

## К БИОЛОГИИ *OENANTHE AQUATICA* (L.) POIR. (UMBELLIFLORAE)

О. А. Лебедева, Е. А. Беляков

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: lebedeva\_o.a.@ibiw.ru

Поступила в редакцию 13.09.2020

Изучены особенности прорастания плодов и начальные этапы онтогенеза *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. Выявлено, что зрелые плоды *O. aquatica* не имеют периода покоя. Прорастание как свежесобранных плодов, так и подвергшихся различным условиям хранения в течение 4 месяцев (в лабораторных условиях, холодильнике и морозильной камере), показало высокий процент лабораторной всхожести от 90.6 до 100%. При этом, хранение плодов в морозильной камере и в холодильнике привело к снижению показателей лаг-времени и периода прорастания (по сравнению с таковыми у свежесобранных плодов и плодов, хранящихся при комнатной температуре). Выявлено, что плоды *O. aquatica* прорастают без периода покоя. Показано, что развитие проростка *O. aquatica* в лабораторных условиях длится около 30 сут. Переход растения в ювенильное онтогенетическое состояние происходит при отмирании семядольных листьев и сопровождается появлением всех основных органов растения. Проросток представляет собой моноподиально нарастающий розеточный побег с главным и придаточными корнями. Ювенильное растение также представлено одноосным моноподиально и анизотропно нарастающим розеточным побегом. Переход в иматурное возрастное состояние, характеризуется сохранением розеточной формы роста и появлением пазушных почек на побеге. В ювенильном и иматурном возрастных состояниях растения, как правило, зимуют. Выявлено, что уже на стадии проростка, прослеживается поливариантность онтогенеза по темпам развития растений (растущих в чашках-Петри и плавающих на поверхности воды в лабораторных стаканах), связанная с различной скоростью перехода растения из фазы проростка в ювенильное возрастное состояние.

*Ключевые слова:* особенности прорастания плодов; начальные этапы онтогенеза, поливариантность онтогенеза.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-116-124

### ВВЕДЕНИЕ

*Oenanthe aquatica* (L.) Poir. – вид с европейско-западно-азиатским ареалом [Цвелев, 2000 (Tzvelev, 2000)]. Является обычным обитателем побережья практически всех медленно текущих и стоячих водоемов – зарастающих мелководий, болот, канав, стариц, сплавин [Дубына и др., 1993 (Dubyna et al., 1993); Лисицына и др., 2009 (Lisitsyna et al., 2009); Петрова, Барыкина, 2010 (Petrova, Barykina, 2010); Hroudova et al., 1992; Jensch, Poschlod, 2008 и др.]. Относится к индикаторам участков с колебанием уровня режима воды, обнажения поверхности дна и мелководий [Дубына и др., 1993 (Dubyna et al., 1993); Jensch, Poschlod, 2008]. Тяготеет к глубинам от 20 до 100 см и различным грунтам, может образовывать обширные чистые сообщества [Дубына и др., 1993 (Dubyna et al., 1993); Hroudova et al., 1992], сохраняющиеся короткое время (Hroudova et al., 1992), часто лишь в течении одного сезона. Частота встречаемости вида обычно колеблется от года к году. Так, по данным чешских исследователей [Hroudova et al., 1992] и нашим наблюдениям, вид может произрастать на отдельном участке водоема в течение года, а потом отсутствовать там несколько лет. *O. aquatica*

очень изменчивый вид, способный формировать как наземную, так и полупогруженную и полностью погруженную формы [Петрова, Барыкина, 2010 (Petrova, Barykina, 2010); Hroudova et al., 1992]. Это позволяет ему хорошо адаптироваться к колебаниям уровня воды, глубине, скорости течения, занимать новые или освободившиеся места обитания. Следует отметить, что до недавнего времени вид являлся предметом глубоких биоморфологических и онтогенетических исследований отечественных и зарубежных ученых [Сарычева, 2000 (Sarycheva, 2000); Петрова, 2008 (Petrova, 2010); Савиных, Мальцева, 2008 (Savinykh, Maltseva, 2008); Мальцева, 2009 (Maltseva, 2009); Петрова, Барыкина, 2010 (Petrova, Barykina, 2010)]; Hroudova et al., 1992 и др.], показавших, что данное растение может вести себя не только как озимый однолетник, но и как многолетний монокарпик или вегетативно-малолетний олигокарпик [Мальцева, 2009 (Maltseva, 2009); Петрова, 2015 (Petrova, 2015)]. Между тем, информация по особенностям прорастания семян *O. aquatica* под влиянием различных экологических факторов по-прежнему мало численна и сильно разрознена [Дубына и др., 1993 (Dubyna et al., 1993); Hroudova et al.,

