

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА  
ЧАСТУХИ ПОДОРОЖНИКОВОЙ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ**

© 2023

**Алябышева Е.А.**

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

**Аннотация.** В данной статье рассматриваются особенности структурно-функциональной организации ассимиляционного аппарата особей частухи подорожниковой, находящиеся в пяти онтогенетических состояниях (ювенильном, имматурном, виргинильном, молодом и средневозрастном генеративном). В работе проанализированы изменения морфометрических параметров ассимиляционного аппарата у  $j$ ,  $im$ ,  $v$ ,  $g_1$  и  $g_2$  особей *Alisma plantago-aquatica*. В ходе онтогенеза *Alisma plantago-aquatica* длина, ширина, площадь и масса листовой пластики, а также коэффициент роста изменялись по S-образной кривой. У средневозрастных генеративных растений частухи подорожниковой все морфометрические параметры имели максимальные значения. На протяжении прегенеративного (3 онтогенетических состояния) и генеративного (2 онтогенетических состояния) периодов онтогенеза в листьях гелофита количество хлорофиллов  $a$  и  $b$ , каротиноидов возрастало. Вне зависимости от онтогенетического состояния растений концентрация желтых пигментов была в 3,0–6,0 раз ниже, чем зеленых. О степени функциональности фотосинтетического аппарата у особей разных онтогенетических состояний можно судить как по отношению хлорофилла  $a$  к хлорофиллу  $b$ , так и по отношению суммы хлорофиллов к каротиноидам. С увеличением общей ассимилирующей поверхности листьев интенсивность фотосинтеза и, как следствие, количество органического углерода в листьях особей *Alisma plantago-aquatica* возрастало. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата, наблюдаемые в онтогенезе *Alisma plantago-aquatica*, можно объяснить особенностями адаптационных механизмов к длительно действующим внешним факторам среды. Средневозрастные генеративные растения *Alisma plantago-aquatica* являются перспективными для оценки накопления углерода и общей продуктивности прибрежно-водных фитоценозов.

**Ключевые слова:** ассимиляционный аппарат; зеленые пигменты; желтые пигменты; фотосинтез; органические вещества; частуха подорожниковая; *Alisma plantago-aquatica*; онтогенез; прегенеративный период онтогенеза; генеративный период онтогенеза; гелофит.

**STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF THE ASSIMILATION APPARATUS  
OF ALISMA PLANTAGO-AQUATICA AT DIFFERENT STAGES OF DEVELOPMENT**

© 2023

**Alyabysheva E.A.**

Mari State University (Yoshkar-Ola, Russian Federation)

**Abstract.** This paper deals with the features of the structural and functional organization of the assimilation apparatus of individuals of the plantain fly, which are in five ontogenetic states (juvenile, immature, virginal, young and middle-aged generative). The changes in the morphometric parameters of the assimilation apparatus in  $j$ ,  $im$ ,  $v$ ,  $g_1$  and  $g_2$  individuals of *Alisma plantago-aquatica* are analyzed. During the ontogenesis of *Alisma plantago-aquatica*, the length, width, area and mass of the sheet plastic, as well as the growth coefficient, changed along an S-shaped curve. In the middle-aged generative plants of *Alisma plantago-aquatica*, all morphometric parameters had maximum values. During the pregenerative (three ontogenetic states) and generative (two ontogenetic states) periods of ontogenesis, the number of chlorophylls  $a$  and  $b$ , carotenoids in the leaves of the helophyte increased. Regardless of the ontogenetic state of plants, the concentration of yellow pigments was 3,0–6,0 times lower than of the green ones. The degree of functionality of the photosynthetic apparatus in individuals of different ontogenetic states can be judged both by the ratio of chlorophyll  $a$  to chlorophyll  $b$ , and the ratio of the sum of chlorophylls to carotenoids. With an increase in the total assimilating surface of the leaves, the intensity of photosynthesis and, as a consequence, the amount of organic carbon in the leaves of *Alisma plantago-aquatica* individuals increased. The structural and functional changes of the photosynthetic apparatus observed in the ontogenesis of *Alisma plantago-aquatica* can be explained by the peculiarities of adaptation mechanisms to long-acting external environmental factors. Medium-aged generative plants of *Alisma plantago-aquatica* are promising for assessing carbon accumulation and overall productivity of coastal-aquatic phytocoenoses.

