

БИОЛОГИЯ
РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ОНТОГЕНЕЗ *ALYSSUM LENENSE* (BRASSICACEAE)
В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

© 2021 г. В. В. Семенова¹, *, Н. С. Данилова¹

¹Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия

*e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.11.2020 г.

После доработки 24.12.2020 г.

Принята к публикации 12.09.2021 г.

В статье приводится описание онтогенеза *Alyssum lenense* Adams. (сем. Brassicaceae) в естественных местообитаниях и в условиях культуры в Центральной Якутии. *A. lenense* стержнекорневой, низкорослый, неподвижный полукустарничек с удлиненными побегами. Смена моноподиального нарастания на симподиальное начинается на 3–4 год жизни в молодом генеративном состоянии, после отмирания монокарпического побега. Возобновляется *A. lenense* только семенным путем. Онтогенез *A. lenense* непродолжительный, в природе длится 7–11 лет, в основном завершается в зрелом генеративном состоянии, но отдельные особи могут доживать до старого генеративного (0.28%) и субсенильного состояний (0.1%). Продолжительность жизни растений в культуре 6–8 лет. Онтогенез интродуцентов в основном завершается в зрелом генеративном состоянии, но 1% особей доживает до старого генеративного состояния. В культуре наряду с особями с нормальным темпом развития обнаружены особи с ускоренным развитием. Переход в виргинильное состояние у них отмечается уже в первый год жизни, в молодое генеративное состояние – на второй год. Особи с ускоренным темпом развития отличаются небольшими размерами. Благодаря ускоренному темпу развития растений в условиях культуры и высоким морфометрическим показателям генеративных органов *A. lenense* можно рекомендовать для выращивания в качестве декоративного и медоносного вида.

Ключевые слова: *Alyssum lenense*, стержнекорневой полукустарничек, каудекс, онтогенез, природные популяции, интродукция, Якутский ботанический сад, Центральная Якутия

DOI: 10.31857/S0033994621040105

Бурачок ленский *Alyssum lenense* Adams. – компонент реликтовых типчаковых, ковыльных, простреловых степей Якутии [1]. Ареал его обширен, охватывает Восточную Европу, Сибирь, Монголию, Северный Китай, в западной части ареала встречается реже [2]. В Якутии распространен в долине р. Лены, начиная с верховьев до 70° с.ш., обычно растет в степях и по каменистым склонам, реже в сухих сосновых лесах.

A. lenense является медоносом [3]. В Якутии используется в декоративном садоводстве как компонент весенних композиций [4].

Онтогенез *A. lenense* подробно изучен в 1976 г. Л.Б. Заугольной в Наурзумском заповеднике в Казахстане. По ее данным – это малолетник, длительность онтогенеза составляет 7–9 лет. В онтогенезе были выделены онтогенетические состояния до субсенильного [5].

Цель настоящей статьи – изучить онтогенез *A. lenense* в условиях природы и культуры в Центральной Якутии. Сравнительное изучение онтогенеза расширяет знания о биологии развития вида, его адаптационных возможностях, является науч-

ной основой выращивания и размножения вида для его практического использования и сохранения в природных местообитаниях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Онтогенез *A. lenense* был изучен в Центральной Якутии на природной территории Якутского ботанического сада Института биологических проблем криолитозоны СО РАН и в коллекционном питомнике флоры в 2017–2019 гг.

Верониково-типчаково-ковыльная степь, где проводились исследования, расположена на южном склоне (40°) коренного берега р. Лены, на высоте 15–20 м. Общее проективное покрытие травостоя в сообществе составляет 30%, проективное покрытие *A. lenense* – 5%. В сообществе всего 16 видов, доминируют – *Stipa capillata* L., *Festuca lenensis* Drob., *Veronica incana* L., *Alyssum lenense*. Сообщество не подвергается антропогенному прессу.

Коллекционный питомник находится на второй надпойменной террасе р. Лены. Растения вы-

ращиваются с применением обычных агротехнических приемов (полив, прополка и ежегодные осенние подкормки органическими и минеральными удобрениями).

