

УДК 582.536-114

doi: 10.17223/19988591/25/5

А.Г. Лапиров

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок,
Ярославская обл., Россия*

Особенности онтогенеза частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae)

Обобщены многолетние материалы по онтогенезу частухи подорожниковой. Выделены и описаны 11 возрастных состояний: 1-й год жизни – проростки и ювенильные растения; 2-й год – взрослые вегетативные, скрытогенеративные и молодые генеративные; 3-й год – молодые и средневозрастные генеративные растения; 4-й год – средневозрастные и старые генеративные, а также сенильные растения. Выявлены особенности индивидуального развития и их изменения при переходе из одного онтогенетического состояния в другое.

Ключевые слова: *Alisma plantago-aquatica* L.; гелофиты; онтогенез; возрастные состояния.

Введение

Частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.) – один из представителей семейства *Alismataceae* Vent., относится к экологической группе низкотравных гелофитов [1]. Это растение с евразийско-североафриканским ареалом [2], обладает широкой экологической амплитудой и встречается по берегам озер, рек, на мелководьях водохранилищ, в прудах, канавах, каналах, кюветах, в местах с поверхностным и грунтовым подтоплением [3–6]. Частуха подорожниковая относится к пионерным растениям, появляющимся в массе на водоемах в первые годы их существования, однако вид конкурентно нестойкий [4, 6]. Это растение – индикатор эвтрофных пресноводных участков водоемов с аллювиальными отложениями, местообитаний, нарушенных вследствие выпаса, участков понижения уровня воды и наличия мощных иловых отложений [3].

Частуха подорожниковая – ценное лекарственное растение. Она обладает мочегонным действием. Настой и порошок листьев принимают при хроническом нефрите, отеках почечного происхождения, водянке, геморрое и для уменьшения выработки молока при отнятии детей от груди [7]. Кроме того, отмечается кормовое, декоративное и пищевое значение этого растения [3].

Ранее онтогенез этого растения описан в условиях Республики Марий Эл (территория Национального парка «Марий Чодра»: берега некоторых озер и старицы р. Илеть [8–10]). Кроме того, некоторые морфологические

показатели различных возрастных групп частухи подорожниковой с целью выявления изменений их биомассы и продукции были получены Н.В. Васильевой [11] в экспериментальных прудах. Однако в этих работах слабо отражены особенности формирования вегетативной и генеративной сферы растений в каждом возрастном состоянии и их изменения при переходе из одного возрастного состояния в другое.

Наше исследование биологии (в широком смысле, включая и онтогенез) частухи подорожниковой было начато в конце XX в. (1996–1999 гг.) и продолжается в настоящее время. За этот период развитие *A. plantago-aquatica* изучалось не только в различные по уровню водности годы, но и в разных местообитаниях, характерных для произрастания этого вида.

Цель настоящей работы – обобщение материалов по онтогенезу *A. plantago-aquatica*.

Материалы и методики исследования

Исследование онтогенеза частухи подорожниковой проводилось в течение вегетационных сезонов 1996–1999, 2001–2003, 2005, 2008–2011 гг. на мелководьях Рыбинского водохранилища и впадающих в него малых рек Ильдь, Сутка и Корожечна; на увлажненном понижении вблизи копи в д. Григорово и на участке нарушенной луговины среди кустарника (ивняка) вблизи п. Борок; в придорожных понижениях вдоль автомобильных дорог. Для полевых исследований также использовались экспериментальные пруды, в которых были созданы условия, близкие к естественным. Грунтовые комплексы в местах произрастания варьировали от песчаных с наилком (мелководья водохранилища и малых рек) до песчано-глинистых и заиленного глинистого песка (понижения и пруды соответственно).

Степень обводнения мелководий Рыбинского водохранилища и малых рек зависела от водности года и режима регулирования стока водохранилища. Увлажнение понижений (в д. Григорово и вблизи п. Борок, а также вдоль автомобильных дорог) в значительной мере зависело от количества атмосферных осадков. Уровень обводненности экспериментальных прудов был связан с режимом подачи воды из водохранилища и имел ежедневные колебания: к утру (за ночь) глубина воды понижалась до 0 см (у края пруда) и 12 см (в центральной его части). После подачи воды (утром) глубина повышалась до 4 и 16 см соответственно и держалась на этом уровне в дневные и вечерние часы.

Кроме того, самые ранние этапы развития были изучены на проростках, выращенных из орешков, высеянных в грунт экспериментального пруда и в процессе проращивания их в лабораторных условиях. В последнем случае орешки проращивались в люминостате в трех чашках Петри между слоями фильтровальной бумаги, увлажненной отстоявшейся водопроводной водой – по 50 орешков в каждой, фотопериод 9/15, освещенность 1200–1500 Лк.

В течение эксперимента колебания температур составляли от 21,5 до 31,2°C при отклонениях от средней в каждом месяце 0,9–2,5°C. Для наблюдений за прорастанием и дальнейшим развитием проростков брались только стратифицированные во влажных условиях орешки (хранение в холодильнике при температуре + 4...5°C в течение 8 мес.).

Последующие этапы развития были прослежены в природных условиях, а также на отобранных и аккуратно перенесенных в середине июня 1998 г. из увлажненного понижения в д. Григорово в экспериментальный пруд одинаковых по габитусу 55 растениях 1-го года жизни и 100 растениях 2-го года жизни (все экземпляры семенного происхождения). Растения были высажены на двух ступенях экспериментального пруда, сходных по планировке, характеру грунта, качеству поступающей воды и температурному режиму. Глубина воды на первой ступени была на 10 см меньше, чем на второй.

Для характеристики каждого возрастного состояния использовали 8(10)–15 растений. Для этого с конца мая – начала июня по октябрь два раза в месяц (в прудах один раз в две недели) растения аккуратно выкапывались для проведения тщательного морфологического анализа надземной и подземной сферы. Измерялись длина и ширина наибольшего листа, максимальная длина корней, цветоноса, диаметр клубневидного утолщения; подсчитывалось число придаточных корней, листьев и цветоносов. Дополнительно, для анализа морфологических признаков растений, использовались гербарные материалы ИБВВ РАН (IBIW).

Все данные были статистически обработаны при помощи пакета Excel, в таблицах и тексте приведены средние значения каждого показателя и отклонения от средней.

Описание онтогенеза проводили по схеме возрастной периодизации Т.А. Работнова [12] с некоторыми дополнениями [13, 14].

Результаты исследования и обсуждение

Онтогенез

Латентный период

Так же как и ряд исследователей [15–18], мы считаем, что плод *A. plan-tago-aquatica* – многоорешек, а не семянка [6] или сборная семянка [19, 20 и др.]. Определение «сборная семянка» неправомерно, поскольку гинецей частухи подорожниковой состоит из свободных плодолистиков (т.е. апокарпный [21]). Кроме того, термин «сборный» плод уже давно считается устаревшим [15, 16].

По нашим наблюдениям, период созревания орешков частухи подорожниковой длится с конца августа до конца сентября, что связано с растянутым сроком цветения и, как следствие, неодновременным развитием как отдель-

ных соцветий, так и цветков в пределах одного соцветия. На одном соцветии образуется от 130 до 6 181 орешков, при этом среднее число орешков в плоде $15,4 \pm 3,9$ с колебаниями от 11 до 24. Орешки мелкие, $2,2 \pm 0,4$ см длиной, ко-со-обратнойцевидные, на спинке выпуклые. По данным А.А. Смиренского [6], одна особь продуцирует 2 200 орешков, а по В.К. Богачеву [22] – 6 830, но на особенно мощных экземплярах число семян может достигать 30 000 [23]. Орешки имеют залегающий под эпидермисом пояс крупных воздухоносных клеток, который позволяет им плавать в течение 2–10 дней [15]. Семена мелкие, от 3 до 7–8 мм длиной, часто подковообразно изогнутые, семязачаток частухи, так же как и зародыш, в процессе формирования семени становится двусторонне изогнутым или подковообразным [17], семя защищено от намокания плотным эндокарпием и семенной кожурой [15].

Особенности анатомического строения орешков и семени оказывают серьезное влияние на состояние покоя и процессы прорастания.

На основании проведенных экспериментов мы, так же как и М.Г. Николаева и др. [18], считаем, что светочувствительным семенам *A. plantago-aquatica* свойствен комбинированный тип покоя ($A_{\phi} - B_2$), который связан не только с водонепроницаемостью покровов, но и с особым физиологическим состоянием самого зародыша. Для преодоления этого покоя, как считают некоторые авторы [18, 24], семена нуждаются в стратификации при температуре $+1 \dots 10^{\circ}\text{C}$ (оптимально $+5^{\circ}\text{C}$) в течение 1–2 месяцев или, возможно, в скарификации. Однако по нашим данным для нарушения покоя более эффективной оказалась холодная влажная стратификация орешков при температуре $+4 \dots 5^{\circ}\text{C}$ в течение 7–8 месяцев (процент прорастания 84–97). Отметим также, что свежие орешки имеют очень низкий процент прорастания (около 3,3%). Более подробные данные об особенностях прорастания орешков частухи подорожниковой изложены Н.В. Васильевой [12].