**Keywords:** assimilation apparatus; green pigments; yellow pigments; photosynthesis; organic matter; *Alisma plantago-aquatica*; ontogenesis; pregenerative period of ontogenesis; generative period of ontogenesis; gelophyte.

**Введение**

Высшие водные растения нормально развиваются в условиях водной среды и избыточного увлажнения и обитают как в воде, так и в прибрежной зоне. Макрофиты представляют начальное звено в круговороте

веществ (C, N, P и др.) и энергии как продуценты органического вещества, вовлечены в разнообразные процессы, играют важную роль в поддержании сложившегося естественного равновесия в водоемах и в природных ландшафтах в целом [1; 2]. Вместе с тем

решение многих проблем невозможно без знания фундаментальных основ экологической физиологии водных и прибрежно-водных растений [3–5].

Одним из наиболее важных показателей продуктивности водных и прибрежно-водных растений является степень развития фотосинтетического аппарата. Известно, что продуктивность растений выражает конечный результат энерго- и массообмена всей биологической системы, поэтому в настоящее время большое значение придается выявлению связи между физиологическими процессами и продукционными процессами растений [6; 7, с. 95–114].

*Цель исследования* – изучение структурно-функциональных особенностей ассимиляционного аппарата частухи подорожниковой на разных этапах развития.

#### Объекты исследования

Частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L., сем. Alismataceae Vent.) – короткостебельный кистекорневой поликарпик, низкотравный гелофит.

Как было ранее описано Е.А. Алябышевой [8], полный онтогенез частухи подорожниковой проходит за 4 периода и 10 возрастных состояний. При выявлении критериев онтогенетических состояний, составления диагнозов и ключей возрастных состояний использовали концепцию дискретного описания онтогенеза. В качестве признаков-маркеров онтогенетических состояний выступали: форма и размер листовой пластинки, тип побега, формирование специализированных подземных побегов [9].

При распределении растений *A. plantago-aquatica* по группам, в зависимости от их онтогенетического состояния использовали следующие критерии, описанные Е.А. Алябышевой [8; 10, с. 123–129], А.Г. Лапировым [11, с. 174–175; 12, с. 66–89], Н.В. Васильевой [13, с. 2183–2188] и Н.П. Савиных [14, с. 98–104]:

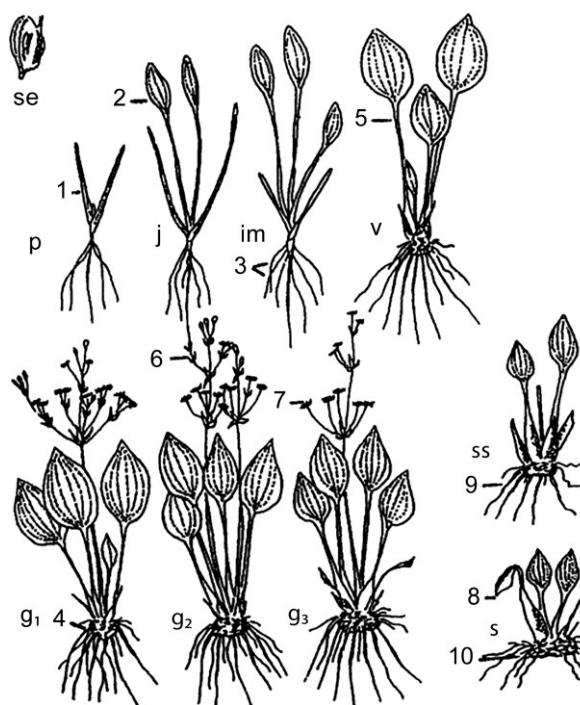
- ювенильные растения были однорозеточными с 1–2 линейными и 1–3 черешковыми листьями слабо развитой продолговато-яйцевидной листовой пластинкой. У растений начинало формироваться вертикальное эпигеогенное корневище с придаточными корнями (до 15);