Описание онтогенеза *A. lenense* с выделением онтогенетических состояний осуществлено согласно общепринятым методам [6–13], каждое онтогенетическое состояние было изучено на 30 особях. Фенологические наблюдения проведены по методике И.Н. Бейдеман [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненная форма A. lenense и сезонный ритм развития

A. lenense – стержнекорневой, низкорослый, неподвижный полукустарничек с удлинёнными побегами, онтогенез которого составляет 7–11 лет. Смена моноподиального нарастания на симподиальное происходит на 3-й или 4-й год жизни после отмирания монокарпического побега в конце молодого генеративного состояния. С отмиранием верхушечной меристемы система побегов растения становится симподиальной. Базальные части надземных осей одревесневают и по мере углубления в почву образуют многоглавый каудекс. Углубление ветвей каудекса происходит в результате втягивания их в почву главным и боковыми корнями. Придаточных корней не образуется. Главный корень сохраняется в течение всей жизни.

A. lenense возобновляется только семенным путем. Зимует с зелеными листьями, весеннее отрастание начинается во второй половине апреля. Бутонизация отмечается в конце апреля, массовое цветение наблюдается в середине мая. Плоды созревают в конце июня. Вторичное цветение в культуре отмечается в середине августа.

Онтогенез A. lenense

В онтогенезе особей *A. lenense* выделено 8 онтогенетических состояний: *se*, *p*, *j*, *v*, *g1*, *g2*, *g3*, *ss* (рис. 1). С появлением у проростков настоящих листьев особи переходят в *ювенильное состояние*. Ювенильные особи – это одноосные растения с одним облиственным побегом высотой 0.5–3 см с 4–12 листьями. Листья сидячие эллиптические, обратно или продолговато-обратнояйцевидные, к основанию суженные, 0.2–0.8 см длиной и 0.1–0.3 см шириной. Редко у некоторых особей на второй год жизни из нижнего узла побега появляется боковой побег. Корневая система состоит из главного (2–5 см длиной) и 3–11 боковых корней. Под зиму особи уходят с зелеными листьями и открытыми почками, весной выходят из-под снега с ассимилирующими листьями. Из-за небольшого размера особей сохраняется ортотропное направ-

ление побега. В ювенильном состоянии особи в природных местообитаниях находятся в течение 1–2 лет. Годичный прирост полностью одревесневает.

Л.Б. Заугольнова [5] у *A. lenense* с появлением боковых побегов выделяет имматурное состояние. Нами это состояние не выделено, так как в условиях короткого якутского лета растения формируют боковые побеги со взрослыми листьями без явной их переходной формы, на следующий год развитие побегов может завершиться образованием генеративных органов. В *виргинильное состояние* особи переходят на 2–3 год жизни. Из пазух нижних листьев первичного побега появляются боковые побеги 2 порядка (до 11), которые впоследствии одревесневают и становятся скелетными осями (СО) СО $n + 1$ порядка, а первичный побег главной СО. Образуется первичный куст, который сохраняется до конца жизни. Осенью, в сентябре, побеги готовятся к зиме и полегают, приобретая плагиотропное направление. На следующий год моноподиальное нарастание побега сохраняется, и особь может перейти в генеративное онтогенетическое состояние или оставаться в виргинильном состоянии, формируя боковые побеги третьего порядка (СО $n + 2$). Листья приобретают продолговато-обратнояйцевидную, обратно-ланцетную или продолговатую формы, длиной 0.6–2.2 см и шириной 0.1–0.4 см, на главном побеге насчитывается до 18–44 листьев. Диаметр растения в этом состоянии составляет 5–10 см, высота – 1.5–7.5 см. В подземной части главный корень одревесневает и углубляется в почву на 6.5–10.5 см, несет 4–20 боковых корней. Продолжительность виргинильного состояния особей – 1–2 года.

