Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

УДК 581.526.32

На правах рукописи



Беляков Евгений Александрович

БИОЛОГИЯ ГЕЛОФИТОВ – ЭКОТОННОЙ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ

1.5.9. Ботаника

Диссертация на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Борок — 2026 г.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ *7*

ГЛАВА 1: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕЛОФИТОВ **16**

1.1 Гелофиты как особая экологическая группа прибрежно-водных растений ... ***16***

1.1.1 Общие сведения о биологических особенностях представителей экологической группы гелофитов *16*

1.1.2 Место гелофитов в системе жизненных форм водных и прибрежно-водных растений *21*

1.1.3 Роль гелофитов в составе флоры водных объектов *25*

1.1.4 Основные факторы, оказывающие влияние на формирование гелофитных сообществ *26*

1.1.5 Чужеродные виды гелофитов и их влияние на аборигенные сообщества *29*

1.2 Общая характеристика представителей рода Sparganium L. как одних из наиболее важных модельных объектов исследования ***34***

1.2.1 Обзор таксономических систем рода Sparganium в историческом аспекте *34*

1.2.2 Современные представления об объёме рода Sparganium *36*

1.2.3 Ареал и географическое распространение ряда представителей рода Sparganium *37*

1.2.4 Эколого-морфологическая характеристика представителей рода Sparganium *39*

1.2.5 Консортивные связи представителей рода Sparganium *45*

1.2.6 Хозяйственное значение представителей рода Sparganium *46*

1.2.7 Охранный статус представителей рода Sparganium *47*

ГЛАВА 2: МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ **49**

ГЛАВА 3: БИОМОРФОЛОГИЯ И СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕЛОФИТОВ **74**

3.1 Биоморфология и жизненные формы ***74***

3.1.1 Биоморфология однолетних гелофитов *74*

3.1.1.1 Биоморфология Monochoria vaginalis (Burm.f.) C.Presl ex Kunth *74*

3.1.1.2 Биоморфология Zizania aquatica L. *78*

3.1.2 Биоморфология малолетников вегетативного происхождения *81*

3.1.2.1 Биоморфология Alisma gramineum Lej. *81*

3.1.2.2 Биоморфология Butomus umbellatus L. *86*

3.1.2.3 Биоморфология Caldesia grandis Sam. *90*

3.1.2.4 Биоморфология Hippuris vulgaris L. *92*

3.1.2.5 Биоморфология Scolochloa festucacea (Willd.) Link *96*

3.1.2.6 Биоморфология представителей рода Sparganium L. *100*

3.1.3 Биоморфология многолетних гелофитов *122*

3.1.3.1 Биоморфология Schoenoplectus lacustris (L.) Palla *122*

3.2 Специфика вегетативных диаспор ***126***

3.3 Модели побегообразования и строение гелофитов с позиции модульной и структурно-функциональной организации ***135***

3.3.1 Модели побегообразования *135*

3.3.2 Структурные особенности побеговых систем с позиции модульной и структурно-функциональной организации *138*

3.3.2.1 Количественное разнообразие элементрарных модулей в структуре побегового тела *138*

3.3.2.2 Структурно-функциональное разнообразие организации побегов *145*

3.4 Сравнительный биоморфологический анализ ***159***
Заключение по Главе 3 ***171***

ГЛАВА 4: ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ГЕЛОФИТОВ 174

4.1 Семенная продуктивность ***174***
4.2 Характер предпосевной обработки, покой, биологическая стойкость и основные факторы, влияющие на прорастание семян ***183***
4.2.1 Предпосевная обработка, покой, биологическая стойкость и её влияние на прорастание семян и плодов 183
4.2.2 Покой семян 190
4.2.3 Биологическая стойкость семян 192
4.2.4 Влияние времени сбора на прорастание семян 194
4.2.5 Основные факторы, оказывающие влияние на прорастание семян 196
4.3 Особенности распространения генеративных и вегетативных диаспор ***203***
4.4 Соотношение генеративного и вегетативного размножения ***213***
4.4.1 Продолжительность жизни 214
4.4.2 Способность к регенерации различных вегетативных фрагментов 215
4.4.3 Вклад генеративных структур в вегетативное размножение 216
4.4.4 Половая дифференциация 217
4.4.5 Эффективность полового размножения 219
4.4.6 Вегетативное размножение и его влияние на реализацию потенциала семенной продуктивности 221
4.4.7 Клональная интеграция как важная адаптивная черта 222
4.4.8 Плотность популяции клональных гелофитов и ее влияние на их генеративное размножение 223
4.4.9 Адаптивность вегетативных структур к перенесению неблагоприятных факторов среды (зимовка) 225
4.4.10 Зависимость генеративного и вегетативного размножения от факторов окружающей среды 226
Заключение по Главе 4 ***229***