- имматурные растения были однопобеговыми с 4–5 черешковыми листьями, форма листовой пластинки – продолговато-яйцевидная; линейные листья не сохранялись. Длина черешка примерно в 3 раза превышала длину листовой пластинки. Ширина листовой пластинки увеличивалась. Корневище незначительно утолщалось, количество придаточных корней увеличивалось до 20–25;

- у виргинильных особей сохранялся розеточный побег I порядка, с 2–6 листьями, ширина и длина листовой пластинки увеличивалась, по сравнению с имматурным онтогенетическим состоянием. Корневище продолжало утолщаться, возрастало число придаточных корней, их толщина и длина;

- у молодых генеративных растений сохранялся розеточный побег I порядка, высота растений увеличивалась, формировались 1–2 безлистных удлиненных или полурозеточных генеративных побега. На розеточном побеге формировались 1–4 почек возобновления, из которых в дальнейшем развивались боковые розеточные побеги II порядка. Соотношение длины черешка к длине листовой пластинки равно 2:1. Ширина листьев возрастала. Диаметр корневища достигал 0,7–2,4 см;

– средневозрастные генеративные растения были более мощными: в 2 раза возрастал диаметр корневища, в 2,5 раза – число коротких придаточных корней. *g<sub>2</sub>*-особи были представлены 2–3 розеточными побегами II порядка и 1–2 генеративными побегами. Соцветия имели по 7–8(9) мутовок, несущих от 4 до 6 веточек. Соотношение длины черешка к длине листовой пластинки сохранялось. Ширина листовой пластинки существенно не изменялась, по сравнению с *g<sub>1</sub>*-онтогенетическим состоянием (рис. 1).



**Рисунок 1** – Онтогенез *Alisma plantago-aquatica* L.  
1 – первый настоящий лист; 2 – лист ювенильного типа;  
3 – придаточные корни; 4 – корневища;  
5 – лист взрослого типа; 6 – цветки; 7 – плоды;  
8 – отмершие листья; 9 – отмершие придаточные корни;  
10 – разрушающееся корневище

#### Материалы и методика исследований

Исследования проводили в июне – августе 2022 г. в окрестностях деревни Арбаны (Медведевский район, Республика Марий Эл). Во время проведения исследований наблюдалась неустойчивая по температурному режиму погода с редкими осадками. Средняя температура воздуха в июне–июле оказалась на 1°C выше средних многолетних значений, а средняя температура воздуха в августе была на 1–3°C выше средних многолетних значений. В июне 2022 г. выпало от 25 до 90%, а в июле – от 310% до 540% нормы осадков, в августе сохранялась жаркая с острым дефицитом осадков погода. Сумма ФАР составила 400–580 кал/см².

В ходе работы для морфометрических измерений было отобрано по 15–20 растений *A. plantago-aquatica* каждого онтогенетического состояния (ювенильного (*j*), имматурного (*im*), виргинильного (*v*), молодого генеративного (*g<sub>1</sub>*), средневозрастного генеративного (*g<sub>2</sub>*)); для физиолого-биохимических исследований – по 5 воздушных листьев с 10 растений каждого онтогенетического состояния.

Для количественной характеристики особей разных онтогенетических состояний были проанализированы следующие морфологические признаки (длина листовой пластинки – ДЛП, см; ширина листовой

пластинки – ШЛП, см; степень вытянутости листовой пластинки – СВЛП; площадь листовой пластинки – ПЛП, см<sup>2</sup>; масса листовой пластинки – МПЛ, г сухой массы; удельная поверхностная плотность листа – УППЛ, мг/дм<sup>2</sup>; коэффициент роста – КР, мг/см). Взвешивание проводили на электронных весах HL 100 EX – класс точности высокий II (ГОСТ 24104-01), дискретность 0,01 г (производитель A&D Company Ltd., Japan).