С формированием генеративных органов весной на 3–5 году жизни, растения переходят в *молодое генеративное состояние*. Высота особей достигает 5–9 см, в кусте насчитывается до 9 генеративных и 3–21 вегетативных побегов. Диаметр куста увеличивается до 6–17 см. Соцветие – простая кисть, которая состоит из 11–24 цветков, диаметр цветка равен 0.4–0.6 см. Форма листьев – от продолговато-обратнояйцевидной до линейно-продолговатой. На репродуктивных побегах расположение становится очередным и число листьев сокращается до 8–16 шт., длина и ширина листа уменьшаются соответственно до 0.7–1.7 и 0.2–0.3 см. Благодаря втягиванию главным и боковыми корнями базальных частей побегов в рыхлую супесчаную почву, образуется длинный многоглавый каудекс, на котором появляются побеги из спящих почек. Главный корень удлиняется до 7–11 см. В этом онтогенетическом состоянии особи находятся 1 год.

В зимнее время под давлением снега побеги на склоне занимают плагиотропное положение и

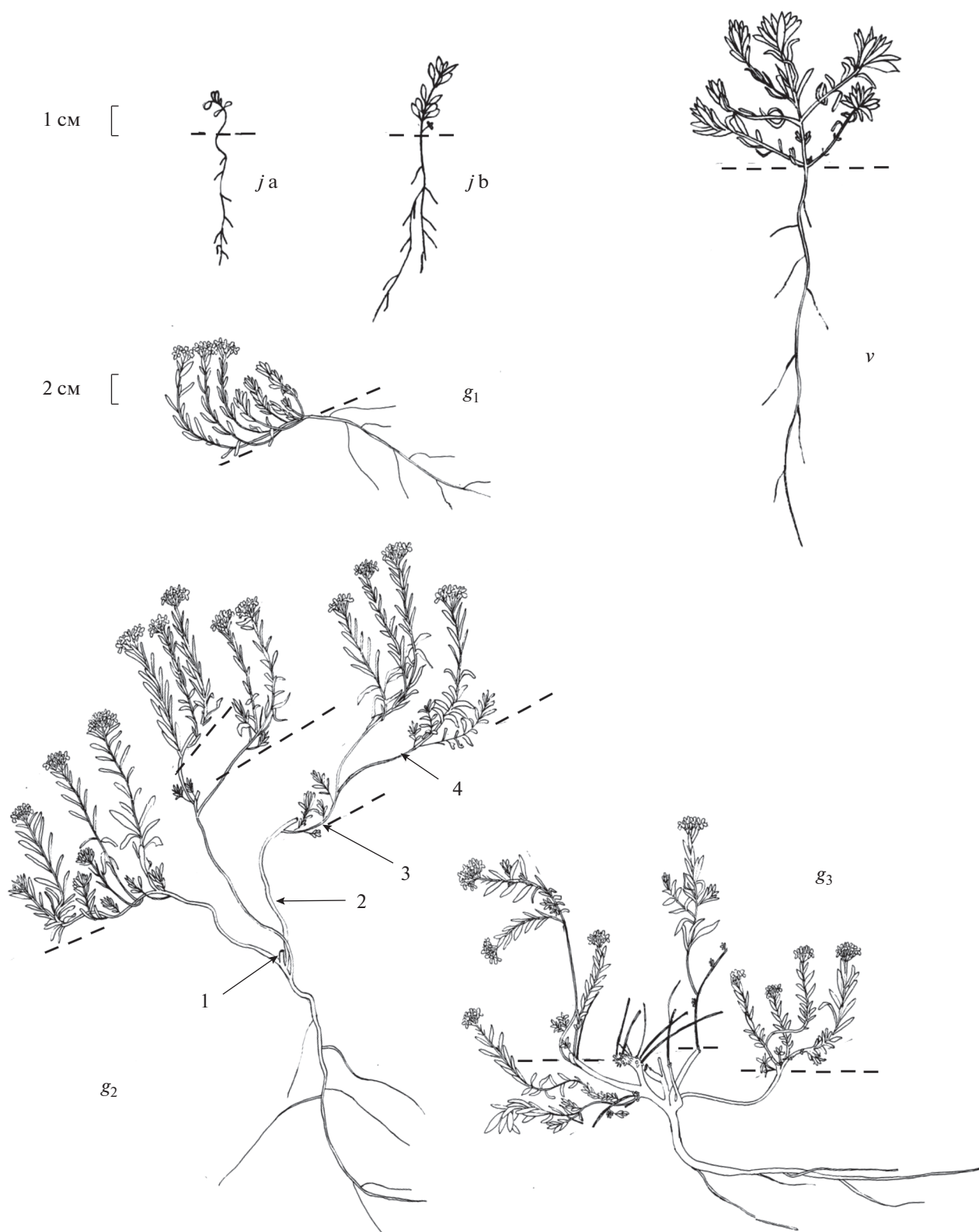


Рис. 1. Онтогенез *Alyssum lenense* в природе, $j-g_2$ – онтогенетические состояния, ja – первого года жизни, jb – второго. 1 – главная СО; 2 – СО $n + 1$ порядка; 3 – СО $n + 2$ порядка; 4 – СО $n + 3$ порядка.
Fig. 1. Ontogenesis of *Alyssum lenense* in nature, $j-g_2$ – ontogenetic states, ja – the first year of life, jb – the second year of life. 1 – main skeletal axis; 2 – skeletal axis of order $n + 1$; 3 – skeletal axis of order $n + 2$; 4 – skeletal axis of order $n + 3$.

Таблица 1. Биометрические показатели растений *Alyssum lenense* зрелого генеративного состояния в условиях природы и культуры**Table 1.** Biometric indicators of mature generative *Alyssum lenense* plants in natural and introduced populations

№	Признаки Indicators	Природа Nature	Культура Introduction
1	Высота растения, см Plant height, cm	10.6 ± 0.3*	13.5 ± 0.3