1992; Jensch, Poschlod, 2008]. Исследование этих вопросов особенно актуально для водных и прибрежно-водных растений, находящихся в особых условиях среды, связанных с различным уровнем увлажнения.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Особенности прорастания исследовали на плодах, собранных 10.08.2018 г. в местах естественного произрастания омежника водного, в сильно заросшем озерном расширении р. Корожечна (Ярославская обл., Угличский р-н, окр. д. Масальское). Одну часть свежесобранных плодов сразу после сбора (13.08.1918 г.) помещали в чашки Петри (по 30 плодов в каждой) на фильтровальную бумагу и заливали отстоявшейся водопроводной водой (рН = 8.2), после чего экспонировали в люминостате (освещенность 3200 lx, фотопериод 9/15 (свет/темнота), температура от  $+19.3 \pm 0.2^\circ\text{C}$  (утро) до  $+30.0 \pm 3.0^\circ\text{C}$  (вечер)). Оставшаяся часть свежесобранных плодов делилась на три равные части и хранилась в течение 4-х мес в различных условиях: одна часть – в чашках Петри в лабораторных условиях, вторая – в холодильнике (температура –  $+2.5 \dots +3^\circ\text{C}$ , сухая холодная стратификация), третья помещалась в морозильную камеру (температура –  $24 \dots -28^\circ\text{C}$ ). После этого плоды были поставлены на прорастание в люминостат (условия сохранены те же, что и для свежесобранных семян). Повторность опытов трехкратная, продолжительность эксперимента 30 сут.

Проращивание плодов проводили согласно общепринятым методикам, описанным ранее в наших работах. Определяли следующие основные показатели: лаг-время (L) – время в днях между началом эксперимента и началом прорастания; конечное прорастание ( $G_{\text{fin}}$  или G) – процент проросших плодов в конце эксперимента, соответствующее в оте-

Цель работы: изучить особенности прорастания плодов *O. aquatica* и начальные этапы развития растения в лабораторных условиях.

чественной литературе термину “лабораторная всхожесть” [Николаева и др., 1999 (Nikolaeva et al., 1999)]; период прорастания (P) – число суток, в течение которых плоды прорастают. Продолжительность эксперимента 30 сут.

Изучение начальных этапов онтогенеза особой генеративного происхождения проводили согласно общепринятым методам [Работнов, 1950 (Rabotnov, 1950); Уранов, 1975 (Uranov, 1975); Komarov et al., 2003]. В ходе описания онтогенетических состояний и особенностей онтогенеза в основу положены концепции дискретного описания и поливариантности онтогенеза [Komarov et al., 2003; Notov, Zhukova, 2019 и др.].

Для измерения основных морфометрических показателей проростков использовали бинокулярные микроскопы МБС-10 и МСП-2, снабженные микрометрическими шкалами. Статистический анализ морфологических параметров растений в фазе проростка (растения, развивающиеся в чашках-Петри и на поверхности воды в лабораторных стаканах) проводили средствами пакета Statistica 6.1 (StatSoft Inc., USA). Данные представляли в виде  $x \pm SD$ . Для сравнения двух независимых выборок использовали t-критерий Стьюдента (при  $P < 0.05$  различия считали достоверными, предварительно проверив данные на нормальность распределения). Под ФСП (фактическая семенная продуктивность) [терм. по: Вайнагий, 1974 (Vainagy, 1974)], мы понимаем общее число семян на побеге.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В природных условиях *O. aquatica* цветет в июне-августе, плодоносит в июле-сентябре [Gubaniv et al., 2013 (Губанов и др., 2013)]. Большинство зонтичных, в том числе и данный вид, имеют сухой плод – вислоплодник, который при созревании распадается на две половинки – мерикарпии (именно их, по видимому, ряд исследователей [Дубына и др., 1993 (Dubyna et al., 1993); Hroudova et al., 1992; Jensch, Poschlod, 2008] называют семенами), висящие некоторое время на вильчатой разветвленной колонке, образованной центральной частью плодолистиков, называемой карпофором [Цвелев, 1981 (Tzvelev, 1981)].

Именно они и выполняют роль генеративных диаспор омежника водного.