Для анализа использовали целые, неповрежденные листья. Содержание пигментов в ацетоновых экстрактах определяли спектрофотометрически на приборе ПромЭкоЛаб ПЭ-5400В (производитель «Shanghai Mapada Instruments Co., Ltd.», КНР) при длинах волн 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 441 нм каротиноиды. На основе этих данных рассчитывали содержание фотосинтетических пигментов. Установив концентрацию пигмента в вытяжке, определяли его содержание в исследуемом материале с учетом объема вытяжки и веса пробы (мг/г сырой массы). Используя полученные данные по содержанию зеленых и желтых пигментов, были рассчитаны следующие показатели: содержание хлорофилла *a* – хл. *a*, мг/г сырой массы; содержание хлорофилла *b* – хл. *b*, мг/г сырой массы; общее содержание хлорофиллов – хл. общ., мг/г сырой массы; содержание каротиноидов – кар., мг/г сырой массы; отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* – хл. *a*/хл. *b*; отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам – хл. общ./кар.; доля хлорофилла *b* в светособирающем комплексе – ССК (ССК был рассчитан с предположением, что весь хлорофилл *b* входит в ССК и соотношение хл. *a*/хл. *b* в ССК равно 1,2 [15]).

Определение количества органического углерода (мг/дм<sup>2</sup>) проводили по методу Тюрина–Бородулиной. Углерод органического вещества окисляли 0,4 н раствором K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub> в смеси с концентрированной серной

кислотой. Избыток раствора бихромата, не израсходованный на окисление органического углерода, определяли титрованием 0,2 н раствором соли Мора.

#### Результаты исследований и их обсуждение

В ходе работы было установлено, что онтогенетические состояния исследуемого вида высоко значимо различались как по длине листовой пластинки ( $F = 61,00639$ ;  $P < 10^{-6}$ ), так и по ширине листовой пластинки ( $F = 46,25196$ ;  $P < 10^{-6}$ ). Кроме этого, было показано, что листья особой прегенеративного периода были более вытянутыми (СВЛП = 2,3–2,4). В дальнейшем (генеративный период онтогенеза) степень вытянутости листовой пластинки снижалась до 1,8 (табл. 1).

Площадь листьев и динамика роста массы листовой пластинки являются наиболее подвижными и изменчивыми показателями, тесно коррелирующими с биологической продуктивностью. Значение площади листовой пластинки у прегенеративных особей значительно ниже, чем у генеративных особей. Однофакторный дисперсионный анализ (модель I) показал статистически значимую разницу как по площади  $F = 96,54633$ ;  $P < 10^{-6}$ ), так и по массе листовой пластинки между всеми онтогенетическими состояниями ( $F = 66,41662$ ;  $P < 10^{-6}$ ).

Косвенным показателями продуктивности являются удельная листовая поверхность (УЛП) и удельная поверхностная плотность листа (УППЛ). В ряде работ показано, что УППЛ связывает процессы роста и фотосинтеза, так как отражает накопление сухого вещества единицей поверхности. Чем выше УППЛ, тем эффективнее идут процессы фотосинтеза [15]. В ходе работы было установлено, что значения УППЛ были статистически значимо выше у генеративных особей изучаемого вида ( $F = 7,68571$ ;  $P = 0,001892$ ).

**Таблица 1** – Структурно-функциональная характеристика листьев и ассимиляционного аппарата *Alisma plantago-aquatica* L. на разных этапах развития