2	Диаметр куста, см Bush diameter, cm	24.2 ± 2.4	38.2 ± 2.3
3	Число генеративных побегов, шт. Number of generative shoots, pcs.	28.8 ± 3.1	87.6 ± 2.0
4	Число вегетативных побегов, шт. Number of vegetative shoots, pcs.	17.3 ± 3.9	21.4 ± 2.3
5	Число цветков в соцветии, шт. Number of flowers in inflorescence, pcs.	31.5 ± 2.3	29.8 ± 4.2
6	Диаметр цветка, см Flower diameter, cm	0.5 ± 0	0.7 ± 0
7	Число листьев, шт. Number of leaves, pcs.	10.1 ± 1.3	21.8 ± 1.0
8	Длина листа, см Leaf length, cm	1.1 ± 0.1	1.5 ± 0.1
9	Ширина листа, см Leaf width, cm	0.2 ± 0	0.3 ± 0
10	Число глав каудекса, шт. Number of caudex tips, pcs.	6.5 ± 0.6	8.4 ± 2.0
11	Длина главного корня, см Tap root length, cm	14.7 ± 2.9	9.4 ± 1.8

Примечание: * стандартная ошибка средней арифметической.
Note: * standard error of the arithmetic mean.

стелются по поверхности субстрата. Часть побега отмирает в области соцветия, остальная часть становится многолетней. После отмирания верхушечной части главного генеративного побега происходит смена моноподиального нарастания на симподиальное. С этим ключевым признаком на 4–6 году жизни особи переходят в *зрелое генеративное состояние*. Особи достигают максимального развития, и большинство их завершает свой онтогенез, только редкие экземпляры переходят в следующие состояния. Высота зрелых генеративных растений составляет 7.8–15 см. Диаметр куста увеличивается до 17–38 см. Растения несут 7–59 генеративных и 3–37 вегетативных побегов (в среднем 28.8 ± 3.1 и 17.3 ± 3.9 соответственно, табл. 1), которые появляются из почек в зоне возобновления, расположенной выше поверхности субстрата. На одном побеге насчитывается до 23–52 цветков, диаметр цветков составляет 0.4–0.6 см. Число и размеры листьев на побеге в зрелом генеративном состоянии увеличиваются: число листьев в среднем составляет 10.1 ± 1.3 ,