ГЛАВА 5: АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ОНТОГЕНЕЗА И МОРФОГЕНЕЗА ГЕЛОФИТОВ 234

5.1 Онтогенез и его адаптивные особенности ***234***
5.1.1 Вегетативная подвижность – одна из основных составляющих разнообразия типов онтогенеза гелофитов 234
5.1.2 Онтогенез и его особенности, влияющие на жизненную стратегию гелофитов 236
5.1.3 Вегетативное размножение и его адаптационные особенности в онтогенезе гелофитов 239
5.1.4 Явление поливариантности в онтогенезе гелофитов 240
5.2 Морфогенез и его особенности ***249***
Заключение по Главе 5 ***261***

ГЛАВА 6: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕЛОФИТОВ 264

6.1 Экологические особенности местообитания ***264***
6.2 Оценка продукции надземной биомассы ***270***
Заключение по Главе 6 ***278***

ГЛАВА 7: ОБЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ АДАПТАЦИОГЕНЕЗА И АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ГЕЛОФИТОВ 281

7.1 Основные тенденции и модусы морфологической эволюции 281
7.1.1 Тенденции морфологической эволюции 281
7.1.2 Модусы морфологической эволюции 285
7.2 Разнообразие эколого-ценотических стратегий гелофитов и их особенности 286
Заключение к Главе 7 294

ГЛАВА 8: ТАКСОНОМИЯ И ГИБРИДОГЕННАЯ АКТИВНОСТЬ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ГИПОТЕТИЧЕСКОЙ ПРЕДКОВОЙ ФОРМЕ РОДА *SPARGANIUM* L. 299

8.1 Молекулярная таксономия рода Sparganium и его гибридогенная активность на основе молекулярных данных 299
8.2 Морфологические доказательства исследованных гибридных таксонов рода Sparganium 305
8.2.1 Sparganium ×papczenkovii Belyakov et Lapirov (S. emersum × S. microcarpum) 305
8.2.2 Sparganium ×foliosum A. A. Bobrov, Volkova, Mochalova et Chemeris (S. emersum × S. gramineum) 308
8.3 Современные сведения о происхождении рода Sparganium 309
8.4 Представление о гипотетической предковой форме современных представителей рода Sparganium и тенденции его морфологической эволюции 312
Заключение по Главе 8 317

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 320

ВЫВОДЫ 326

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 328

ПРИЛОЖЕНИЕ 423

ПРИЛОЖЕНИЕ А 423
Таблица А.1 – Вид, место, дата сбора образцов для морфологического анализа и семенной продуктивности модельных видов растений 423
Таблица А.2 – Вид, место, дата сбора, а также сроки хранения и характер предпосевной обработки семян различных видов гелофитов, гидрофитов, гигрогелофитов и гигромезофитов для проведения эксперимента по их проращиванию в различных условиях сухого хранения 434
Таблица А.3 – Вид, место, дата сбора плодов и длительность их влажной холодной стратификации для проведения эксперимента по влиянию наличия периодического освещения и его полного отсутствия на прорастание плодов представителей рода Sparganium 436
ПРИЛОЖЕНИЕ Б 437
Таблица Б.1 – Результаты статистического анализа по морфометрическим характеристикам гипогеогенных корневищ разных видов рода Sparganium 437
Таблица Б.2 – Результаты статистического анализа морфометрических характеристик розеточного участка монокарпических побегов разных видов рода Sparganium 438