Виргинильный период

Проростки. По нашим наблюдениям, прорастание у *A. plantago-aquatica* надземное. Оно свойственно также большинству водных однодольных [25–28]. У набухших семян крупный зародыш, покрытый темной семенной кожурой, хорошо выделяется на светло-коричневом фоне околоплодника. На ранних этапах развития проростка зародыш дифференцирован, имеет подковообразную форму, слегка суженную к апикальному концу. У него разрастается утолщенная базальная часть гипокотила, за счет чего происходит разрыв семенной кожуры в зоне микропиллярного отверстия. Посередине базальной части находится зачаток первичного корешка в виде бугорка $0,2\text{--}0,4$ мм длиной. В момент прорастания семядоля сильно увеличивается в размерах, выдвигается из оболочки семени и слегка прогибается в виде арки. В этот период семядоля имеет хорошо выраженное влагилице, внутри которого находится уже дифференцированная почка, первый зачаточный зе-

ленный лист которой (0,5 мм длиной) хорошо заметен через ткани влагалища. На утолщенном базальном конце гипокотилия на начальном этапе заметна щетка редких коротких волосков, число и длина которых в течение последующих двух дней существенно увеличиваются. Такой венец волосков отмечен и у других водных растений [26, 29, 30]. На ранних стадиях развития волоски служат для укрепления проростка в грунте и адсорбции питательных веществ (Klebs, 1885, цит. по: [25]; Goebel, 1889, цит. по: [31]). Семядоля на 2–3-й день зеленеет и «не “пропадает” для растения в качестве фотосинтезирующего органа», что обычно для проростков водных растений и растений сырых мест [32. С. 36–37]. А.П. Хохряков [32] предполагает, что позеленение семядоли не вызвано водным образом жизни, а является выражением общей тенденции к ускорению развития. Это замечание чрезвычайно важно при последующем рассмотрении развития проростков частухи подорожниковой.

В процессе дальнейшего развития семядоля значительно увеличивается в размерах и уже на 5-е сутки достигает максимальной величины, к этому же времени наибольших размеров достигают первичный¹ и первый придаточный корни (табл. 1). В начальный, наиболее ответственный период развития прежде всего именно эти органы обеспечивают проросток питательными веществами для последующего роста.

Следует также отметить более быстрые темпы формирования подземной сферы проростка по сравнению с надземной. Первая своего максимального развития достигла за 15 дней, вторая – за 23 дня (табл. 1). Исключение – первые три зеленых листа, которые, появившись на 2-й, 4-й и 7-й день (соответственно) от начала прорастания, достигают максимальных размеров за 7 (первые два листа) и 12 (третий лист) дней. Заметим также, что появление первых двух придаточных корней (на 2-й и 4-й день после прорастания) совпало по времени с появлением 1-го и 2-го зеленого листа (рис. 1, а).

Гипокотиль в течение всего периода развития остается укороченным, и его длина не превышает у проростка 2,0 см.

Это возрастное состояние растение проходит за 13(14)–20 дней (с конца мая – начала июня до конца июня²), семядоля и первичный корень отмирают. На побеге сохраняются 4–5(6) зеленых ассимилирующих листьев и 4 придаточных корня, имеющих петлеобразные изгибы, что говорит об их контрактильном характере. В верхушечной почке в этот период формируется 2(3) листовых зачатка в виде коротких валиков. На главном побеге проростка эпикотиль и следующие за ним междоузлия укороченные, т.е. побег I порядка – розеточный. Такая форма роста очень важна, поскольку, как отмечает М.В. Марков [33], это позволяет расходовать ассимиляты прежде всего на создание листьев и в меньшей степени – на формирование стебля как вспомогательной структуры.

Отметим, что уже у проростка базальная часть главного побега (3–5 междоузлий, включая эпикотиль) слегка утолщается, паренхиматизируется; образуется структура, напоминающая «облиственный клубень» [34] диаметром около 0,1 см. Влагалища семядоли и первых двух-четырех зеленых

листьев играют роль защитных чешуй, покрывающих верхушечную почку (почку возобновления) «клубня».

Т а б л и ц а 1

Сроки появления вегетативных органов проростка и достижения ими максимальной величины

Вегетативные органы	Срок появления органа, дни*	Срок достижения органом максимальной величины, дни	Максимальный размер, см
Семядоля	С начала прорастания	5	12,1 ± 3,4
Гипокотиль	С начала прорастания	3	2,0 ± 0,0
Первичный корешок	С начала прорастания	5	12,0 ± 0,4
Придаточные корни			
1	2	5	10,2±5,3
2	4	6	1,8±0,7
3	11	13	1,4±0,8
4	12	15	0,7 ±0,1
Зеленые листья			
1	2	7	9,9 ±1,3
2	4	7	4,8 ±0,5
3	7	12	4,4 ±1,0
4	8	18	4,0 ±0,7
5	14	19	3,8 ±0,9
6	17	23	2,7 ±0,7

* Все сроки указаны с момента прорастания семени.

В лабораторных условиях и в природе, при возможном пересыхании местообитаний в весенний период, на этом этапе развитие проростка прекращалось. В течение 2–5 последующих дней зеленые листья постепенно бурели, подгнивали и потом высыхали. В конечном итоге отмирал и весь побег.

В прудовых условиях и при благоприятном температурном режиме и уровне увлажнения местообитаний в природе процесс формирования структуры проростка проходил в той же последовательности, что и в лаборатории, только более быстрыми темпами. Подобную закономерность у проростков 4 видов *Alismataceae* и 2 видов *Limnocharitaceae* отмечал также R. Kaul [35]. Окончательные размеры проростков частухи подорожниковой в лабораторных и в природных условиях существенно не различались. Отметим только, что в первом случае (в лаборатории) у единичных экземпляров у 2-го зеленого листа (и только у него) мы наблюдали слабую дифференцировку на черешок и листовую пластинку (слегка расширена и сплющена верхушка листа), остальные листья – линейные. В природных условиях это явление нами отмечено либо также только у 2-го зеленого листа, либо у 2-го и 3-го, либо со 2-го по 5-й зеленый лист. 1-й зеленый лист у лабораторных и природных

растений всегда оставался линейным. Как писал С.Д. Sculthorpe [36. С. 225], у *A. plantago-aquatica* «...первые листья, формирующиеся каждый сезон, или у развивающихся проростков, часто содержат не более чем полуцилиндрический черешок, у которого дистальная часть может или не может быть сплюснута в небольшую, иногда плавающую псевдопластинку...». К сожалению, данный автор не уточняет, какое число, каких листьев и в какой последовательности образуется. У проростков *A. triviale* Pursh (вида, близкого к *A. plantago-aquatica*) S. V. Liev [37] отмечал образование от 3 до 5 линейных листьев перед черешковыми, независимо от глубины воды. Р.П. Манохина [31], выращивая частуху подорожниковую из орешков в Душанбинском ботаническом саду, показала, что в период между появлением первого настоящего узколинейного листа и появлением настоящего надводного листа у проростков развивается целый ряд листьев с переходной формой листовой пластинки. Подобные вариации она связывает с различиями в степени обводненности грунта. По нашему мнению, этим же объясняются различия в степени дифференцировки листа и у наших проростков в прудовых (на первом уровне экспериментального пруда) и в природных условиях с постоянно изменяющимся режимом увлажнения местообитания.

Ювенильные растения (рис. 1, б). В этом возрастном состоянии частуха подорожниковая завершает первый год жизни. У растений возрастает общее число придаточных корней: от 17 до 28, из них 7–8 толстых контрактильных и от 9 до 21 тонких. Последние образуют корешки II порядка, которые редко рассеяны вдоль придаточных корней; гораздо больше их ближе к верхушке корня. Число развернувшихся зеленых листьев также возрастает до 7–8, причем и у этих листьев степень дифференцировки может быть различна. В подавляющем большинстве случаев они имеют слабо развитую листовую пластинку, длина которой в 5–6,5 раз меньше длины черешка. При этом ширина листовой пластинки в процессе развития практически не меняется и достигает в среднем $0,5 \pm 0,2$ см.

В сентябре начинается процесс разрушения листьев. В начале месяца перегнивают первые три листа, частично обнажая клубневидно утолщенную базальную часть побега, которая достигает 0,2–0,3 см в длину и толщину. К октябрю разрушаются почти все листья, причем влагалища последних из них прикрывают верхушечную почку, которая в это время достигает емкости 6(7)–8 листовых зачатков. Таким образом, в первый год жизни у особи семенного происхождения развивается моноподиально нарастающий вегетативный розеточный ортотропный побег первого порядка. В таком состоянии растение зимует.