Показатели	Онтогенетические состояния				
	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>
Длина листовой пластинки, см	1,43 ± 0,033	2,53 ± 0,133	4,57 ± 0,218	6,90 ± 0,057	7,00 ± 0,100
Ширина листовой пластинки, см	0,60 ± 0,057	1,10 ± 0,200	1,93 ± 0,425	3,87 ± 0,088	3,95 ± 0,144
Степень вытянутости листовой пластинки	2,38 ± 0,145	2,30 ± 0,112	2,37 ± 0,153	1,78 ± 0,067	1,77 ± 0,059
Площадь листовой пластинки, см <sup>2</sup>	0,79 ± 0,092	2,11 ± 0,526	7,41 ± 0,530	19,05 ± 0,593	21,56 ± 0,260
Масса листовой пластинки, г сухой массы	0,10 ± 0,010	0,30 ± 0,090	1,10 ± 0,020	3,50 ± 0,070	3,90 ± 0,026
Удельная поверхностная плотность листа, мг/дм <sup>2</sup>	0,12 ± 0,033	0,14 ± 0,033	0,15 ± 0,024	0,18 ± 0,045	0,18 ± 0,026
Коэффициент роста, мг/см	0,67 ± 0,033	1,30 ± 0,081	2,33 ± 0,171	5,03 ± 0,098	5,64 ± 0,154
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сырой массы	0,42 ± 0,006	0,68 ± 0,032	0,71 ± 0,024	0,76 ± 0,153	0,88 ± 0,024
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сырой массы	0,16 ± 0,006	0,18 ± 0,007	0,23 ± 0,015	0,26 ± 0,055	0,46 ± 0,038
Общее содержание хлорофиллов, мг/г сырой массы	0,58 ± 0,006	0,86 ± 0,037	0,94 ± 0,035	1,02 ± 0,021	1,34 ± 0,110
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы	0,12 ± 0,006	0,23 ± 0,018	0,28 ± 0,043	0,33 ± 0,003	0,38 ± 0,092
Отношение хлорофилла <i>a</i> к хлорофиллу <i>b</i>	2,63 ± 0,321	3,78 ± 0,179	3,09 ± 0,245	2,92 ± 0,636	1,91 ± 0,087
Отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам	4,83 ± 0,218	3,74 ± 0,154	3,36 ± 0,333	3,09 ± 0,094	3,53 ± 0,084
Доля хлорофилла <i>b</i> в светособирающем комплексе	0,60 ± 0,007	0,46 ± 0,033	0,54 ± 0,077	0,56 ± 0,043	0,73 ± 0,031
Количество органического углерода, мг/дм <sup>2</sup>	1,59 ± 0,055	2,02 ± 0,065	2,17 ± 0,022	2,87 ± 0,055	6,56 ± 0,056

Для осуществления фотосинтеза гелофиты поглощают неорганический углерод из воздушной среды, гидатофиты – водной, а плейстофиты – как из воздушной, так и из водной. Определенное количество углерода усваивается из внутренних резервов растения, т.е. за счет  $\text{CO}_2$ , образующейся в митохондриях в процессе дыхания. Однако ее доля в общем количестве усвоенного углерода незначительна и не приводит к увеличению общего содержания углерода в биомассе растений. Усвоение неорганического углерода из внешней среды приводит к снижению его количества в непосредственной близости от растений, т.е. возникает градиент концентрации, обуславливающий диффузию двуокиси углерода из области высокой в область низкой концентрации. Вместе с тем диффузионный ток, направленный к растению, испытывает на своем пути определенное сопротивление, которое в воде в 10 тыс. раз больше, чем в воздухе [2; 15, с. 37–44].

У макрофитов основную функцию фотоассимиляции также выполняют хлорофиллы и каротиноиды. Их содержание и соотношение в растениях различны и специфичны для каждого вида и зависят также от конкретных экологических условий произрастания. В ряде работ ранее было отмечено, что интенсивность фотосинтеза воздушно-водных растений, образующих в водоеме заросли на разных глубинах, зависит от степени их затопления. Особенно важным фактором, существенно влияющим на фотосинтез гелофитов, являются условия минерального и органического питания [16, с. 389–397; 17, с. 27–34; 18, с. 539–548].

В ходе работы было исследовано содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях частухи подорожниковой в пяти онтогенетических состояниях.

По содержанию хлорофилла *a* и хлорофилла *b* результаты однофакторного дисперсионного анализа (модель I) показали, что влияние фактора – онтогенетическое состояние оказывается высоко значимым ( $F = 8,737892$ ;  $P = 0,001081$ ;  $F = 26,73515$ ;  $P = 0,000004$ ) (табл. 1).

Так, содержание хлорофилла *a* в листьях особей частухи подорожниковой разного возраста изменялось от  $0,42 \pm 0,006$  до  $0,88 \pm 0,024$  мг/г сырой массы. Минимальным значением характеризовались *j*-особи. При переходе растений в *im* и *v* онтогенетические состояния значение данного показателя увеличилось в 1,6 и 4,4 раза соответственно. В листьях *g1*- и *g2*-особей содержание хлорофилла *a* составляло  $0,76 \pm 0,153$  и  $0,88 \pm 0,024$  мг/г сырой массы соответственно. В ходе онтогенеза *A. plantago-aquatica* содержание хлорофилла *b* увеличивалось в следующем ряду:  $j < im < v < g1 < g2$ . В целом, в листьях частухи подорожниковой содержание хлорофиллов *a* и *b* варьировало от  $0,58 \pm 0,006$  мг/г сырой массы у *j*-особей до  $1,34 \pm 0,110$  мг/г сырой массы у *g2*-особей.