Таблица Б.3 – Результаты статистического анализа по общему числу придаточных корней, развивающихся в основании розеточного участка монокарпического побега разных видов рода Sparganium *439*
Таблица Б.4 – Результаты статистического анализа по длине и ширине листьев срединной формации видов рода Sparganium (внутри секций), имеющих одну и туже экологическую форму *440*
Таблица Б.5 – Результаты статистического анализа по длине и ширине листьев срединной формации между разными экологическими формами одного вида Sparganium *441*
Таблица Б.6 – Результаты статистического анализа по длине и и диаметру главной оси соцветия видов рода Sparganium, а также длины участка с тычиночными головчатыми между одной и той же экологической формой у разных видов внутри каждого из подродов *442*
Таблица Б.7 – Результаты статистического анализа по длине и и диаметру главной оси соцветия, а также длины участка с тычиночными головчатыми между разными экологическими формами одного вида Sparganium *443*
ПРИЛОЖЕНИЕ В ***444***
Таблица В.1 – Фактическая семенная продуктивность гелофитов и представителей ряда других экологических групп растений вод *444*
ПРИЛОЖЕНИЕ Г ***447***
Таблица Г.1 – Результаты сравнительного статистического анализа показателей семенной продуктивности представителей рода Sparganium *447*
ПРИЛОЖЕНИЕ Д ***448***
Таблица Д.1 – Зависимость показателя лабораторной всхожести от условий хранения, характера предпосевной обработки и условий проращивания гелофитов и представителей ряда других экологических групп растений вод *448*
ПРИЛОЖЕНИЕ Е ***465***
Таблица Е.1 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium microcarpum при различных сроках влажной холодной стратификации (по: Беляков, 2016) *465*
Таблица Е.2 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium neglectum при различных сроках влажной холодной стратификации *466*
Таблица Е.3 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium erectum при различных сроках влажной холодной стратификации *467*
Таблица Е.4 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium angustifolium при различных сроках влажной холодной стратификации *469*
Таблица Е.5 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium glomeratum при различных сроках влажной холодной стратификации *471*
Таблица Е.6 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium gramineum при различных сроках влажной холодной стратификации *473*
Таблица Е.7 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium×foliosum при различных сроках влажной холодной стратификации *476*
Таблица Е.8 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium emersum при различных сроках влажной холодной стратификации *477*
Таблица Е.9 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium hyperboreum при различных сроках влажной холодной стратификации *479*
Таблица Е.10 – Основные показатели прорастания плодов Sparganium natans при различных сроках влажной холодной стратификации *480*
ПРИЛОЖЕНИЕ Ж ***484***
Таблица Ж.1 – Разнообразие типов покоя (по: Николаева и др., 1985) у разных представителей экологических групп гидрофитов, гелофитов, гигрогело- и гигрофитов *484*

Таблица Ж.2 – Биологическая стойкость разных представителей экологических групп гидрофитов, гелофитов, гигрогело- и гигрофитов *486*
Таблица Ж.3 – Температурные режимы прорастания семян разных представителей экологических групп гелофитов и гидрофитов *487*
ПРИЛОЖЕНИЕ И ***488***
Таблица И.1 –Длительность плавания семян представителей некоторых экологических групп растений вод *488*
ПРИЛОЖЕНИЕ К ***489***
Таблица К.1 – Морфологическая характеристика Sparganium ×papczenkovii и его родительских видов (S. emersum и S. microcarpum), включая S. erectum – близкий в морфологическом и таксономическом плане вид к S. microcarpum (данные по: Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979; Белавская, 1984; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Цвелёв, 1996; Bobrov et al., 2023; наши данные) *489*
Таблица К.2 – Морфологическая характеристика Sparganium × foliosum и его родительских видов (S. gramineum и S. emersum) *492*

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Гелофиты или воздушно-водные растения – переходная группа между гидрофитами (настоящими водными) и гигрогелофитами (околоводными растениями) (Папченков, 1985а, 2008) – один из важнейших компонентов растительных сообществ водных объектов различных типов. Представители этой экологической группы растений водоемов и водотоков населяют переходную зону между водной и сухопутной экосистемами («приурезовую полосу водоемов», Папченков, 2008а, с. 70), где водные растения проникают на сушу, а растения суши – в водную среду (Папченков, 2001). В свете современных представлений эта зона представляет собой типичный «экотон» (терм., Livingston, 1903 – цит. по: Соловьева, Розенберг, 2006) «вода – суша», в рамках которого «…наблюдается ежегодное установление равновесия между открытой и закрытой экосистемами: в периоды повышения уровня воды происходит заливание наземных экосистем и ограничение прорастания их семязачатков; в периоды понижения уровня воды происходит обнажение находящихся под водой пространств…» (Соловьева, Саксонов, 2008, с. 573). Для таких экотонных систем («вода – суша», как и экотонов в целом) характерны специфическая структура, режимы функционирования, а также специфические механизмы поддержания их устойчивости (Горяев, Уланова, 2023).

