперименте Г. С. Костеловой [7], больше таковой, полученной в нашем опыте, в 4 и 5,9 раза соответственно.

Ю. К. Виноградовой [2] установлено, что проростки московского, волгоградского, астраханского и ашхабадского происхождения в условиях Московской области образуют до 16 пар листьев. Для проростков, выросших в Херсонской области, характерно

образование восьми пар листьев. По нашим данным, наибольшее число пар листьев — 9 (максимум) образуется у проростков в Майкопе на освещенном плакоре. Поскольку в почке клена ясенелистного заложено только 2 пары листьев, а остальные развиваются в ходе открытого роста, то большинство листьев у проростков разного происхождения обусловлено созданными благоприятными условиями.

Заключение

Показано, что проростки клена ясенелистного способны успешно развиваться в разных условиях освещенности и увлажненности почвы в южных и северных регионах культурного ареала, что обусловлено эвритопностью вида. Наиболее благоприятными условиями для быстрого роста и интенсивного развития сеянцев клена ясенелистного являются хорошие освещенность и увлажненность почвы, которые стимулируют открытый рост и переход к ювенильной стадии онтогенеза уже в первый год жизни.

Литература

1. Аксенова Н. А. Клены. М.: МГУ, 1975. 95 с.
2. Виноградова Ю. К. Формирование вторичного ареала и изменчивость инвазионных популяций клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Вестник ЦБС. 2006. Вып. 6. С. 20–45.
3. Голубинский С. С. К вопросу об использовании клена ясенелистного в полезащитном лесоразведении и зеленом строительстве // АН СССР СО. Тр. Центрального сибирского ботанического сада. 1960. Вып. 4. С. 23–30.
4. Overton R. P. *Acer negundo* L. Boxelder. Silvics of North America. Vol. 2. Hardwoods // tech cords: R. M. Burns and Honkala. USDA, Forest Service Agric. Handbook 654, Washington, D. C., 1990. P. 41–45.
5. Акатов В. В. Вторжение *Robinia pseudoacacia* L. в пойменные леса долины реки Белая (западное Предкавказье): масштаб и последствия для аборигенных видов // Экологический вестник Северного Кавказа. 2009. Т. 5, № 1. С. 28–35.
6. Тихонов В. И. Морфогенез системы побегов на ранних этапах онтогенеза и эволюция жизненных форм у кленов. Херсонский ГПИ, 1981. С. 15.
7. Костелова Г. С. Некоторые данные о росте кленов в ювенильном возрасте: докл. АН УзССР. Ташкент. 1961. № 6. С. 57–59.
8. Замятин Б. Н. *Aceracea* Lindl // Деревья и кустарники СССР / под ред. В. Я. Соколова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 4. С. 496–498.

Статья поступила в редакцию 15 марта 2012 г.