Обязательным компонентом пигментной системы являются каротиноиды. В листьях ювенильных особей *A. plantago-aquatica* каротиноидов содержалось  $0,12 \pm 0,006$  мг/г сырой массы, а у имматурных – в 2,3 раза больше. Максимальным значением характеризовались *g1*-особи ( $F = 4,899582$ ;  $P = 0,011287$ ), при этом содержание желтых пигментов было в 3,0–6,0 раза ниже, чем зеленых.

Условия произрастания оказывают влияние на функционирование пигментного аппарата растений, в частности на отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*. Это отношение характеризует активность хлорофилла *a*, чем оно больше, тем интенсивнее фотосинтез [19, с. 127–134]. Максимальное значение отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* наблюдалось у *im* особей *A. plantago-aquatica* – 3,78, а минимальное у *g2*-растений – 1,91.

Отношение зеленых пигментов к желтым пигментам также играет не менее важную роль при характеристике работы фотосинтетического аппарата. Это отношение в норме стабильно и очень чутко реагирует на изменения различных факторов среды [18; 19]. Максимальное значение отношения хл. общ./кар. было отмечено у прегенеративных особей – 4,83, а минимальное у генеративных растений – 3,09. Снижение данного показателя (хл. общ./кар.) может свидетельствовать о снижении светособирающей способности пигментного комплекса.

В ходе работы было установлено, что доля хлорофилла *b* в светособирающем комплексе в онтогенезе модельного вида изменялась. Минимальное значение данного параметра было отмечено у имматурных растений (46,0%), а максимальное – у средневозрастных генеративных растений (72,7%).

Количественный и качественный состав пигментов определяет продуктивность растений. Взаимоотношения роста растений и интенсивности фотосинтеза отражают непрерывную перестройку фотосинтетического аппарата в ходе онтогенеза и динамику формирования и активности растущих органов, потребляющих ассимилянты [20, с. 171–174].

В ходе работы была проанализирована динамика содержания органического углерода на разных этапах развития *A. plantago-aquatica*. Так, в листьях *j*, *im* и *v* растений углерода было  $1,59$ – $2,17$  мг/дм<sup>2</sup>. При переходе растений в фазу цветения интенсивность фотосинтеза возрастала в 2,1 раза, и как следствие, увеличивалось содержание углерода. Максимальное значение данного показателя было отмечено у *g2*-особей –  $6,56 \pm 0,056$  мг/дм<sup>2</sup> ( $F = 5,398022$ ;  $P = 0,007880$ ). Высокая интенсивность фотосинтеза в генеративном периоде онтогенеза, очевидно, связана с повышением ростовых процессов и общей ассимилирующей поверхности листьев (табл. 1).

#### Заключение

Таким образом, каждый этап онтогенеза низкотравного гелофита соответствует определенному морфофизиологическому состоянию особей. У *Alisma plantago-aquatica* в ходе онтогенеза морфометрические параметры листьев изменялись по S-образной кривой. У генеративных растений длина, ширина, площадь и масса листовых пластинок, удельная поверхностная площадь листа и коэффициент роста были максимальными.

На протяжении прегенеративного и генеративного периодов онтогенеза в листьях *Alisma plantago-aquatica* содержание зеленых и желтых пигментов возрастало, при этом содержание каротиноидов было в 3,0–6,0 раз ниже, чем зеленых.

С увеличением общей ассимилирующей поверхности листьев интенсивность фотосинтеза и как следствие количество органического углерода у *Alisma plantago-aquatica* возрастали.

На протяжении прегенеративного и генеративного периодов онтогенеза *Alisma plantago-aquatica* наблюдалась высокая положительная корреляция между площадью листьев и содержанием зеленых пигментов ( $R = 0,82$ ;  $P = 0,043725$ ).

Таким образом, структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата, наблюдаемые в онтогенезе *A. plantago-aquatica*, можно объяснить особенностями адаптационных механизмов к длительно действующим факторам. Адаптация растения в определенный период развития (этап онтогенеза, онтогенетическое состояние) направлена, как правило, на поддержание структурной организации и эффективной работы первичных реакций фотосинтеза, которые оптимально сопряжены с фиксацией  $CO_2$ .