Р.П. Манохина [31] отмечает, что цветет частуха подорожниковая в год посева, т.е. в первый год жизни. Подобное наблюдалось нами в 1997 г. у семенных растений на обсохшей сплаvine и в засушливом 1999 г. на мелководье Рыбинского водохранилища. Растения сформировали цветоносы, которые имели 4–5 мутовок с 2–3 веточками в каждой. Резкое ускорение ритма развития этих растений, по-видимому, стимулировала высокая температура. Кроме

того, цветение двух растений в первый год жизни отмечено нами в начале сентября на втором уровне пруда, на глубине 60 см. При этом один цветонос был очень слабо развит и имел 2 мутовки, другой находился на начальном этапе развития. Интересно, что эти растения имели по 7 зеленых листьев, причем 6 первых из них были уплощенными лентовидными, а 7-й имел слегка расширенную верхушку. Очевидно, что в экстремальных условиях отдельные наиболее сильные растения стремятся (и способны) переходить в генеративную фазу развития на первом году жизни.

Второй год развития

Нам не удалось найти имматурные и молодые вегетативные растения частухи подорожниковой. По-видимому, после перезимовки эти возрастные состояния растения проходят очень быстро. Кроме того, как отмечал еще Goebel (1928, цит. по: [38]), выделение имматурных и виргинильных растений представляет большие трудности, особенно у гомобластных³ растений. Возможно также, что в данном случае мы имеем дело с явлением временной поливариантности онтогенеза в форме ускоренного развития: пропуск одного или нескольких возрастных состояний [39].

Исходя из этого, в прегенеративном периоде онтогенеза на втором году жизни *A. plantago-aquatica* нами выделены и описаны только взрослые вегетативные (виргинильные) растения. Они сформировали от 7 до 11 листьев с максимальной длиной и шириной листовой пластинки $4,9 \pm 2,1$ и $1,7 \pm 0,4$ см соответственно. Генеративных органов у них обнаружено не было. Общее число придаточных корней – $34,8 \pm 9,6$, из них $30,2 \pm 6,9$ тонких питающих, остальные толстые контрактивные. Продолжительность взрослого вегетативного состояния – 12–15 дней (с конца мая до середины июня).

Растения, обнаруженные нами во второй половине июня, как мы полагаем, по внешним габитуальным признакам можно было бы также отнести к взрослому вегетативному возрастному состоянию, поскольку все наиболее значимые параметры изменились незначительно. Растения имели от 7 до 13 листьев типичной для вида формы, максимальная длина и ширина листовой пластинки которых варьировала от 2,9 до 7,5 см и от 1,3 до 3,9 см соответственно. Видимые генеративные органы отсутствовали, процессы отмирания почти не были выражены (за исключением побуревших 1–3 листьев). Общее число придаточных корней – $45,2 \pm 13,0$, из них $36,0 \pm 13,5$ – тонких питающих, остальные толстые контрактивные.

Однако подробный морфологический анализ показал наличие в структуре этих растений внешне незаметных генеративных органов. Все это позволяет нам вслед за Э.В. Шестаковой [40] и Л.А. Жуковой и Э.В. Шестаковой [41] считать данное возрастное состояние скрытогенеративным (СГ). Продолжительность этого онтогенетического состояния не превышает 15 дней и характеризует переход растений в генеративный период онтогенеза [41].

В связи с этим отметим следующие важные моменты.

1. С момента заложения генеративных органов нарастание главного побега частухи подорожниковой становится симподиальным. При этом некоторые авторы [36, 42, 43] считают, что это результат раздвоения апикальной меристемы, которое характерно для многих, если не всех таксонов *Alismatidae* [43]. Однако наши исследования, а также рисунки и описание этого процесса у предыдущих авторов показывают, что в данном случае мы имеем дело, скорее, с акросимподиальным нарастанием, которое, в понимании Л.Е. Гатцук, «...происходит за счет одной из верхних пазушных почек; если оно связано с образованием цветка или соцветия на верхушке моноподиального побега, это самая верхняя почка вегетативной сферы...» [44. С. 87].

2. У частухи подорожниковой нами [45, 46] отмечено явление «квантованности» роста (в понимании Т.И. Серебряковой [37]), при котором соцветие закладывается только после определенного числа не отдельных фитомеров, а целых «квантов». Заметим также, что у *A. triviale* (вида, близкого к *A. plantago-aquatica*) между соцветиями формируется 6 или, иногда, 5 листьев (включая мембранный профилл [37]); а у *A. subcordatum* максимально 3 листа [35]. Как отмечает Т.И. Серебрякова [37. С. 186], «...если же соцветие не заложилось, то “кванты” фитомеров соцветия становятся вегетативными...».

3. В типичном случае (при закладке генеративных органов) наличие профилла является не только показателем перехода к симподиальной форме роста. Он также разграничивает «кванты роста», которые, по сути, являются отдельными элементарными побегами (термин И.А. Грудзинской [47]).

4. Ежегодно на главном побеге, как правило, паренхиматизируются и утолщаются все метамеры, лежащие ниже соцветия (а при его отсутствии – ниже профилла). Число подобных метамеров зависит от возрастного состояния растения. При этом ось соцветия постепенно сдвигается в сторону (создается впечатление пазушного характера соцветия), и формируется подобие «цельного» укороченного клубневидного «корневища» (утолщенная «мнимая ось симподия» (термин – Сакс, 1870, цит. по: [44])). Причем довольно часто граница между отдельными клубневидными утолщениями (последовательными подиумами – элементарными побегами) становится трудноразличимой.

С учетом всего сказанного заметим, что у подавляющего большинства скрытогенеративных (СГ) растений первое зачаточное соцветие (максимальная длина до 1,0 см) обнаружено после формирования 4–6 фитомеров (один «квант» роста). У единичных СГ растений до первого соцветия развивается 8–10 метамеров, т.е. реализуется 2 «кванта» роста, равных 4–5 фитомерам. Вероятно, это происходит тогда, когда после первого «кванта» вегетативного роста соцветие не закладывается, и тогда, как мы отмечали выше, «кванты» фитомеров соцветия становятся вегетативными. При этом после первой порции, равной 4–5 листьям, как правило, формируется пленчатый двухки-

левой профилл, очень похожий на слабо развитый зеленый лист, представленный только влагалищной частью.

В пазухах всех листьев, от первого до предпоследнего перед формированием соцветия, имеются закрытые боковые почки длиной от 0,2 до 0,7 см. Все они, исключая почку в пазухе предпоследнего листа, содержат от 6 до 8 листовых зачатков. Емкость боковой почки, расположенной в пазухе предпоследнего листа, выше, чем у нижележащих почек, и достигает 12–15 листовых зачатков. Эта почка, так же как и нижележащие, спящая и лишь в редких случаях трогается в рост, выдвигая зеленые листья. На этой стадии ее развитие заканчивается. Нижележащие почки в рост не трогаются.

У молодых генеративных растений второго года жизни (МГР-2), в отличие от предыдущей группы (СГ), дальнейшее развитие претерпевает первый цветонос (табл. 2). У него сильно вытягивается междоузлие до первой мутовки (субфлоральное) (рис. 2), занимающее от 60 до 80% длины всего генеративного побега. На остальной части соцветия формируется не более 2–4 мутовок, в каждой по 3 боковых веточки, несущих цветки, а затем и плоды; либо мутовки не развиваются и вся остальная часть соцветия скрыта под тремя кожистыми брактеем (имеет вид закрытого бутона на длинной ножке). Кроме того, у наиболее сильных растений возможно заложение еще одного, крайне редко – двух зачаточных соцветий. Второе (0,4–0,5 см длиной) и третье (0,2–0,3 см длиной) соцветия находятся в зачаточном состоянии до конца вегетационного сезона и в таком виде отмирают. Следует отметить, что второй и третий зачаток соцветия (если имеются) закладываются только после того, как на побеге образуется 4–6 листьев, включая мембранный профилл (т.е. «квант» роста у этих растений равен 4–6 фитомерам). К концу вегетационного сезона первый цветонос достигает максимальной длины до 25 см. Цветение растянутое – с конца июня до середины августа, своего максимума достигает в июле. Плоды формируются в августе – начале сентября. Диссеминация происходит в течение сентября, хотя иногда плоды не опадают с растения и сохраняются на полностью высохшем цветоносе в течение октября. К этому моменту перегнивают и разрушаются листья, обнажая побуревшие почки. В конечном счете разрушается и сам цветонос, от него сохраняется лишь короткий «пенек». Открытая верхушечная почка побега, емкостью 11,2±2,2 листовых зачатков, частично прикрыта побуревшими остатками влагалищ 3–5 листьев.

Как и у предыдущей группы, у МГР-2 корневая система представлена толстыми контрактильными (15,2±7,4) и тонкими питающими (62,0±1,6) корнями. Последние обильно ветвятся, формируя корни III порядка. Контрактильные корни ветвятся редко, хотя иногда и формируют малочисленные и редко расположенные корни II порядка.

Остаток побега первого года, как правило, отмирает, однако у некоторых растений он может сохраняться и на следующий год в виде небольшой плотной горошины или короткого пенька.

Продолжительность этого онтогенетического состояния – 11 месяцев.