По нашим данным, на территории Ярославской области фактическая семенная продуктивность одного растения достигает, в среднем,  $949.3 \pm 366.7$  мерикарпиев. По данным Z. Hroudova et al. [1992], в Чехословакии семенная продуктивность этого растения колеблется в более широких пределах – от 814.2 до 16991.4 (в отдельных случаях до 40 тыс. мерикарпиев). По материалам указанных выше исследователей, число семян на растении зависит, прежде всего, от условий среды обитания и времени наступления генерации (первый или второй год жизни). В нашей ситуации, существенная разница в ре-

продукции может быть связана и с конкретными климатическими условиями.

В природе на процесс прорастания плодов влияет весь комплекс факторов внешней среды, поэтому плоды *O. aquatica* в эксперименте были подвергнуты различным условиям

хранения, моделирующим возможные природные процессы (осушение местообитаний, зимний период, весенний возврат холодов и т.п.). Основные показатели прорастания плодов омежника водного при различных условиях хранения представлены в таблице 1.

**Таблица 1.** Показатели прорастания плодов *O. aquatica* при различных условиях хранения

**Table 1.** Indicators of germination of *O. aquatica* fruits under various storage conditions

| Показатель прорастания<br>Parameter of germination | Свежесобранные плоды<br>Freshly picked fruit | Период хранения 4 мес.<br>Storage period 4 months |  |   |
|--|--|---|--|---|
|  |  | Морозильная камера<br>Freezer                     | Сухая стратификация в холодильнике<br>Dry stratification in the refrigerator | Лабораторные условия<br>Laboratory conditions |
| L, сут.<br>L, days                                 | 7.6±0.5                                      | 3.3±0.5*  | 3.6±0.6*   | 6.6±0.5                                       |
| P, сут.<br>P, days                                 | 14.3±1.5                                     | 9.3±0.5*  | 10.3±0.6*  | 14.2±0.6                                      |
| G <sub>fin</sub> , %                               | 90.6±4.04                                    | 96.6±3.3  | 100±0.0*   | 93.3±2.6                                      |

**Примечание.** “\*” – различия статистически достоверны при P < 0.05

**Note.** “\*” – differences are statistically significant at P < 0.05.

Анализ результатов показывает, что созревшие плоды данного вида не имеют периода покоя и прорастают сразу после сбора. Ранее подобное явление было описано немецкими учеными D. Jensch и P. Poschlod [2008]. При этом, всхожесть плодов была выше при колебаниях температуры, чем при постоянном температурном режиме [Jensch, Poschlod, 2008]. Полученный нами высокий показатель лабораторной всхожести свежесобранных семян (табл. 1) подтверждается и другими исследованиями [Дубына и др., 1993 (Dubyna et al., 1993); Hroudova et al., 1992; Jensch, Poschlod, 2008]. По данным Z. Hroudova et al. [1992] стратификация семян омежника водного в воде оказывает более благоприятное влияние на их прорастание. Однако, не менее значительный эффект наблюдался нами после хранения плодов сухими в течение 4-х месяцев в лабораторных условиях, морозильной камере и при сухой холодной стратификации в холодильнике (табл. 1). Отметим, что результаты прорастания семян после зимней стратификации у Д.В. Дубыны с соавт. [1993 (Dubyna et al., 1993)] оказались ниже (около 70%) полученных нами, что может быть объяснено различной степенью созревания последних. В нашем эксперименте основные показатели конечного прорастания плодов, хранящихся 4 мес. при различных условиях, были близки к подобным у свежесобранных плодов. При этом, значения показателей лаг-времени (L) и периода прорастания (P) у плодов, хранящихся в морозильной камере и в холодильнике, оказались меньше, чем у свежесобранных пло-

дов и плодов, хранящихся в течение 4 месяцев в лабораторных условиях (табл. 1). Таким образом, результаты прорастания плодов *O. aquatica* в широком диапазоне условий (табл. 1) показывают, что генеративное размножение у омежника водного играет существенную, и, возможно, главную роль несмотря на то, что у подавляющего большинства водных и прибрежно-водных растений вегетативное размножение превалирует над генеративным. Отметим, что у исследованного вида также отмечена способность и к вегетативному размножению и возобновлению [Петрова, Барыкина, 2010 (Petrova, Barykina, 2010); Савиных, Мальцева, 2008 (Savinykh, Maltseva, 2008)].