### Список литературы:

1. Матвеев В.И., Соловьева В.В., Саксонов С.В. Экология водных растений: учеб. пособие. Изд. 2-е, доп. и перераб. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2005. 282 с.
2. Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. 188 с.
3. Дикиева Д.М., Петрова И.А. Химический состав макрофитов и факторы, определяющие концентрацию минеральных веществ в высших водных растениях // Гидробиологические процессы в водоемах: сб. ст. / под ред. И.М. Распопова, С. Гейны. Л.: Наука, 1983. С. 107–112.
4. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды / отв. ред. С. Гейны, К.М. Сытника. Киев: Наук. думка, 1993. 435 с.
5. Ипатова В.И. Адаптация водных растений к стрессовым абиотическим факторам среды. М.: Графикон-принт, 2005. 224 с.
6. Медведев С.С. Физиология растений: учебник. СПб.: БХВ-Петербург, 2012. 512 с.
7. Папеляева Н.О. Экологические особенности ассимиляционного аппарата некоторых пресноводных гидрофитов // Продуктивное использование дикорастущих и культурных растений: межвуз. сб. науч. тр. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1983. С. 95–114.
8. Алябышева Е.А. Онтогенез и особенности организации ценопопуляций некоторых гидрофитов Республики Марий Эл: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05, 03.00.16. Сыктывкар, 2001. 21 с.
9. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
10. Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенез частухи подорожниковой (*Alisma plantago-*

*aquatica* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений: учеб. пособие. Т. II. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. С. 123–129.

11. Лапиров А.Г. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой // Гидробиотика 2000: тез. докл. V всерос. конф. по водным растениям (Борок, 10–13 октября 2000 г.). Борок, 2000. С. 174–175.

12. Лапиров А.Г. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 1 (25). С. 66–89.

13. Васильева Н.В. Некоторые особенности экологии размножения частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15, № 3 (7). С. 2183–2188.

14. Савиных Н.П. Онтогенез и его особенности у водных растений // Гидробиотика: методология, методы: мат-лы Школы по гидробиотике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 98–104.

15. Дымова О.В., Далькэ И.В. Фотосинтетические пигменты и  $CO_2$ -газообмен водных макрофитов в подзоне Средней тайги // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2016. № 1 (25). С. 37–44.

16. Ронжина Д.А., Иванов Л.А., Пьянков В.И. Химический состав листа и структура фотосинтетического аппарата высших водных растений // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 3. С. 389–397.

17. Ронжина Д.А., Некрасова Г.Ф., Пьянков В.И. Сравнительная характеристика пигментного комплекса надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиология растений. 2004. Т. 51, № 1. С. 27–34.

18. Некрасова Г.Ф., Ронжина Д.А., Коробицына Е.Б. Формирование фотосинтетического аппарата в период роста погруженного, плавающего и надводного листа гидрофитов // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 4. С. 539–548.

19. Новаковская Т.В., Дымова О.В. Видовое разнообразие и пигментный комплекс макрофитов водоемов окрестностей г. Сыктывкара (Республика Коми) // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2012. № 5 (1). С. 127–134.

20. Ронжина Д.А., Рупышев Ю.А., Иванова Л.А., Мигалина С.В., Иванов Л.А. Разнообразие структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата гидрофильных растений реки Максимиha (Республика Бурятия, Россия) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2022. Т. 21, № 2. С. 171–174. DOI: 10.14258/pbssm.2022077.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
Алябышева Елена Александровна, кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии; Марийский государственный университет (г. Йошкар-Ола, Российская Федерация). E-mail: e_alab@mail.ru.	Alyabysheva Elena Alexandrovna, candidate of biological sciences, associate professor of Ecology Department; Mari State University (Yoshkar-Ola, Russian Federation). E-mail: e_alab@mail.ru.

### Для цитирования:

Алябышева Е.А. Структурно-функциональная характеристика ассимиляционного аппарата частухи подорожниковой на разных этапах развития // Самарский научный вестник. 2023. Т. 12, № 2. С. 19–23. DOI: 10.55355/snv2023122102.