Завершая описание второго года жизни частухи подорожниковой заметим, что в прегенеративном периоде онтогенеза (взрослые вегетативные растения) сохраняется розеточный характер роста главного побега, тогда как в генеративном периоде формируется вегетативно-генеративный полурозеточный побег.

Третий год развития

Возобновление растений в третий и последующие годы – симподиальное. Темп развития растений зависит от комплекса экологических условий, основные из которых – температура и уровень увлажнения. При оптимальном сочетании этих факторов, особенно в начале вегетационного сезона, развитие растений происходит быстро.

На третьем году жизни у частухи подорожниковой продолжается генеративный период онтогенеза, в котором нами выделено два возрастных состояния: молодые (МГР-3) и средневозрастные генеративные растения 3-го года жизни (СВГ-3) (табл. 2).

Первая группа растений (МГР-3) отличается от МГР-2 более мощным развитием вегетативной сферы; главный побег их состоит из клубневидного утолщения прошлого года со спящими почками и «пеньком» от цветоноса (часто эти структуры полностью перегнивают) и небольшого растущего участка текущего года. Последний также утолщен за счет паренхиматизации и разрастания 5–6 сближенных междоузлий в базальной части главного побега. Причем его диаметр ($1,3 \pm 0,1$ см) в 2–2,5 раза больше высоты, поэтому побег нынешнего года в начале развития имеет уплощенный вид. Он несет от 5 до 8(9) листьев. Максимальная длина черешка листа в 2–2,5 раза превышает максимальную длину листовой пластинки при колебаниях ширины от 2,6 до 4,8 см (табл. 2). К середине июля на главном побеге 3-го года сохраняется 4–6 зеленых листьев (в среднем $5,0 \pm 0,7$), остальные буреют и отмирают. Число листовых зачатков открытой верхушечной почки растущего побега к этому времени достигает $8,4 \pm 0,6$. Причем уже в ней в пазухе 12-го листа (считая от первого развернувшегося) закладывается второе по счету зачаточное соцветие. Первое же соцветие закладывается и развивается в пазухе 6-го (5-го) развернувшегося зеленого листа. К июлю оно достигает длины $39,7 \pm 4,1$ см, при этом, как и у МГР-2, длина субфлорального междоузлия в 3–10 раз превышает длину всей остальной части. Соцветие имеет $5,4 \pm 1,9$ мутовок с боковыми веточками, несущими цветки. Развитие их происходит не одновременно, поэтому соцветия отличаются большим разнообразием.

У большинства МГР-3 (как и у МГР-2) в пазухах листьев до первого соцветия формируется от 2 до 4 боковых почек, содержащих от 3 до 7 листовых зачатков. Из них наибольшего развития достигает почка в пазухе пред-

Т а б л и ц а 2

Морфометрические показатели некоторых возрастных состояний
A. plantago-aquatica в генеративном периоде на 2–4-м году жизни

Возрастное состояние	Диаметр клубневидного утолщения, см	Общее число зеленых листьев	Макс. длина: листа / черешка, см	Макс. дл. листовых пластики / шир. листовой пластинки, см	Общее число придаточных корней	Общее число реализованных цветоносов	Число листовых зачатков в верхушечной почке главного побега текущего года
2-й год развития							
СГ	1,3±0,2	10,6±2,8	18,9±5,8 / 13,7±4,5	5,2±2,3 / 2,6±1,3	45,2±13,0	–	11,8±2,2
МГР-2	0,9±0,1	8,2±3,4	15,3±7,4 / 10,4±5,6	4,9±2,1 / 2,4±1,2	77,2±9,9	1	11,2±2,2
3-й год развития							
МГР-3	1,3±0,1	7,8±0,8	21,7±7,2 / 13,6±5,4	7,5±2,4 / 3,7±1,1	72,2±8,7	2	8,4±0,6
СВГ-3	2,3±0,2	22,0±0,8	25,2±7,7 / 18,9±5,6	6,0±2,7 / 2,7±1,4	190,4±26,2	2	18,0±1,7
4-й год развития							
СВГ-4	1,9±0,3	12,0±0,4	37,1±2,8 / 24,7±1,3	12,3±1,5 / 6,9±1,3	90,8±30,3	2(3)/1(2)*	12,7±1,2

* В знаменателе – на боковых побегах.

последнего листа перед формированием соцветия (в данном случае в пазухе 5(4) листа – П-1). К июлю число листовых зачатков в ней достигает 8(9).

У МГР-3 живые придаточные корни расположены лишь на утолщенном участке текущего года, причем на начальном этапе преобладают контрактильные корни (от 19 до 37), тонких питающих корней немного и они не ветвятся. К июлю число придаточных корней значительно возрастает ($72,2 \pm 8,7$) за счет увеличения питающих, контрактильные же корни приобретают бурый цвет и затем отмирают.

Продолжительность данного онтогенетического состояния – 40–45 дней.

У подавляющего большинства СВГ-3 отсутствует клубнеобразный участок прошлого (2-го) года. От предыдущей возрастной группы эти растения отличаются более мощным развитием: в 2 раза возрастают диаметр и длина клубневидного утолщения нынешнего года, в 2,5 раза – число придаточных корней (табл. 2), причем более 2/3 из них короткие, не ветвящиеся, остальные достигают III порядка ветвления. Контрактильных корней немного – от 5 до 30; часть корней буреет и перегнивает. В 3 раза возрастает общее число ассимилирующих листьев (табл. 2), при этом с начала августа резко усиливается процесс их отмирания. Одни листья в это время уже полностью побуревшие, мягкие, спадающие, другие – с бурой листовой пластинкой, у третьих процесс разрушения захватил и черешок. К концу сентября число отмерших листьев в среднем равно $18,5 \pm 3,1$.

У этой возрастной группы хорошо развиты 2 соцветия. Продолжает развитие цветонос в пазухе 6-го (5-го) листа. Его длина возрастает, достигая максимумом 80 см. Это соцветие имеет 7–8(9) мутовок, несущих от 4 до 6 веточек. С середины июля становится хорошо заметно и второе соцветие, которое формируется в пазухе 12-го листа (иногда 10–11-го листа). В это время его длина не превышает в среднем $5,4 \pm 1,9$ см, оно несет не более 2 мутовок с 2–3 боковыми веточками, которые к концу июля образуют цветки. К середине августа длина соцветия возрастает в 3–5 раз, а число мутовок в 2–2,5 раза.

Неодновременность развития как отдельных соцветий, так и цветков в пределах одного соцветия приводит к растянутым срокам плодоношения, которые длятся с конца августа до конца сентября. В конце сентября – начале октября соцветия с апикального конца начинают разрушаться, но часть растений уходит с неразрушенными высохшими соцветиями в зиму.

У единичных, наиболее сильных растений в пазухе 17–18 листа может заложиться и начать развитие третье соцветие.

Как мы отмечали ранее, в пазухах листьев до первого соцветия возможно развитие боковых почек. У СГР-3 число листовых зачатков в них по сравнению с предыдущей группой (МГР-3) несколько возрастает (до 8–9 фитомеров), хотя число почек остается тем же (от 2 до 4). Кроме того, у СГР-3 на участке главного побега от первого до второго соцветия развивается еще одна боковая почка (П-2) – в пазухе предпоследнего листа (в нашем случае 11-го) перед формированием второго соцветия.

К концу сентября емкость почки П-1 возрастает до 10–12 листовых зачатков. В это же время у почки П-2 число листовых зачатков несколько больше – (14)13–15(16–17). Обе почки закрытые, фитомеры прикрыты 1–2 длинными кожистыми чешуевидными листьями. При этом в местах образования этих двух наиболее развитых пазушных почек клубневидное утолщение главного побега приобретает овальную форму. Подобное явление отмечалось И.И. Андреевой [48] у клубнелуковиц шпажника гибридного на 5-м году жизни. По-видимому, это происходит вследствие неравномерного разрастания метамеров.

Крайне редко и только у наиболее сильных СГР-3 частухи подорожниковой в пазухе 17(16)-го листа может развиваться третья боковая почка.

Число листовых зачатков открытой верхушечной почки (почки возобновления) главного побега СВГ-3 к концу сентября равно $18,0 \pm 1,7$. Направление роста почки – апогеотропное или косоапогеотропное (термины по П.А. Смирнову [49]).

Продолжительность этого онтогенетического состояния – 10–10,5 месяцев.

Таким образом, на третьем году жизни у *A. plantago-aquatica* сохраняется полурозеточный характер развития главного побега и квантированность роста. До конуса нарастания реализуется развитие 2–3 «квантов» (равных 4–6 фитомерам), т.е. годичный побег состоит из 2–3(4) элементарных побегов.

Четвертый год развития. Продолжается генеративный период онтогенеза. Здесь нами выделено и описано два возрастных состояния: средневозрастное генеративное 4-го года жизни (СВГ-4) и позднее (старое) генеративное.