Своеобразие условий обитания в этой зоне определяется целым рядом абиотических (связанных с донным рельефом, сильными и различными по длительности колебаниями уровня воды, особенностями прогрева ее толщи, скоростями течения, прозрачностью, гидрохимическими характеристиками воды и типом грунтов) и биотических (растения и животные) факторов (Кутова, 1957; Новикова, 2008; Горяев, Уланова, 2023). При этом, именно изменение уровня воды часто является основным фактором, регулирующим развитие прибрежно-водных растений и определяющим их таксономическое разнообразие, структурно-функциональную организацию и биологическую продуктивность их сообществ (Дубына и др., 1993; Кузьмина и др., 2006; Новикова, 2008; Уланова, 2020; Горяев, Уланова, 2023).

К гелофитам, например, относятся большинство представителей родов *Sparganium* L., *Typha* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., которые способны переносить временное обсыхание (как ряд истинно водных растений) и пройти весь свой жизненный цикл как в водной, так и в наземной средах – как земноводные растения (Щербаков, 2006; Соловьева, Лапиров, 2013). Эти растения благодаря своим морфологическим, биологическим и экологическим особенностям занимают особое место среди растений вод (Inelova et al., 2023; Germ, Gaberščik, 2025). Приобретенные гелофитами в процессе

конвергентной эволюции адаптации (Grace, 1993; Les, Philbrick, 1993; Kameyama, Ohara, 2006), сделали их высокополиморфными (способны формировать разные экологические формы в зависимости от глубины произрастания) (Les, Philbrick, 1993; Philbrick, Les, 1996; Germ, Gaberščik, 2025) и наиболее сильно зависимыми от вегетативного воспроизведения. Так широкое разнообразие форм вегетативного размножения гелофитов (турионы, почки, фрагменты побегов и др.), позволяет им эффективно увеличивать численность и осуществлять захват новых местообитаний, а клональная интеграция способствует захвату и перераспределению ресурсов растений в гетерогенной среде (Grace, 1993; Les, Philbrick, 1993; Duchoslavová, Weiser, 2017), что также во многом определяет закономерности и процесс эволюции растений вод (Barrett et al., 1993; Kameyama, Ohara, 2006). Кроме того, что гелофиты оказывают сильное средообразующее влияние (занимают значительные по площади мелководные пространства), играют важную роль в продукционном балансе водоемов (формируют одни из самых продуктивных сообществ (Gaudet, 2014; Inelova et al., 2023)) и трансформации донных отложений (Свириденко, 1987; Раченкова, 2002), участвуют в формировании геоморфологической структуры русел рек путем накопления и удержания осадков, что приводит к изменениям скорости и направления потоков воды (Sand-Jensen, Pedersen, 1999; Naden et al., 2006; Asaeda et al., 2010; Pollen-Bankhead et al., 2011; O'Hare et al., 2012; Liffen et al., 2013а, б; Guittonny-Philippe et al., 2014). Отметим, что антропогенное воздействие и происходящие в настоящее время глобальные климатические изменения оказывают сильное влияние на гидрологический режим различных типов водных экосистем, и, тем самым на их устойчивость (Germ, Gaberščik, 2025). Поэтому, как считают M. Germ и A. Gaberščik (2025) именно растения, способные формировать различные экологические формы окажутся в более выгодном положении. К таковым, по нашему мнению, относятся и гелофиты.

В этой связи, по-прежнему не теряют свою актуальность исследования биологии (*sensu lato*) видов[1] гелофитов. До настоящего времени в отечественной ботанической и лимнологической литературе вопросы морфологии, онтогенеза и морфогенеза, модусов морфологической эволюции, экологии и продуктивности гелофитов по-прежнему освещены очень слабо, а число монографических работ, подробно рассматривающих биологию отдельных, как правило только наиболее широко распространенных видов этих растений (таких, как *Alisma gramineum* Lej., *Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus, Phragmites australis, Sagittaria sagittifolia,*

[1] В термин «биология вида» мы, вслед за И.А. Губановым и др. (1970) и А.П. Белавской (1975, 1977), включаем широкий круг вопросов, в который входят географическое распространение, морфология, онтоморфогенез, ритм сезонного развития, экология, урожайность и всхожесть семян, особенности распространения диаспор, биологическая продуктивность, экология, фитоценология и консортивные связи.