длина 1.1 ± 0.1 , ширина 0.2 ± 0 см. Каудекс разветвляется до 7 глав, отдельные его главы удлиняются до 10.5 см, толщина их достигает 0.2–0.6 см. Главный корень сильно одревесневает и углубляется в почву на 8–28 см. В этом состоянии особи находятся в течение 3–4 лет.

Немногочисленные растения (0.28%) переходят в *старое генеративное состояние*. В этом состоянии происходит накопление отмерших частей СО в кусте. Новые побеги появляются из почек в зоне возобновления побега и спящих почек на каудексе. Наблюдается уменьшение размеров особей. Высота растений снижается до 7.5–8 см, число генеративных и вегетативных побегов до 30–31 и 14–33 соответственно. В старом генеративном состоянии особи находятся 1–2 года.

Лишь единичные растения (0.1%) переходят в *субсенильное состояние*. Цветение у них прекращается, отмечено большое число отмерших побегов. Продолжительность жизни особей *A. lenense* в природе составляет 7–11 лет.

В условиях культуры выявлено 7 онтогенетических состояний: *se, p, j, v, g₁, g₂, g₃*.

Всходы в культуре появляются через 4 дня после посева. Семядоли имеют эллиптическую форму 0.1–0.2 см длиной и 1.2–2.2 см шириной. Первый настоящий лист формируется через 10 дней и с этого времени особи переходят в *ювенильное состояние*. Высота особей достигает 3 см, побег несет до 20 листьев. В августе из пазух нижних листьев появляются боковые побеги II порядка, которые в последующем становятся СО $n + 1$ -го порядка, и с этого момента особи переходят в *виргинильное состояние*. В условиях культуры многие растения ускоряют свой темп развития, и особи *A. lenense* из виргинильного могут перейти в молодое генеративное состояние весной второго года жизни или сохранить нормальный темп развития до весны третьего года. Диаметр надземной части двухлетних особей в этом состоянии достигает всего 1.5–4 см, особь несет 3–5 боковых побегов, формирует первичный куст.

Весной в апреле с формированием генеративных органов особи переходят в *молодое генеративное состояние*. Начинают появляться боковые побеги III порядка СО $n + 2$ -го порядка. Диаметр куста составляет 5–13 см, высота – 13.5 см, число генеративных побегов увеличивается до 13, вегетативных побегов – 3–13. В соцветии насчитывается 12–25 цветков. Репродуктивный побег несет 14–18 листьев длиной 1.2 см и шириной 0.4 см. Базальная часть побега благодаря втягиванию в почву главным и боковыми корнями становится каудексом длиной 1–1.5 см, который состоит из 2–3 ветвей. Главный корень увеличивается до 8–14 см.

В культуре, как и природе, жизненный цикл особей *A. lenense*, в основном завершается в *зрелом генеративном состоянии*, обнаружены всего 2 особи старого генеративного состояния, субсенильных особей среди интродуцентов не найдено. В благоприятных условиях культуры у зрелых генеративных растений увеличиваются высота побега, число генеративных побегов и число глав каудекса (табл. 1). Особи достигают максимального развития, диаметр куста равен 21–55 см, насчитывается 75–101 генеративных и 18–24 вегетативных побегов (в среднем 87.6 ± 2.0 и 21.4 ± 2.3 соответственно). В соцветии формируются 12–56 цветков. Глав каудекса насчитывается 5–15 шт.,

длина и толщина отдельных глав каудекса составляет 19 и 0.2 см соответственно. Длина главного корня равна 7–15 см.