СВГ-4 имеют в составе побегового тела хорошо развитое клубневидное утолщение прошлого года (с почками и остатками цветоносов) и растущий участок текущего года. Причем на побеге прошлого года дальнейшее развитие претерпевают 2 наиболее крупные и хорошо развитые почки (П-1 и П-2), сформированные в предыдущем вегетационном сезоне – из них развиваются боковые побеги (БП-1 и БП-2, их описание представлено ниже). В отличие от всех остальных возрастных состояний, у СВГ-4 в основании главного побега нынешнего года и боковых побегов формируются короткие, плотные чешуевидные влагалищные листья. У главного побега их, как правило 4 или 10, у боковых побегов – 4. Боковых почек они не несут. Затем, до образования первого соцветия, следует формация ассимилирующих листьев, несущих в пазухах почки.

К началу июля главный побег нынешнего года достигает длины $38,6 \pm 2,9$ см, несет $12,0 \pm 1,4$ зеленых ассимилирующих листьев, у 5–8 из которых начинает желтеть и покрываться бурыми пятнами листовая пластинка. Кроме того, в это время на побеге еще сохраняются остатки 11(12) уже перегнивших листьев (в том числе все чешуевидные, остальные – ассимилирующие). Из общего количества придаточных корней тонких питающих ($62,8 \pm 19,3$) в 2 раза больше, чем контрактильных.

В пазухе 7-го и 13-го зеленых листьев хорошо развиты 2 цветоноса $66,0 \pm 6,9$ и $31,2 \pm 12,2$ см длиной, несущих до 6 (первый) и 3 (второй) мутовок, 2–4 из которых с боковыми веточками, несущими цветки. К началу августа длина цветоносов возрастает в 1,5–2 раза ($100,4 \pm 4,6$ и $76,3 \pm 13,2$ см соответственно), увеличивается и число мутовок ($7,2 \pm 0,8$ и $5,8 \pm 1,9$). Подавляющее большинство растений в это время переходит к плодоношению, хотя отдельные веточки еще несут цветки. У единичных наиболее сильных растений возможно развитие (в разной степени) третьего цветоноса.

Главный побег имеет 2–4 боковые почки в пазухах зеленых листьев до первого соцветия, содержащих 5–6 листовых зачатков. Причем, как и у предыдущих возрастных состояний, к середине июля наиболее сильно развита почка (П-3), расположенная в пазухе листа непосредственно перед первым соцветием (т.е. в пазухе 6-го листа). Число листовых зачатков в ней в этот период равно 7–9. У единичных растений у этих почек в пазухе 7-го листа уже закладывается зачаток соцветия. Почка в пазухе 12-го листа (т.е. перед вторым соцветием, П-4) развивается лишь у отдельных растений и содержит в это время 6(7) листовых зачатков. Число листовых зачатков в открытой верхушечной почке главного побега равно $12,7 \pm 1,2$.

Как мы отмечали выше, у СВГ-4 две наиболее крупные и хорошо развитые почки (П-1 и П-2) на побеге прошлого года (3-го) формируют боковые побеги: БП-1 и БП-2. Они, как и главный побег, до перехода в генеративное состояние нарастают моноподиально. Причем более крупный из них (БП-1) располагается на клубнеобразно утолщенном участке предыдущего года выше (т.е. ближе к основанию побега нынешнего года), чем более слабо развитый (БП-2). Первый несет в среднем в 1,5 раза больше зеленых ассимилирующих листьев ($17,0 \pm 1,7$), чем второй. Диаметр и высота базального клубневидного утолщения БП-1 также в 1,5–1,6 раза больше, чем у более слабо развитого (БП-2). Вместе с весенним ростом у этих побегов формируются зачатки генеративных органов, которые к началу июля реализуются в соцветия. Интересно отметить, что у БП-1 закладывается 2, а у БП-2 – 1 соцветие, причем, как правило, в пазухах тех же листьев (т.е. 7-го и 13-го зеленых листьев), что и у главного побега 4-го года. Вместе с тем, у 70% БП-1 нормально развивается только одно соцветие (в пазухе 7-го листа), и лишь у наиболее мощных из них возможно развитие и второго. У БП-2 всегда развивается только одно соцветие. Следует отметить, что у некоторых боковых побегов соцветия закладываются лишь после развития 2–3 вегетативных квантов роста, равных 6(5) фитомерам, включая мембранный двухкилевой профилл.

Число листовых зачатков в открытой верхушечной почке БП-1 достигает 9(10)–11 (в среднем $9,7 \pm 0,6$), а у БП-2 – (7)6–8(9) листовых зачатков (в среднем $7,3 \pm 0,6$).

К началу июля у этих боковых побегов на клубнеобразно утолщенном базальном участке образуется до 10–15 придаточных корней, $14,2 \pm 0,3$ см длиной, из них тонких питающих в 1,5–2 раза больше, чем контрактильных.

На 4-м году развития с середины июля у подавляющего большинства СВГ-4 начинает разрушаться, а к концу этого месяца полностью разрушается клубневидно утолщенный участок предыдущего года (иногда он полностью или частично сохраняется до первых чисел августа, а затем от него остается короткий «пенек»). У некоторых растений он легко отделяется от побега нынешнего года уже в середине июля. Таким образом, на этой стадии развития у частухи подорожниковой начинается поздняя частичная неспециализированная морфологическая дезинтеграция, в результате которой боковые (дочерние) побеги (БП-1 и БП-2) обособляются и переходят к самостоятельному существованию.

Утолщенный базальный участок главного побега нынешнего года приобретает вид небольшого клубневидного овального корневища, поскольку каждый следующий квант роста как бы слегка сдвигается в сторону за счет неравномерного разрастания междоузлий. Причем при приближении к апикальному концу диаметр и высота клубневидного утолщения уменьшаются.

Продолжительность этого онтогенетического состояния – 50–75 дней.

Поздние (старые) генеративные растения 4-го года жизни характеризуются тем, что у них процессы отмирания преобладают над процессами новообразования. И это несмотря на то, что у некоторых растений почки, расположенные до первого и второго (а иногда и до третьего) соцветия продолжают свое развитие, формируя (первые 2 почки – П-3 и П-4) боковые побеги (БП-3 и БП-4). Отмирает большая часть придаточных корней, разрушаются практически все зеленые ассимилирующие листья, сохраняется лишь бурый небольшой участок листового влагалища. Наблюдается резкое снижение генеративной функции. К середине августа завершают свое развитие 2(3) соцветия, которые начинают разрушаться с верхушки. Отметим, что у единичных растений нами обнаружен зачаток четвертого соцветия, которое иногда продолжает свое развитие, достигает длины до 34 см, несет 3 слабо сформированных мутовки. Это соцветие к цветению не переходит и, так же как и предыдущие, отмирает. Это не согласуется с данными S.M. Liev [37], отметившего, что у *A. triviale* после третьего соцветия продолжается только вегетативный рост.

Продолжительность этого онтогенетического состояния – около 30 дней.

Переход в постгенеративный период онтогенеза происходит на 4-м году жизни в начале сентября. У сенильных растений наблюдается предельное упрощение жизненной формы: начинается процесс перегнивания с базального конца клубнеобразного утолщения 4-го года. У одних растений этот процесс завершается полной неспециализированной морфологической дезинтеграцией, отделением БП-3 и БП-4 и переходом их к самостоятельному существованию. У других клубнеобразное утолщение, покрытое черными перегнившими корнями, еще сохраняется. Оно имеет почерневшую верхушечную почку и находящиеся в процессе развития 2 боковых побега (БП-3 и БП-4). Либо отделяется один из побегов, и тогда структура такого растения еще более упрощается.

Продолжительность этого онтогенетического состояния – 30–45 дней.

Таким образом, частуха подорожниковая в течение 4 лет реализует неполный онтогенез (термин [41]) от семени до сенильного возрастного состояния. На 4-м году жизни в результате частичной, а затем полной неспециализированной морфологической дезинтеграции происходит обособление боковых побегов (БП-1–БП-4) и переход их к самостоятельному существованию, приводящему к формированию клона. Заметим, что, по единичным литературным данным, продолжительность неполного онтогенеза этого растения может быть и больше – от 5 до 15 лет [9]. Однако по нашим наблюдениям в течение 12 лет в разных экологических условиях (мелководья водоемов и водотоков Ярославской обл. и др.) и в разные по уровню водности годы неполный онтогенез *A. plantago-aquatica* не превышал 4 лет. Реализации полного онтогенеза у этого растения нами не наблюдалось, и определить его длительность на настоящий момент не представляется возможным.