Sparganium emersum Rehm., *S. erectum* L.,), крайне мало (Экзерцева, 1972, 1976; Лапиров, Трусов, 1993, 2000; Алябышева, 2001; Кривохарченко, Жмылев, 1996; Алябышева и др., 2000а, б; Лапиров, 2000, 2004, 2008, 2009, 2012а, 2014а; Савиных, 2003а, 2009, 2010а, б; Лапиров, Беляков, 2012б; Коровкин, 1987, 2005; Семакина, Савиных, 2005а, б; Лелекова, 2006; Лапиров, Русакова, 2008; Савиных и др., 2015, 2020; Беляков и др., 2016, 2025; Savinykh, Shabalkina, 2021; Шабалкина, Савиных, 2022 и др.). Незаслуженно мало внимания уделяется этой группе растений и в значительных зарубежных изданиях разных лет (Glück, 1905, 1911; Gessner, 1955; Hejny, 1960; Sculthorpe, 1967; Arber, 1972; Cook et al., 1974; Hutchinson, 1975). Несмотря на то, что гелофитам уже было уделено должное внимание в современной классификации жизненных форм водных и прибрежно-водных растений (Савиных, 2003а, 2009, 2010а, б), до сих пор крайне слабо исследованы роль внешних факторов в формировании их структурной организации (механизмы формирования и преобразования различных экологических и жизненных форм), в определении разнообразия путей онтогенеза и онтоморфогенеза, в семенной продуктивности и особенностях распространения вегетативных и генеративных диаспор, в установлении принципов морфологических преобразований (Марков, 2001; Беляков, 2016). Отсутствуют представления о том, каким образом биологические особенности разных видов гелофитов влияют на выбор их жизненной стратегии.

Исходя из этого, важной задачей является получение достоверной и структурированной информации о биологической организации разных таксонов (Петрова, 2016). Среди целого ряда видов гелофитов, рассмотренных в данной работе, внимание уделено представителям монофилетичного (Дорофеев, 1979; Sulman, 2013) рода *Sparganium* L., интерес к которому связан с сохраняющимися различиями в понимании объема отдельных таксонов (ряд видов понимаются современными ботаниками очень широко и нередко рассматриваются в ранге подвидов, другие сведены в синонимы) и наличии естественной гибридизации, в результате которой часто формируются растения, трудно отличимые от материнских видов в вегетативном состоянии (Rothert, 1910; Ротерт, 1913; Harms et al., 1973; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Sulman, 2013; Ito et al., 2013, 2016; Belyakov et al., 2022, 2025; Bobrov et al., 2023 и др.), что усложняет их идентификацию. Кроме того, представители рода принадлежат к наиболее эволюционно продвинутой группе малолетников вегетативного происхождения, способных накапливать большой объем биомассы за один вегетационный период (Марков, 1990; Беляков, 2016).

Виды рода *Sparganium* способны выступать как в качестве эдификаторов, так и в качестве сопутствующих видов в различных фитоценозах (Краснова, Кузьмичёв, 2013; Беляков, 2015, 2016; Беляков и др., 2017, 2019а, б, 2021, 2022; Беляков, Филиппов, 2018; Беляков, Лапиров, 2018; Belyakov, Lapirov, 2018; Teteryuk et al., 2022). Известна и их хозяйственная ценность – как

кормовых, лекарственных, декоративных и берегозащитных растений (Гаевская, 1966; Леонова, 1982; Упур, Начатой, 1992; Дубына и др., 1993; Елина, 1993 и др.).