Как считают М. Г. Николаева и др. [1999 (Nikolaeva et al., 1999)] прорастание семян в лабораторных условиях уже на 2–6 сут говорит о наличии у них неглубокого морфофизиологического покоя. Между тем, в природных условиях возобновление растений *O. aquatica* часто носит нерегулярный характер (о чем мы указывали выше). По мнению С.Е. Петровой и Р.П. Барыкиной [2010 (Petrova, Barykina, 2010)], такой характер прорастания обусловлен целым комплексом факторов – особым типом покоя, морфофизиологической разнокачественностью семян и разными условиями увлажнения местообитания. Заметим, что по данным Z. Hroudova et al. [1992], семена омежника водного чувствительны к высушиванию, что может ограничить их способность к прорастанию. В любом случае, в природных условиях нерегулярность прорас-

тания семян может являться важным приспособительным свойством, обеспечивающим порционное и растянутое во времени прорастание семян. Это мнение подтверждается и наблюдениями Z. Hroudova et al. [1992] и Д.В. Дубыны с соавт. [1993 (Dubyna et al., 1993)], которые показали, что семена, находящиеся на значительных глубинах, сохраняются длительное время в состоянии покоя.

Начальные этапы онтогенеза особей генеративного происхождения *O. aquatica* проходят следующим образом:

**Латентный период.** Мерикарпии *O. aquatica* темно-коричневого цвета, имеют удлиненно-эллиптическую форму, достигая  $4.4 \pm 0.6$  мм в длину,  $1.6 \pm 0.4$  мм в ширину (рис. 1). В каждом мерикарпии формируется прямой зародыш, смещенный к микропиллярному полюсу [Петрова, Барыкина, 2010 (Petrova, Barykina, 2010)]. Он состоит из почечки, двух семядолей и едва заметного корешка. Эндосперм занимает большую часть семени [Петрова, Барыкина, 2010 (Petrova, Barykina,

2010)]. Отметим, что мерикарпии *O. aquatica* имеют хорошо развитый плавательный пояс залегающий под эпидермисом. Он состоит из крупных опробковевших клеток [Цвелев, 1981 (Tzvelev, 1981); Левина, 1967 (Levina, 1967)], позволяющую им длительное время находиться на поверхности воды (по нашим данным, более 30 сут) и распространяться водными потоками. На территории Европейской России процесс диссеминации можно наблюдать в конце августа начале сентября.

**Проросток (р).** Возрастное состояние в лабораторных условиях длится ~30 сут. При набухании плод постепенно разделяется на два мерикарпия (рис. 1а). Прорастание мерикарпиев *O. aquatica* – надземное, гипокотиллярное, происходит следующим образом: на 2–4 сут из каждого мерикарпия появляются зародышевый корешок белого цвета, длиной  $0.4 \pm 0.1$  см и ярко-зеленый гипокотиль  $1.3 \pm 0.2$  см длиной, мерикарпии окончательно распадаются (рис. 1б).



**Рис. 1.** Начальные этапы развития *O. aquatica*: а, б – прорастание мерикарпиев; с – проросток, после освобождения семядолей от покровов семени; d – появление первого ассимилирующего листа

**Fig. 1.** Initial stages development of *O. aquatica*: а, b – germination of mericarps; с – seedling, after the release of cotyledons from the seed cover; d – the appearance of the first assimilating leaf

Семядоли проростков зеленые, удлиненно-ланцетовидные, на тонких, длинных черешках, полностью высвобождаются из мерикарпиев на 7–8 сут (рис. 1с). Одновременно с разворачиванием семядолей у проростка, на гипокотиле близ корневой шейки и в семядольном узле, формируется первые придаточ-

ные корни, нитевидные, неветвящиеся, белого цвета, изогнутые или спиралевидно закрученные. На 15–20 сут длина зародышевого корня проростка увеличивается в 6–8 раз, число придаточных корней возрастает до 2–3. Главный корень тонкий, без корневых волосков, иногда ветвиться до n+1 порядка. Заметим, что ветв-

ление главного корня наблюдалось нами лишь у единичных растений (рис. 1с, d). Размеры остальных органов растения в конце фазы проростка показаны в табл. 2.

В этот же период разворачивается первый ассимилирующий лист, а к двадцатым суткам – второй, иногда третий. Листовые пластинки светло-желтого цвета, глубоко рассеченные на три сегмента. Ассимилирующие листья располагаются на формирующемся укороченном розеточном участке побега.

Следует отметить, что у подавляющего числа проростков *O. aquatica* в это время (на 25–30 сут) семядоли желтеют и быстро отмирают, что свидетельствует о переходе растения в ювенильное возрастное состояние.

В природных условиях проростки и ювенильные растения омежника, по наблюдениям ряда исследователей [Петрова, Барыкина, 2010 (Petrova, Barykina, 2010); Hroudova et al., 1992], чаще можно обнаружить как весной, так и осенью, сразу после диссеминации. Нередко они встречаются в виде скоплений мелких розеток.