Заключение

В онтогенезе *A. plantago-aquatica* нами выделено 11 возрастных состояний: 1-й год жизни – проростки и ювенильные растения; 2-й год – взрослые вегетативные, скрытогенеративные и молодые генеративные; 3-й год – молодые и средневозрастные генеративные растения; 4-й год – средневозрастные, старые генеративные и сенильные растения. Кроме того, в процессе индивидуального развития выявлены следующие особенности:

- структура первых листьев, развивающихся у проростка, зависит от степени обводненности грунта: от линейных при развитии в воде до дифференцированных на черешок и листовую пластинку при развитии на суше;

- до цветения (проростки, ювенильные и взрослые вегетативные растения) главный побег частухи подорожниковой нарастает моноподиально, затем – симподиально. Таким же образом развиваются и боковые побеги, формирующиеся у растений различных возрастных групп. «Перевершинивание» происходит путем акросимподиального нарастания;

- с момента развития генеративных органов наблюдается четко выраженная квантированность роста. Величина квантов зависит, по-видимому, от возрастного состояния растения. В подавляющем большинстве случаев она равна 4–6 фитомерам;

- морфологическая дезинтеграция растения, как частичная неспециализированная, так и полная, наступает на 4-м году жизни особи, что приводит к образованию клона из обособившихся и перешедших к самостоятельному существованию разновозрастных боковых побегов.

Примечания

¹ Наши многочисленные эксперименты с орешками частухи подорожниковой показывают, что при их прорастании в подавляющем большинстве случаев главный (первичный)

корень хорошо развивается, что не согласуется с данными Klebs (1885, цит. по [25]), отмечающего отсутствие его развития у водных однодольных различных семейств, в том числе и Alismataceae.

² Здесь и далее заметим, что сроки и длительность прохождения разных возрастных состояний растениями подвержены колебаниям и существенным образом зависят от изменений экологических условий (температурный режим, уровень увлажнения и т.д.).

³ По И.Г. Серебрякову [30], гомобластным называется такой тип развития, когда ювенильные растения незначительно отличаются от взрослых.

Литература

1. Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль : ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
2. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. : Изд-во СПХВА, 2000. 780 с.
3. Дубына Д.В., Сытник С.М., Тасенкевич Л.А. и др. Макрофиты-индикаторы изменения природной среды. Киев : Наукова Думка, 1993. 434 с.
4. Лисицына Л.И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л. : Наука, 1990. С. 3–49.
5. Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. 220 с.
6. Смирнский А.А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. М. : Гос. издат. технической и экономической литературы по вопросам заготовок, 1952. 183 с.
7. Махлаюк В.П. Лекарственные растения в народной медицине. Саратов : Приволжское книжное издательство, 1993. 534 с.
8. Алябьева Е.А. Онтогенез и особенности организации ценопопуляций некоторых гигрофитов Республики Марий Эл : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2001. 21 с.
9. Алябьева Е.А. Частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.) // Биоразнообразие растений в экосистемах национального парка «Марий Чодра». Йошкар-Ола : МарГУ, 2005. Ч. 2. С. 115–120.
10. Алябьева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенез частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола : МарГУ, 2000. Т. II. С. 123–129.
11. Васильева Н.В. Экология размножения частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2004. 19 с.
12. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
13. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляции растений разных биоморф // Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 216 с.
14. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2 (134). С. 7–35.
15. Левина Р.Е. Плоды. Саратов : Приволжское книжное издательство, 1967. 216 с.
16. Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л. : Наука, 1987. 160 с.
17. Мелихан А.П. Семейство Alismataceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 1 : Однодольные. Л. : Наука, 1985. С. 36–38.
18. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.И. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. : Наука, 1985. 347 с.
19. Александрова Л.А. Материалы к систематике видов *Alisma* L. // Ботанический журнал. 1967. Т. 52, № 3. С. 362–370.

20. Палибин И.В. Alismataceae // Труды Ботанического института АН СССР. 1956. Сер. 8. Вып. 1. С. 59–60.
21. Тахтаджян А.Л. Подкласс Алисматида (Alismatidae) // Жизнь растений. Цветковые растения. М. : Просвещение, 1982. Т. 6. С. 7–9.
22. Богачев В.К. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище // Труды биологической станции «Борок» АН СССР. Борок, 1950. № 1. С. 302–316.
23. Богачев В.К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища // Ученые записки Ярославского гос. пед. ун-та. Естествознание. Ярославль, 1952. Вып. XIV(XXIV). С. 5–106.
24. Крокер В. Рост растений. М. : Изд-во иностранной литературы, 1950. 359 с.
25. Васильченко И.Т. О значении морфологии прорастания для систематики растений и истории их происхождения // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. 1936. Вып. 3. С. 7–66.
26. Лапиров А.Г., Трусов Б.А. Онтогенез *Butomus umbellatus* (Butomaceae). Развитие из семян в первый год жизни // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 11. С. 45–53.
27. Boyd L. D.Sc. Monocotylous seedlings (morphological studies in the post-seminal development of the embryo) // Transactions and Proceedings of the Botanical Society of Edinburgh. 1932. Vol. 31. P. 5–224.
28. Kaul R.B. Reproductive phenology and biology in annual and perennial Alismataceae // Aquatic Botany. 1985. Vol. 22, № 2. P. 153–165.
29. Васильченко И.Т. О значении морфологии прорастания // Советская ботаника. 1938. № 3. С. 19–41.
30. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Советская наука, 1952. 391 с.
31. Манохина Р.П. Интродукция декоративных прибрежно-водных растений в Таджикистане : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1984. 21 с.
32. Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск : Наука, 1975. 202 с.
33. Марков М.В. Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 35 с.
34. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М. : Просвещение, 1978. 480 с.
35. Kaul R.B. Reproductive phenology and biology in annual and perennial Alismataceae // Aquatic Botany. 1985. Vol. 22, № 2. P. 153–165.
36. Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. London : Arnold, 1967. 610 с.
37. Liev S.M. Growth forms in Alismatales. I *Alisma triviale* and species *Sagittaria* with upright vegetative axes // Canadian Journal of Botany. 1979. Vol. 57, № 21. P. 2325–2352.
38. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М. : Наука, 1971. 358 с.
39. Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых трав // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. : МПТИ, 1986. С. 104–114.
40. Шестакова Э.В. Тмин обыкновенный // Изучение проблем популяционной экологии растений. Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга: Отчет НИР № 01910056055. Йошкар-Ола, 1991. С. 13–15.
41. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола : МарГУ, 1997. С. 3–27.
42. Charlton W.A., Ahmed A. Studies in the Alismataceae IV. Developmental morphology of *Ranalisma humile* and comparisons with two members of the Butomaceae, *Hydrocleis nymphoides* and *Butomus umbellatus* // Canadian Journal of Botany. 1973. Vol. 51, № 15. P. 899–910.
43. Wilder G.I. Phylogenetic trends in the Alismatidae (Monocotyledonae) // Botanical Gazette. 1975. Vol. 136, № 2. P. 159–170.

44. Гатиук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 3. С. 84–100.
45. Лапиров А.Г. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой // Гидробиотаника 2000. V Всероссийская конференция по водным растениям. Борок, 2000. С. 174–175.
46. Лапиров А.Г. Явление квантированности роста в метамерной организации побега некоторых представителей семейства Alismataceae Vent. // Вестник Тверского государственного университета. 2008. № 25(85). С. 122–127.
47. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботанический журнал. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
48. Андреева И.И. Жизненный цикл шпажника гибридного *Gladiolus x hybridus* Hort. (Iridaceae) // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 8. С. 1183–1196.
49. Смирнов П.А. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника // Труды Приокско-Террасного гос. заповедника. 1958. Вып. 2. С. 1–247.

Поступила в редакцию 24.10.2013 г.

Лапиров Александр Григорьевич – канд. биол. наук, доцент, зав. лабораторией высшей водной растительности ФГБУН Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (п. Борок, Ярославская обл., Россия). E-mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 1 (25). P. 66–89

doi: 10.17223/19988591/25/5

Alexandr G. Lapirov

Department of Higher Aquatic Vegetation, I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation. E-mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru

Peculiarities of the ontogenesis of *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae)

Long-term data on the ontogeny of *A. plantago-aquatica* L. are summarized. Eleven age stages are identified and described: the 1st year of life – seedlings and juvenile; the 2nd year – adult vegetative, latent generative and young-generative; the 3rd year – young and middle-generative plants; the 4th year – middle-generative, old generative and senile plants. Patterns of individual development are identified. Special attention is paid to the formation of vegetative and generative sphere of plants and their changes during the transition from one ontogenetic state to another. This study of ontogenesis of *A. plantago-aquatica* was conducted during the vegetation seasons of 1996–1999, 2001–2003, 2005, 2008–2011 in shallows of the Rybinsk reservoir and inflowing small rivers Ild, Sytka and Korozchna; a moist depression near the excavated pond in the village of Grigorovo and a section of disturbed meadows, among willow shrubs near the town of Borok; in roadside depressions along the roads.

Alisma plantago-aquatica L. is a representative of the family Alismataceae Vent. It belongs to the ecological group of short grass helophytes. This plant has the Eurasian-North African range, wide ecological amplitude and is found along the shores of lakes, river banks, in shallows of reservoirs, in ponds, trenches, canals, ditches, and areas with surface and groundwater flooding. *A. plantago-aquatica* is a pioneer plant which appears in mass in water bodies during the first years of their existence. However, the competitive ability of this species is low. This plant is an indicator of eutrophic freshwater areas with alluvial sediments, habitats disturbed due to grazing, low water areas and the presence of thick deposits of silt.