В имеющихся монографических сводках по роду *Sparganium* (Rothert, 1910; Ротерт, 1913; Harms et al., 1973; Cook, Nicholls, 1986, 1987) имеются краткие сведения об ареале распространения, экологии тех или иных, главным образом, европейских видов и обсуждаются таксономически значимые морфологические признаки. В литературе наиболее детально отражены сведения лишь о морфологии и онтогенезе, морфогенезе, ритме сезонного развития, экологии и продуктивности надземной биомассы только у трех видов *Sparganium* (*S. emersum, S. erectum* и *S. microcarpum* (Neum.) Raunk.) (Вестлейк, 1986; Бойко, Алексеев, 1990; Папченков, 2001; Семакина, Савиных, 2005а; Лелекова, 2006; Лапиров, Беляков, 2011; Беляков, 2016; Belyakov, 2023; Беляков, 2025). Воздействие факторов окружающей среды на колонизационную способность *S. emersum* и *S. erectum* исследовано японскими учёными (Ichikawa et al., 2002; Ishii et al., 2005; Kaneko, Jinguji, 2012), немногочисленные разрозненные данные по лабораторной всхожести ряда видов ежеголовников представлены российскими и зарубежными исследователями (Беляков, Лапиров, 2015; Muenscher, 1936; Steinbauer, Neal, 1950; Ishii et al., 2005; Pollux et al., 2005, 2006; Pollux, 2011; Беляков, 2025), лишь в малом числе публикаций присутствуют рисунки проростков (Muenscher, 1944; Cook, 1962; Леонова, 1982; Tillich, 2007). Между тем, до сих пор нет комплексного анализа морфологических особенностей побеговых систем, онтогенеза и морфогенеза представителей рода *Sparganium*; отсутствуют сведения о жизненных стратегиях, результатом которых явились адаптации к широкому спектру природно-климатических зон и экологических условий местообитания (Леонова, 1982; Беляков, 2016, 2025; Belyakov, 2023), нет представления о гипотетической предковой форме рода, не определены основные факторы, спопобствовавшие формированию современного облика его представителей.

Всё сказанное выше определяет **актуальность темы работы** и является основанием для выбора представителей экологической группы гелофитов в качестве основного объекта исследования.

Цель исследования. На основе комплексного подхода определить основные модусы морфологической эволюции и жизненные стратегии гелофитов для выявления их адаптационного потенциала.

Задачи исследования.

1. Исследовать биоморфологическую структуру побеговых систем гелофитов, оценить роль внешних условий в их формировании и представить спектр жизненных форм.

2. Изучить семенную продуктивность и всхожесть семян гелофитов при различных сроках и способах стратификации, оценить важность фактора освещённости в процессе прорастания семян.

3. Охарактеризовать роль структурных особенностей побеговых систем гелофитов и влияния факторов среды на распределение пластических ресурсов между генеративным и вегетативным размножением.

4. Выявить особенности и разнообразие вариантов хода онтогенеза и морфогенеза гелофитов с позиции поливариантности их развития.

5. Обобщить данные об экологических особенностях местообитания гелофитов, проанализировать сведения об их биологической продуктивности.

6. Охарактеризовать основные модусы морфологической эволюции в ходе адаптации гелофитов к условиям среды обитания, проанализировать разнообразие их эколого-ценотических стратегий.

7. Уточнить систематическое положение, оценить время дивергенции видов, выполнить биогеографическую реконструкцию и оценить роль гибридизации внутри модельного рода *Sparganium*.

Научная новизна. Впервые с позиции системного подхода проведен комплексный анализ различных аспектов биологии гелофитов, расширены представления о механизмах их морфо-биологической адаптации, направлениях и путях (поливариантности) онтогенеза и морфогенеза, стратегиях выживания, вегетативного и генеративного воспроизведения гелофитов, оценено разнообразие их жизненных стратегий. Дополнено представление об элементарном модуле побегового тела споровых растений, впервые проведен сравнительный анализ габитуального полиморфизма гелофитов. Предложены новые уточненные трактовки терминов «однолетник вегетативного происхождения» и «малолетник вегетативного происхождения», впервые к прибрежно-водным растениям применена классификация биоморф О.В. Смирновой и др. (1976) по особенностям хода онтоморфогенеза наземных растений.

С учетом результатов молекулярно-генетических исследований уточнена система рода *Sparganium*, выполнена оценка времени расхождения видов и реконструкция его биогеографической истории; выяснена роль событий гибридизации в недавней эволюции рода; подтверждена гибридогенная природа *Sparganium* ×*foliosum* A.A. Bobrov, Volkova, Mochalova et Chemeris[2], описан новый межподродовой гибрид *Sparganium* ×*papczenkovii* Belyakov et Lapirov.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследований вносят существенный вклад в изучение биологии вторично-водных растений, так как расширяют

[2] *Sparganium* ×*longifolium* Turcz. ex Ledeb. был описан из байкальской Сибири, поэтому A.A. Bobrov et al. (2023) считают его гибридом *S. gramineum* × *S. rothertii*, а гибрид (*S. emersum* × *S. gramineum*), который мы в наших работах ранее понимали как *S.* ×*longifolium*, предлагают называть *S.* ×*foliosum*, с чем мы согласны и учитываем это в данной работе.