В *старом генеративном состоянии* число генеративных и вегетативных побегов сокращается и равно 6 и 8 соответственно. Число цветков в соцветии 15–20. Главный корень сохраняется и удлиняется до 19 см. Основание главного побега утолщается до 0.7 см и несет до 10 глав каудекса, часть из них отмирает. Продолжительность жизни особей *A. lenense* в культуре составляет 6–8 лет.

ВЫВОДЫ

A. lenense – стержнекорневой, низкорослый, неподвижный полукустарничек с удлиненными побегами. Смена моноподиального нарастания на симподиальное начинается на 3-й или 4-й год жизни в конце молодого генеративного состояния, после отмирания монокарпического побега.

В Центральной Якутии онтогенез *A. lenense* непродолжительный, в природных местообитаниях составляет 7–11 лет, в нем выделено 8 онтогенетических состояний (*se, p, j, v, g₁, g₂, g₃, ss*). Онтогенез особей в природе в основном завершается в зрелом генеративном состоянии, но отдельные особи могут доживать до старого генеративного и субсенильного состояний.

Продолжительность жизни растений в культуре значительно короче, чем в природных местообитаниях и длится 6–8 лет, в онтогенезе выделено 7 состояний (*se, p, j, v, g₁, g₂, g₃*). Онтогенез, в основном, завершается в зрелом генеративном состоянии, но единичные особи могут доживать до старого генеративного состояния. Благодаря ускоренному темпу развития растений и высоким морфометрическим показателям *A. lenense* можно рекомендовать для выращивания в Центральной Якутии в качестве декоративного и медоносного вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках проекта VI.52.1.8. Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии (0376-2018-0001; рег. Номер АААА-А17-117020110056-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванова В.П. 1964. Сезонное развитие некоторых степных фитоценозов в долине реки Лены. – Ученые записки ЯГУ. 15: 5–14.
2. Флора Сибири. 1994. Т. 7. Berberidaceae – Grossulariaceae. Новосибирск. 312 с.
3. Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И. 1959. Полезные растения Западной Сибири. М.–Л. 348 с.
4. Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова Н.С. 2012. Декоративные растения Якутии: Атлас определитель. М. 248 с.

5. Заугольнова Л.Б. 1976. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams.) – Бот. журнал. 61(2): 187–196.
http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19760202&rid=pdf_0005329
6. Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. – Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. Вып. 6: 7–197.
7. Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений: Учеб. пособие для гос. ун-тов. М. 392 с.
8. Уранов А.А. 1967. Онтогенез и возрастной состав популяций. – В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. С. 3–8.
9. Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. – Биол. науки. 2: 7–34.
10. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
11. Дорохина Л.Н. 1969. Жизненные формы и эволюционные отношения в подроде *Dracunculus* Bess. рода *Artemisia* L. – Бюлл. МОИП, Отд. биол. 74(2): 77–89.
http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_1969_074_2.djvu
12. Колегова Е.Б. 2013. Онтогенез тимьяна енисейского (*Thymus jensiseensis* Iljin.) – В кн.: Онтогенетический атлас растений. Т VII. Йошкар-Ола. С. 105110.
http://herba.msu.ru/shipunov/school/books/ontogen_atlas_rast_2013_7.pdf
13. Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. 2013. Онтогенез тимьяна Маршалла– (*Thymus marschallianus* Willd.) – В кн.: Онтогенетический атлас растений. Т VII. Йошкар-Ола. С. 111–116.
http://herba.msu.ru/shipunov/school/books/ontogen_atlas_rast_2013_7.pdf
14. Бейдеман И.Н. 1960. Изучение фенологии растений. – В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.–Л. С. 333–368.