Our research has shown that:

– The structure of the first leaves, which develop from seedling, depends on the water content in soil and varies from linear, when developed in water, to differentiated into the petiole and leaf blade, when developed on land.

– Before flowering (seedlings, juvenile and adult vegetative plants) the primary shoot of *A. plantago-aquatica* grows monopodially, then – sympodially. Side shoots, which are formed in plants of different age groups, develop in the same way. “Metacoryphism” occurs through acrosimpodial growth.

– From the moment of the generative organs development, clearly expressed quantitative growth is observed. Apparently, the value of quanta depends on the age of the plant. In most cases, it is equal to 4–6 phytomers.

– Morphological fragmentation of the plant, both partial non-specialized and complete, occurs in the 4-th year of life of the individual, which leads to the formation of a clone from isolated uneven lateral shoots that passed to an independent existence.

Key words: *Alisma plantago-aquatica* L.; helophytes; ontogenesis; age stages.

Received October 24, 2013

References

1. Papchenkov V.G. Rastitel'nyy pokrov vodoemov i vodotokov Srednego Povolzh'ya. Yaroslavl': TSMP MUBiNT, 2001. 200 s. [Papchenkov VG. Vegetation cover of water reservoirs and water passages of the Middle Povolzhye. Yaroslavl: TSMP MUBiNT; 2001. 200 p.] In Russian
2. Tsvelev N.N. Opredelitel' sosudistyykh rasteniy severo-zapadnoy Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti). SPb.: Izd-vo SPKhVA, 2000. 780 pp. [Tsvelev NN. Indicator of vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod Oblasts). Saint-Petersburg: SPHVA; 2000. 780 p.] In Russian
3. Dubyna D.V., Sytnik S.M., Tassenkevich L.A. i dr. Makrofity-indikatory izmeneniya prirodnoy sredy. Kiev: Naukova Dumka, 1993. 434 pp. [Dubyna DV, Sytnik SM, Tassenkevich LA, Shelyag-Sosonko YV, Geyny S, Groudova Z, Gusak M, Otyagekova G, Erzhabkova O. Macrophytes-indicators of natural environment changes: Naukova Dumka; 1993. 434 p.] In Russian
4. Lisitsyna L.I. Flora volzhskikh vodokhranilishch. Flora i produktivnost' pelagicheskikh i litoral'nykh fitotsenozov vodoemov basseyna Volgi. L.: Nauka, 1990. PP. 3-49. [Lisitsyna LI. Flora of Volga water-storage basins. *Flora and productivity of pelagic and littoral phyto-cenoses of the Volga river basin water reservoirs*. Leningrad: Nauka; 1990. p. 3-49.] In Russian
5. Lisitsyna L.I., Papchenkov V.G., Artemenko V.I. Flora vodoemov volzhskogo basseyna. Opredelitel' tsvetkovykh rasteniy. SPb.: Gidrometeoizdat, 1993. 220 pp. [Lisitsyna LI, Papchenkov VG, Artemenko VI. Flora of the Volga basin water reservoirs. Indicator of flowering plants. Saint-Petersburg: Gidrometeoizdat; 1993. 220 p.] In Russian
6. Smirenskiy A.A. Vodnye kormovye i zashchitnye rasteniya v okhotnich'e-promyslovykh khozyaystvakh. M.: Gos. izdat. tekhnicheskoy i ekonomicheskoy literatury po voprosam zagotovok, 1952. 183 pp. [Smirenskiy AA. Water fodder and protective plants in hunting and commercial farms. Moscow: State publishing house of technical and economic literature regarding stocks; 1952. 183 p.] In Russian
7. Makhlayuk V.P. Lekarstvennyye rasteniya v narodnoy meditsine. Saratov: Privolzhskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1993. 534 pp. [Makhlayuk VP. Medical plants in alternative medicine. Saratov: Privolzhskoe publishing house; 1993. 534 p.] In Russian
8. Alyabysheva E.A. Ontogenez i osobennosti organizatsii tsenopopulyatsiy nekotorykh gigrofitov Respubliki Mariy El: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Syktyvkar, 2001. 21 pp. [Alyabysheva EA. Ontogeny and organisation features of some hygrophytes cenopopulations of the Mari El Republic: [CandSci dissertation abstract. Syktyvkar: Mari State Unoversity; 2001. 21 p.] In Russian

9. Alyabysheva E.A. Chastukha podorozhnikovaya (*Alisma plantago-aquatica* L.). Bioraznoobraziye rasteniy v ekosistemakh natsional'nogo parka «Mariy Chodra». Yoshkar-Ola: MarGU, 2005. Ch. 2. PP. 115-120. [Alyabysheva EA. Water plantain (*Alisma plantago-aquatica* L.). *Plant biodiversity in ecosystems of the National Park "Mari Chodra"*. Part 2. Yoshkar-Ola: Mari State University; 2005. p. 115-120.] In Russian
10. Alyabysheva E.A., Zhukova L.A., Voskresenskaya O.L. Ontogenez chastukhi podorozhnikovoy (*Alisma plantago-aquatica* L.). Ontogeneticheskiy atlas lekarstvennykh rasteniy. Yoshkar-Ola: MarGU, 2000. Vol. II. PP. 123-129. [Alyabysheva EA, Zhukova LA, Voskresenskaya OL. Water plantain (*Alisma plantago-aquatica* L.) ontogeny. *Ontogenetic atlas of medical plants*. Vol. II. Yoshkar-Ola: Mari State university, 2000. p. 123-129.] In Russian
11. Vasil'eva N.V. Ekologiya razmnozheniya chastukhi podorozhnikovoy (*Alisma plantago-aquatica* L.): avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Saransk, 2004. 19 pp. [Vasilyeva NV. Ecology of water plantain (*Alisma plantago-aquatica* L.) propagation [CandSci dissertation abstract. Saransk: Ogarev Mordova State University; 2004. 19 p.] In Russian
12. Rabotnov T.A. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh. Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 1950. Vyp. 6. PP. 7-204. [Rabotnov TA. Life cycle of perennial plants in pratal cenoses. *Proceedings of the Botanical institute of the Academy of Sciences of the USSR. Geobotany*. 1950;6:7-204.] In Russian
13. Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Toropova N.A., Falikov L.D. Ob'em schetnoy edinitsy pri izuchenii tsenopopulyatsii rasteniy raznykh biomorf. Tsenopopulyatsii rasteniy (Osnovnye ponyatiya i struktura). M.: Nauka, 1976. 216 pp. [Smirnova OV, Zaugolnova LB, Toropova NA, Falikov LD. Measurement unit volume while studying plant cenopopulations of different biomorphes. *Plant cenopopulations* (Main concepts and structure). Moscow: Nauka; 1976. 216 p.] In Russian
14. Uranov A.A. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh protsessov. Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biol. nauki. 1975. No 2(134). PP. 7-35. [Uranov AA. Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energetic processes. *Proceedings of High school. Biological sciences*. 1975;2(134):7-35.] In Russian
15. Levina R.E. Plody. Saratov: Privolzhskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1967. 216 pp. [Levina RE. Fruits. Saratov: Privolzhye publishing house, 1967. 216 p.] In Russian
16. Levina R.E. Morfologiya i ekologiya plodov. L.: Nauka, 1987. 160 pp. [Levina RE. Morphology and ecology of fruits. Leningrad: Nauka; 1987. 160 p.] In Russian
17. Melikyan A.P. Semeystvo Alismataceae. Sravnitel'naya anatomiya semyan. Vol. 1: Odnodol'nye. L. : Nauka, 1985. PP. 36-38. [Melikyan AP. Alismataceae family. Comparative seed anatomy. Part 1. Monocotyledones. Leningrad: Nauka; 1985. p. 36-38.] In Russian
18. Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.I. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyaschikhysya semyan. L.: Nauka, 1985. 347 pp. [Nikolaeva MG, Rasumova MV, Gladkova VI. Dormant seeds germination. Reference book. Leningrad: Nauka; 1985. 347 p.] In Russian
19. Aleksandrova L.A. Materialy k sistematike vidov *Alisma* L. Botanicheskii zhurnal. 1967. Vol. 52, No 3. PP. 362-370. [Aleksandrova LA. Materials for species *Alisma* L. systematics. *Botanical journal*. 1967.52(3):362-370.] In Russian
20. Palibin I.V. Alismataceae. Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR. 1956. Ser. 8. Vyp. 1. PP. 59-60. [Palibin IV. Alismataceae. *Proceedings of the Botanical institute of the Academy of Sciences of the USSR*. 1956;8(1):59-60.] In Russian
21. Takhtadzhyan A.L. Podklass Alismatidy (Alismatidae). Zhizn' rasteniy. Tsvetkovyye rasteniya. M.: Prosveshchenie, 1982. Vol. 6. PP. 7-9. [Takhtadzhyan AL. Subclass Alismatidae. *Plant life. Flowering plants*. Vol. 6. Moscow: Prosveschchenie; 1982. p. 7-9.] In Russian
22. Bogachev V.K. O razvitiy vodnoy rastitel'nosti v Rybinskom vodokhranilishche. Trudy biologicheskoy stantsii «Borok» AN SSSR. Borok, 1950. No 1. PP. 302-316. [Bogachev VK. On water vegetation development in Rybinsk water-storage basin. *Proceedings of the biological station "Borok" of the Academy of Sciences of the USSR*. Borok: 1950;1:302-316.] In Russian