**Таблица 2.** Морфологические показатели отдельных элементов побеговой сферы проростков *O. aquatica*, развивающихся в чашках Петри (30 сут)

**Table 2.** Morphological parameters of individual elements of the shoot sphere of *O. aquatica* seedlings developing in Petri dishes (30 days)

| Морфологический показатель<br>Morphological parameters                             |  | Размерная характеристика, см<br>Size characteristics, cm |
|--|--|--|
| Длина гипокотыля<br>Length hypocotyl   |  | 1.4±0.2  |
| Длина семядольного листа<br>Length the cotyledon leaf                              |  | 1.5±0.1  |
| Длина черешка семядоли<br>Cotyledonary petiole (connective of the cotyledon)       |  | 1.26±0.05  |
| Длина главного корня<br>Length of the main root                                    |  | 2.7±0.2  |
| Длина первого придаточного корня<br>Length of the first adventitious root          |  | 0.4±0.07   |
| Длина второго придаточного корня<br>Length of the second adventitious root         |  | 0.27±0.02  |
| Размерные характеристики<br>ассимилирующих листьев<br>Sizes of assimilating leaves | 1 Длина черешка<br>Petiole length                    | 1.06±0.2   |
|  | Длина листовой пластинки<br>Length of the leaf blade | 0.56±0.2   |
|  | 2 Длина черешка<br>Petiole length                    | 0.21±0.07  |
|  | Длина листовой пластинки<br>Length of the leaf blade | 0.15±0.05  |

Отметим, что С.Е. Петрова и Р.П. Барыкина [2010 (Petrova, Barykina, 2010)] связывают переход в ювенильное возрастное состояние с появлением первого ассимилирующего листа. По нашему мнению, и данным других исследователей [Сарычева, 2000 (Sarycheva, 2000); Мальцева, 2009 (Maltseva, 2009)], пере-

Отметим, что уже на первых этапах онтогенез *O. aquatica* может характеризоваться значительной поливариантностью, обусловленной различными темпами формирования растений. Так на сроки перехода растения в последующие возрастные состояния могут существенным образом влиять условия, в которых прорастают генеративные зачатки. Нами выявлено, что у растений, плавающих на поверхности воды, фаза проростка продолжительнее на 1–2 недели, в отличие от тех, которые развиваются в чашках Петри. Последнее связано с более поздним отмиранием семядольных листьев. При этом, плавающие на поверхности воды проростки (в один и тот же временной промежуток развития), значительно отличаются от развивающихся в чашках Петри (табл. 2), по длине семядольного листа (1.9±0.1 см), главного (4.0±0.7 см) и первого придаточного (1.2±0.4 см) корней, а также по числу листьев (1 лист) и их размерным величинам (длина черешка (0.5±0.2 см) и ширина листовой пластинки (0.3±0.1 см)).

ход в ювенильное возрастное состояние осуществляется лишь после отмирания семядолей.

Таким образом, в конце фазы проростка растение представлено одноосным моноподиально нарастающим розеточным побегом.

*Ювенильные растения (j).* В ювенильном возрастном состоянии у *O. aquatica* продолжается развитие моноподиально нарастающего

укороченного розеточного побега. Его верхушечная почка открытая, окружена последней парой еще не развившихся листьев. Число развернутых ассимилирующих листьев –  $7.0 \pm 2.0$ . По сравнению с проростками, у растений в этом возрастном состоянии длина листовой пластинки достигает  $2.5 \pm 0.6$  см, длина черешка  $2.6 \pm 0.6$  см (рис. 2). Усложняется и степень расчлененности листовой пластинки – число парных сегментов на черешке достигает 7(9). Черешки листьев с широким стеблеобъемлющим основанием направлены под углом вверх.

Корневая система ювенильных особей *O. aquatica* состоит из системы главного корня и ветвящихся до n+2 порядка стеблеродных придаточных корней. Главный корень тонкий, достигает, в среднем,  $3.1 \pm 0.3$  см в длину. Количество адвентивных придаточных корней 6(9), их длина более 2.5 см.

Таким образом, ювенильные растения представляют собой первичное розеточное моноцентрическое анизотропно нарастающее растение с сохраняющимся главным корнем.