Ontogeny of *Alyssum lenense* (Brassicaceae) in Central Yakutia

V. V. Semenova^{a, *}, N. S. Danilova^a

^a*Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia*

^{*}*e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru*

Abstract—The article describes the ontogeny of *Alyssum lenense* Adams. (Brassicaceae) in natural habitats and under cultivation in Central Yakutia. *A. lenense* is a taprooted, non-clonal dwarf subshrub with elongated shoots. The transition from monopodial to sympodial growth occurs at 3–4 years of age, at the young generative stage, after the death of the monocarpic shoot. *A. lenense* reproduces only by seeds. The life cycle of *A. lenense* is short, in nature it lasts 7–11 years and mostly ends in mature generative stage, but some individuals can survive to the old generative (0.28%) and subsenile state (0.1%). The life cycle of the cultivated plants is 6–8 years and generally ends in a mature generative stage but 1% of individuals survive to the old generative age. Under cultivation, along with individuals with a normal rate of development, individuals with accelerated rate were found. In them, the transition to the virginal stage was already observed in the first year of life and the transition to the young generative stage – in the second year. Individuals with an accelerated rate of development are small in size. Due to the accelerated development rate of introduced plants and high morphometric parameters of generative organs, *A. lenense* can be recommended for cultivation as an ornamental and melliferous species.

Keywords: *Alyssum lenense*, semi-shrub, caudex, ontogeny, natural populations, introduction, Yakutsk Botanical Garden, Central Yakutia

ACKNOWLEDGMENTS

The present study was carried out within the framework of project VI.52.1.8. Fundamental and applied aspects of studying the diversity of the flora of the Northern and Central Yakutia (0376–2018–0001; registration number AAAA-A17-117020110056-0).

REFERENCES

1. [Flora of Siberia. Т. 7. Berberidaceae – Grossulariaceae]. 1994. Novosibirsk. 312 p. (In Russian)
2. Ivanova V.P. 1964. Seasonal development of some steppe phytocenoses in the Lena river valley. – Uchenye zapiski YAGU. 15: 5–14. (In Russian)
3. Vereshchagin V.I., Sobolevskaya K.A., Yakubova A.I. 1959. [Useful plants of Western Siberia]. Moscow–Leningrad. 348 p. (In Russian)

4. Danilova N.S., Borisova S.Z., Ivanova N.S. 2012. [Ornamental plants of Yakutia: Key to plants and atlas]. Moscow. 248 p. (In Russian)
5. Zaugol'nova L.B. 1976. The heterogeneity of cenopopulations in time and space (exemplified by *Alyssum lenense* Ad-ams.) – Bot. zhurnal. 61(2): 187–196. (In Russian)
http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19760202&rid=pdf_0005329
6. Rabotnov T.A. 1950. [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. – Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3, Geobotanika. 6: 7–197. (In Russian)
7. Serebryakov I.G. 1952. [Morphology of vegetative organs of higher plants: University textbook]. Moscow. 392 p. (In Russian)
8. Uranov A.A. 1967. [Ontogenesis and age composition of populations]. – In: [Ontogenesis and age composition of populations of flowering plants]. Moscow. P. 3–8. (In Russian)
9. Uranov A.A. 1975. Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. – Nauchnyye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki. 2: 7–34. (In Russian)
10. Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Toropova N.A. 1976. [Plant cenopopulations: Basic concepts and structure]. Moscow. 217 p. (In Russian)
11. Dorokhina L.N. 1969. Life forms and evolutionary relationships in the subgenus *Dracunculus* Bess. genus *Artemisia* L. – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 74(2): 77–89. (In Russian)
http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_1969_074_2.djvu
12. Kolegova E.B. 2013. Ontogenesis of *Thymus jennisensis* Iljin. – In: Ontogenetic Atlas of Plants. Vol. VII. Yoshkar-Ola. P. 105–110. (In Russian) http://herba.msu.ru/shipunov/school/books/ontogen_atlas_rast_2013_7.pdf
13. Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A. 2013. Ontogenesis of *Thymus marschallianus* Willd. – In: Ontogenetic Atlas of Plants. Vol. VII. Yoshkar-Ola. P. 111–116. (In Russian)
http://herba.msu.ru/shipunov/school/books/ontogen_atlas_rast_2013_7.pdf
14. Bejdeman I.N. 1960. [Study of plant phenology]. – In: [Field geobotany]. T. 2. Moscow–Leningrad. P. 333–368. (In Russian)