23. Bogachev V.K. Formirovanie vodnoy rastitel'nosti Rybinskogo vodokhranilishcha. Uchenye zapiski Yaroslavskego gos. ped. un-ta. Estestvoznaniye. Yaroslavl', 1952. Vyp. XIV(XXIV). PP. 5-106. [Bogachev VK. Water vegetation formation in Rybinsk water-storage basin. *Proceedings of Yaroslavl State Pedagogical University. Natural science.* XIV(XXIV). Yaroslavl: 1952, pp.5-106.] In Russian
24. Kroker V. Rost rasteniy. M.: Izd-vo inostrannoy literatury, 1950. 359 pp. [Kroker V. Plant growth. Moscow: Foreign Literature; 1950. 359 p.] In Russian
25. Vasil'chenko I.T. O znachenii morfologii prorstaniya dlya sistematiki rasteniy i istorii ikh proiskhozhdeniya. Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR. Ser. 1. Flora i sistematika vysshikh rasteniy. 1936. Vyp. 3. PP. 7-66. [Vasilchenko IT. On the significance of germination morphology for plants systematics and the history of their origin. *Proceedings of the Botanical institute of the Academy of Sciences of the USSR.* Part 1. Flora and systematics of higher plants. 1936;3:7-66.] In Russian
26. Lapirovo A.G., Trusov B.A. Ontogenez *Butomus umbellatus* (Butomaceae). Razvitiye iz semyan v pervyy god zhizni. Botanicheskiy zhurnal. 1993. Vol. 78, No 11. PP. 45-53. [Lapirovo AG, Trusov BA. Ontogeny of *Butomus umbellatus* (Butomaceae). Development from seeds in the first year of life. *Botanical Journal.* 1993;11(78):45-53.] In Russian
27. Boyd LDS. Monocotylous seedlings (morphological studies in the post-seminal development of the embryo). *Transactions and Proceedings of the Botanical Society of Edinburgh.* 1932;31:5-224.
28. Kaul RB. Reproductive phenology and biology in annual and perennial Alismataceae. *Aquatic Botany.* 1985;2(22):153-165.
29. Vasil'chenko I.T. O znachenii morfologii prorstaniya. Sovetskaya botanika. 1938. No 3. PP. 19-41. [Vasilchenko IT. On the significance of germination morphology. *Soviet botany.* 1938;3:19-41.] In Russian
30. Serebryakov I.G. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy. M.: Sovetskaya nauka, 1952. 391 pp. [Serebryakov IG. Morphology of higher plants vegetative organs. Moscow: Sovetskaya nauka; 1952. 391 p.] In Russian
31. Manokhina R.P. Introduktsiya dekorativnykh pribrezhno-vodnykh rasteniy v Tadzhikistane: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Dushanbe, 1984. 21 pp. [Manokhina RP. Introduction of ornamental littoral plants in Tadjikistan [CandSci Dissertation abstract]. Dushanbe: 1984. 21 p.] In Russian
32. Khokhryakov A.P. Zakonomernosti evolyutsii rasteniy. Novosibirsk: Nauka, 1975. 202 pp. [Khokhryakov AP. Patterns of plant evolution. Novosibirsk: Nauka; 1975. 202 p.] In Russian
33. Markov M.V. Struktura i populyatsionnaya biologiya maloletnikh rasteniy tsentra Russkoy ravniny: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. M., 1992. 35 pp. [Markov MV. Structure and population biology of short-lived perennial plants of the Russian plain centre [DrSci abstract]. Moscow: 1992. 35 p.] In Russian
34. Vasil'ev A.E., Voronin N.S., Elenevskiy A.G., Serebryakova T.I. Botanika. Anatomiya i morfologiya rasteniy. M.: Prosveshchenie, 1978. 480 pp. [Vasilyev AE, Voronin NS, Elenevsky AG, Serebryakova TI. Botany. Plants anatomy and morphology. Moscow: Prosveshcheniye; 1978. 480 p.] In Russian
35. Kaul RB. Reproductive phenology and biology in annual and perennial Alismataceae. *Aquatic Botany.* 1985;2(22):153-165.]
36. Sculthorpe CD. The biology of aquatic vascular plants. London: Arnold; 1967. 610 p.
37. Liev SM. Growth forms in *Alismatales*. I *Alisma triviale* and species *Sagittaria* with upright vegetative axes. *Canadian Journal of Botany.* 1979;21(57):2325-2352.
38. Serebryakova T.I. Morfogenez pobegov i evolyutsiya zhiznennykh form zlakov. M.: Nauka, 1971. 358 pp. [Serebryakova TI. Shoot morphogenesis and crop life forms evolution. Moscow: Nauka; 1971. 358 p.] In Russian

39. Zhukova L.A. Polivariantnost' ontogeneza lugovykh trav. Zhiznennyye formy v ekologii i sistematike rasteniy. M.: MGPI, 1986. PP. 104-114. [Zhukova LA. Polyvariety of meadow grass ontogeny. Life forms in plant ecology and systematics. Moscow: Moscow State Pedagogical University; 1986. p. 104-114.] In Russian
40. Shestakova E.V. Tmin obyknovenny. Izuchenie problem populyatsionnoy ekologii rasteniy. Populyatsionno-ontogeneticheskie aspekty ekologicheskogo monitoringa: Otchet NIR № 01910056055. Yoshkar-Ola, 1991. PP. 13-15. [Shestakova EV. Caraway. In: *Problems of plant population ecology*. Population ontogenetic aspects of ecological monitoring: Research report № 01910056055. Yoshkar-Ola, 1991, p. 13-15.] In Russian
41. Zhukova L.A., Shestakova E.V. Vvedenie. Ontogeneticheskiy atlas lekarstvennykh rasteniy. Yoshkar-Ola: MarGU, 1997. PP. 3-27. [Zhukova LA, Shestakova EV. Introduction. *Ontogenetic atlas of medical plants*. Yoshkar-Ola: Mari State University; 1997. p. 3-27.] In Russian
42. Charlton WA, Ahmed A. Studies in the Alismataceae IV. Developmental morphology of *Ranalisma humile* and comparisons with two members of the Butomaceae, *Hydrocleis nymphoides* and *Butomus umbellatus*. *Canadian Journal of Botany*. 1973;15(51):899-910.
43. Wilder GI. Phylogenetic trends in the Alismatidae (Monocotyledonae). *Botanical Gazette*. 1975;2(136):159-170.
44. Gattsuk L.E. K metodam opisaniya i opredeleniya zhiznennykh form v sezonnom climate. Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otd. biol. 1974. Vol. 79, No. 3. PP. 84-100. [Gatsuk LE. On methods of description and definition of life forms in seasonal climate. *Bulletin of Moscow society of Naturalists. Department of biology*. 1974;79(3):84-100.] In Russian
45. Lapirov A.G. Osobennosti ontogeneza chastukhi podorozhnikovoy. *Gidrobotanika* 2000. V Vserossiyskaya konferentsiya po vodnym rasteniyam. Borok, 2000. PP. 174-175. [Lapirov AG. Features of water plantain ontogeny. *Gidrobotanika*. Borok: 2000. p. 174-175.] In Russian
46. Lapirov A.G. Yavlenie kvantirovannosti rosta v metamernoy organizatsii pobega nekotorykh predstaviteley semeystva Alismataceae Vent. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2008. No 25(85). PP. 122-127. [Lapirov AG. Quantitative growth in metameric shoot organisation of some representatives of Alismataceae Vent. Family. *Vestnik of Tver State University*. 2008;25(85):122-127.] In Russian
47. Grudzinskaya I.A. Letnee pobegoobrazovanie u drevesnykh rasteniy i ego klassifikatsiya. *Botanicheskiy zhurnal*. 1960. Vol. 45. No 7. PP. 968-978. [Grudzinskaya IA. Summer shoot formation of woody plants and its classification. *Botanical Journal*. 1960;45(7):968-978.] In Russian
48. Andreeva I.I. Zhiznennyy tsikl shpazhnika gibridnogo *Gladiolus kh hybridus* Hort. (Iridaceae). *Botanicheskiy zhurnal*. 1977. Vol. 62, No 8. PP. 1183-1196. [Andreeva II. *Gladiolus x hybridus* Hort. (Iridaceae) life cycle. *Botanical journal*. 1977;62(8):1183-1196.] In Russian
49. Smirnov P.A. Flora Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo zapovednika. *Trudy Prioksko-Terrasnogo gos. zapovednika*. 1958. Vyp. 2. PP. 1-247. [Smirnov PA. Flora of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve. *Proceedings of the Prioksko-Terrasny State Nature Reserve*. 1958;2:1-247.] In Russian