Переход к *имматурному возрастному состоянию* связан с сохранением розеточного характера роста побега и формированием пазушных почек. Растения в этой фазе развития отличаются от ювенильных, бóльшим числом листьев (7–15) и придаточных корней, а также бóльшими размерами листовой пластинки и бóльшим числом ее сегментов, а также размерными характеристиками розеточного участка побега, что подтверждается и другими исследователями [Петрова, Барыкина, 2010 (Petrova, Barykina, 2010)]. При этом, у имматурных растений (в отличие от ювенильных) доминирующее значение имеют именно придаточные корни, в то время как главный корень останавливается в росте [Петрова, 2008 (Petrova, 2010)]. В этом возрастном состоянии (также, как и в ювенильном) растения зимуют.

Несмотря на высокую всхожесть плодов, в природных условиях существует высокая

степень гибели растений *O. aquatica* первого года жизни. Это может быть обусловлено заносом донными отложениями и падением освещенности. Последнее, нередко связано как с сильным развитием макрофитов и цветением воды в летний сезон, так и с резким повышением уровня режима водоема. Отрицательно сказывается на развитии растений генеративного происхождения и волновая эрозия. Не случайно *O. aquatica* мы можем наблюдать лишь в защищенных от волнения местообитаниях.



Рис. 2. Ювенильное растение *O. aquatica* в условиях эксперимента.

Fig. 2. Juvenile plant *O. aquatica* under experimental conditions.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как свежесобранные, так и хранящиеся в различных условиях (в лаборатории, холодильнике и морозильной камере) в течение 4-х месяцев сухими плоды *O. aquatica* имеют высокую всхожесть – от 90.6 до 100%. Хранение плодов в морозильной камере и в холодильнике приводит к снижению показателей лаг-времени и периода прорастания. Высокая всхожесть в лабораторных условиях и частое наблюдение проростков и молодых вегетативных растений в природе, свидетельствует о том, что генеративное размножение у *O. aquatica* превалирует над вегетативным.

Проведенные в лабораторных условиях наблюдения позволили установить, что плоды омежника светочувствительны, прорастание наблюдается в широком спектре температур – от 14 до 35°C (при постоянной влажности). Благодаря пробковой ткани мерикарпия плоды могут длительное время (>30 сут) держаться на поверхности воды, прорастая и распространяясь при помощи водного потока (гидрохория).

Покой у зрелых свежесобранных плодов *O. aquatica* отсутствует. Нерегулярный характер прорастания семян в природных условиях связываем с их разнокачественностью, разными

ми условиями увлажнения местообитания и температурным режимом.

Формирование проростка *O. aquatica* в лабораторных условиях длится ~30 сут и характеризуется отмиранием семядольных листьев и появлением всех основных органов растения. При этом, как в фазе проростка, так и в ювенильном и виргинильном возрастных состояниях растение представляет собой моноцентрический, моноподиально нарастающий розеточный побег. При этом отмечена смена лишь характера нарастания с ортотропного (проросток) на анизотропное (ювенильное и виргинильное возрастное состояние). Сохра-

нение розеточной структуры побега у омежника, по нашему мнению, имеет достаточно пролонгированный период, является адаптивным механизмом для переживания неблагоприятных условий.

Начальные этапы онтогенеза *O. aquatica* характеризуется поливариантностью по этапам развития растений (растущих в чашках-Петри и плавающих на поверхности воды в лабораторных стаканах), которая выражается в различной скорости индивидуального развития (сроки перехода растения в последующие возрастные состояния) генеративных диаспор.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы № АААА-А18-118012690099-2.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайнагий В.И. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 56, № 6. С. 826–831.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 2: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований, 2013. 665 с.
- Дубына Д. В., Стойко С. М., Сытник К. М., Тасенкевич Л. А., Шеляг-Сосонко Ю. Р., Гейны С., Гроудова З., Гусак Ш., Отягелова Г., Эржабкова О. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. Киев: Наукова думка, 1993. 434 с.
- Левина Р.Е. Плоды: морфология, экология, практическое значение. Саратов: Приволжское книжное издательство, 1967. 215 с.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артёменко В.И. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 219 с.
- Мальцева Т.А. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук Сыктывкар, 2009. 19 с.
- Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. СПб: НИИ химии СПбГУ, 1999. 232 с.
- Петрова С.Е. Онтоморфогенез некоторых восточноевропейских представителей семейства Umbelliferae Moris: Apiaceae Lindl.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М, 2008. 20 с.
- Петрова С.Е. Зонтичные (Umbelliferae) Средней России: биоморфологический анализ // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 2015. Т. 120, вып. 5. С. 46–56.
- Петрова С.Е., Барыкина Р.П. Пластичность биоморфы *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. в связи с прибрежно-водной средой обитания // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 2010. Т. 115, вып. 5. С. 43–49.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 5–197.
- Савиных Н.П., Мальцева Т.А. Модуль у растений как структура и категория // Вестник ТвГУ, серия “Биология и экология”. 2008. Вып. 9. С. 227–233.
- Сарычева Е.П. Структурное и видовое разнообразие черноольховых лесов центра Европейской России (на примере заповедника “Брянский лес” и “Воронинский”): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М, 2000. 16 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–33.
- Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Запада России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
- Цвелёв Н.Н. Семейство зонтичные (Apiaceae или Umbelliferae) // Жизнь растений. 1981. Т. 5, часть 2. М.: Просвещение. С. 302–309.
- Hroudova Z., Zákavský P., Hroudova L., Ostrý I. *Oenanthe aquatica* (L.) Poir.: Seed reproduction, population structure, habitat conditions and distribution in Czechoslovakia // Folia Geobotanica. Phytotax. 1992. Vol. 27. P. 301–335. DOI: 10.1007/BF02853019
- Jensch D., Poschlod P. Germination ecology of two closely related taxa in the genus *Oenanthe*: fine tuning for the habitat? // Aquat. Bot. 2008. Vol. 89. P. 345–351. DOI: 10.1016/j.aquabot.2008.03.013
- Komarov A.S., Palenova M.M., Smirnova O.V. The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations // Ecological Modelling. 2003. Vol. 170, P. 427–439. DOI: 10.1016/S0304-3800(03)00243-6
- Notov A.A., Zhukova L.A. The Concept of Ontogenesis Polyvariance and Modern Evolutionary Morphology // Biology Bulletin. 2019. Vol. 46, № 1. P. 47–55. DOI: 10.1134/S1062359019010072

## REFERENCES

- Dubyna D.V., Stoyko S.M., Sytnik S.M., Tassenkevich L.A., Shelyag-Sosonko Y.R., Geyn S., Groudova Z., Gusak Sh., Otygelova G., Erzhakova O. *Makrofity – indikatory izmeneniy prirodnoy sredy* [Macrophytes – indicators of changes of natural environment]. Kiev, Naukova dumka, 1993. 434 p. (In Russian)
- Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tihomirov V.N. *Illyustrirovannyj opredelitel' rasteniy Sredney Rossii. T. 2. Pokrytosemennye (dvudol'nye: razdel'nolepnyye)* [Illustrated identification guide of plants of Central Russia. Vol. 2. Angiosperms (dicotyledons: separate)]. Moscow, KMK publ., Institute of technological investigations, 2013. 665 p. (In Russian)
- Hroudova Z., Zákavský P., Hrouda L., Ostrý I. *Oenanthe aquatica* (L.) Poir.: Seed reproduction, population structure, habitat conditions and distribution in Czechoslovakia. *Folia Geobotanica. Phytotax.*, 1992, vol. 27, pp. 301–335. doi: 10.1007/BF02853019
- Jensch D., Poschlod P. Germination ecology of two closely related taxa in the genus *Oenanthe*: fine tuning for the habitat? *Aquat. Bot.*, 2008, vol. 89, pp. 345–351. doi: 10.1016/j.aquabot.2008.03.013
- Komarov A.S., Palenova M.M., Smirnova O.V. The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations. *Ecological Modelling*, 2003, vol. 170, pp. 427–439. doi: 10.1016/S0304-3800(03)00243-6
- Levina R.E. *Plody* [Fruitade]. Saratov, Privolzhsk publishing house, 1967. 215 p. (In Russian)
- Lisitsyna L.I., Papchenkov V.G. *Flora vodoyemov Rossii: Opredelitel sosudistykh rasteniy* [Flora of water reservoirs of Russia: Determinant of the vascular plants]. Moscow, Nauka, 2000, 237 p. (In Russian)
- Maltseva T.A. Biomorfologiya nekotorykh kistekorneyvyyh gigrogelofitov [Biomorphology of some cystroot hygrophelophytes]. *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Syktyvkar, 2009. 19 p.
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N. *Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan* [Handbook on Germination of Dormant Seeds]. Leningrad, Nauka, 1985. 232 p. (In Russian)
- Notov A.A., Zhukova L.A. The Concept of Ontogenesis Polyvariance and Modern Evolutionary Morphology. *Biology Bulletin*, 2019, vol. 46, no. 1, pp. 47–55. doi: 10.1134/S1062359019010072
- Petrova S.E. Ontomorfogenez nekotorykh vostochnoyevropeyskikh predstaviteley semeystva Umbelliferae Moris: Apiaceae Lindl. [Ontomorphogenesis of some Eastern European representatives of the family Umbelliferae Moris: Apiaceae Lindl.]. *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 2008. 20 p. (In Russian)
- Petrova S.E. Umbelliferae of Middle Russia: biomorphological analysis. *Bulletin of Moscow Society of Naturalist. Biological Series*, 2015, vol. 120, vyp. 5, pp. 46–56. (In Russian)
- Petrova S.E., Barykina R.P. Plastichnost' biomorfy *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. v svyazi s pribrezhno-vodnoy sredoy obitaniya [Plasticity of *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. Life from in the semi-water conditions]. *Bulletin of Moscow Society of Naturalist. Biological Series*, 2010, vol. 115, vyp. 5, pp. 43–49. (In Russian)
- Rabotnov T.A. Zhiznennyj cikl mnogoletnih travyanistykh rasteniy v lugovykh cenozah [Life-cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. *Trudy Botanicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Seriya 3. Geobotanica* [Bulletin of the Academy of Sciences of the USSR], 1950, vyp. 6, pp. 5–197. (In Russian)
- Sarycheva E.P. Strukturnoe i vidovoe raznoobrazie chernool'hovykh lesov centra Evropejskoj Rossii (na primere zapovednika "Bryanskij les" i "Voroninskij") [Structural and species diversity of black-alder forests of the center of European Russia (on the example of the reserve "Bryansk forest" and "Voroninsky").] *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 2000. 16 p. (In Russian)
- Savinykh N.P., Maltseva T.A. Plant's modules as structure and category. *Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*, 2008, vyp. 9, pp. 227–233. (In Russian)
- Tzvelev N.N. Manual of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod ptovinces). St.-Petersbutg. St.-Petersbutg State Chemical-Pharmaceutical Academy Press, 2000. 781 p. (In Russian)
- Tzvelev N.N. Semejstvo zontichnye (Apiaceae ili Umbelliferaceae) [The family of Umbelliferae (Apiaceae or Umbelliferaceae)]. In: Zhizn' rastenij. Tom 5, Chast' 2. [Plant life. Vol. 5, Part 2.]. Moscow, Prosveshchenie, 1981, pp. 302–309.
- Uranov A.A. Vozrastnoj spektr fitopopulyatsij kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age range of phytoperulations as a function of time and energetical wave processes]. *Biologicheskie Nauki* [Biological Science], 1975, vol. 2, pp. 7–35 (In Russian).
- Vainagy I.V. On methods of study of seed productivity of plants. *Bot. Zhurn.*, 1974, vol. 59, № 6, pp. 826–831. (In Russian)

**TO THE BIOLOGY OF *OENANTHE AQUATICA* (L.) POIR. (UMBELLIFLORAE)****O. A. Lebedeva, E. A. Belyakov**

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia, e-mail: lebedeva\_o.a.@ibiw.ru*

The results of experiments on seed germination and the initial stages of ontogenesis of the hygrophelophyte *Oenanthe aquatica* under laboratory conditions are presented. The features of fruit germination and the initial stages of ontogenesis of *Oenanthe aquatica* (L.) Poir were studied. It was revealed that mature fruits of *O. aquatica* do not have a dormant period. Germination of both freshly harvested fruits and those subjected to various storage conditions for 4 months (in laboratory conditions, refrigerator and freezer), showed a high percentage of laboratory germination from 90.6 to 100%. At the same time, storage of fruits in the freezer and in the refrigera-



tor led to a decrease in the lag-time and germination period (in comparison with those of freshly picked fruits and fruits stored at room temperature). It was revealed that the fruits of *O. aquatica* germinate without a dormant period. It was shown that the development of *O. aquatica* seedling under laboratory conditions lasts about 30 days. The transition of a plant to a juvenile ontogenetic state occurs when the cotyledon leaves die off and is accompanied by the appearance of all the main plant organs. The sprout is a monopodially growing rosette shoot with main and adventitious roots. The juvenile plant is also represented by a uniaxial monopodial and anisotropic rosette shoot. The transition to an immature age-related state is characterized by the preservation of the rosette form of growth and the appearance of axillary buds on the shoot. In juvenile and immature age states, plants usually hibernate. It was revealed that already at the seedling stage, the polyvariance of ontogenesis is traced according to the rates of development of plants (growing in Petri dishes and floating on the surface of the water in beakers), associated with different rates of plant transition from the seedling phase to the juvenile age state.

*Keywords:* features of fruit germination; initial stages of ontogenesis, polyvariance of ontogenesis