представления о морфологических особенностях, жизненных формах, онтогенезе и морфогенезе, соотношении генеративного и вегетативного размножения, их эволюционных особенностях. Обоснована необходимость применения сравнительного анализа габитуального полиморфизма побегов, которая может быть применена при рассмотрении структурного разнообразия различных экологических групп растений и при сравнении их между собой. Впервые исследована динамика показателей прорастания семян при различных сроках влажной холодной стратификации. Конкретизирован смысл ряда терминов, применяемых при характеристике жизненных форм. Уточнена система рода *Sparganium*, оценена роль естественной гибридизации, впервые подтверждено существование межподродового гибрида.

Полученные результаты могут быть использованы при планировании, разработке и реализации стратегий и программ по сохранению биоразнообразия водных объектов и интродукции растений вод, в биологическом мониторинге; при составлении биологических флор и определителей. Материалы диссертации использованы при написании Красной книги Тверской обл. (2024). Результаты работы включены в лекции, прочитанные студентам ЯрГУ им. П.Г. Демидова.

Собранные в ходе экспедиций сборы (около 2 тыс.) пополнили фонды гербарных коллекций Института биологии врутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW) и Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского (NNSU).

Методология и методы исследований. В работе использован системный подход, сочетающий сравнительно-морфологический, структурно-функциональный, ритмологический, онтогенетический, эколого-фитоценотический, продукционный и молекулярно-филогенетический методы. Для обработки полученных результатов применены методы статистического анализа.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Габитус большинства видов гелофитов не меняется в условиях нестабильного уровенного режима, что позволяет говорить об отсутствии у них необходимости формирования новых, принципиально важных качественных морфо-биологических преобразований.

2. Высокие показатели надземной биомассы и семенной продуктивности, наряду с характерными для гелофитов вторичными эколого-ценотическими стратегиями, обеспечиваются наличием силлептического ветвления, наблюдаемого в вегетативной и генеративной сферах.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность полученных результатов подтверждена публикациями, комплексом применяемых в работе методов и подходов, большим количеством собранных и проанализированных образцов (в том числе из

крупнейших Российских Гербарных коллекций) растений разных видов и применением в ряде случаев статистических методов анализа.

Результаты исследований и основные положения диссертации были доложены и обсуждены на 19 научных мероприятиях Международного и Всероссийского уровней: I(IV) и IX Международные, а также VIII и X Всероссийских конференциях с международным участием по водным макрофитам «Гидроботаника 2010, 2015, 2020, 2025» (Борок, 2010, 2015, 2020 и 2025), XVI школа-конференция молодых ученых «Биология внутренних вод» (Борок, 2010), Международная научная конференция «Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения» (Тверь, 2012 г.), II Всероссийская (XVII) молодежная научная корференция «Молодежь и наука на севере» (Сыктывкар, 2013), IX и X Международных и XI Всероссийской конференции с международным участием, по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2014, 2019 и 2024), Всероссийская научная конференция с международным участием «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических исследованиях» (Киров, 2014), Всероссийская молодежная гидробиологическая конференция «Перспективы и проблемы современной гидробиологии» (Борок, 2016), III Межжународная научно-практическая корференция «Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования» (Астрахань, 2017), IV (XII) Международная ботаническая конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2018), II Международная и III Всероссийская конференции с международным участием «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (Москва, 2018, 2023), Международная научно-практическая конференция Астраханского государственного университета «Пойменные и дельтовые биоценозы голарктики: биологическое многообразие, экология и эволюция» (Астрахань, 2019), V(XIII) Международная ботаническая конференция молодых учёных в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2022), Международная научная конференция «Биоморфология растений: традиции и современность» (Киров, 2022).

Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами. Работы выполнены в рамках Госзадания на базе лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН), при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», подпрограммы «Биоразнообразие: состояние и динамика», раздел 2 «Флора водных и околоводных растений водохранилищ дельты Волги», а также гранта РФФИ «Молекулярная филогения, адаптивный потенциал и особенности морфологической эволюции некоторых сосудистых растений при освоении водной среды» (проект № 18-34-00257 мол_а, 2018–2020 гг.).

Личный вклад автора. В основу диссертационной работы положены многолетние исследования биоморфологии, экологических особенностей местообитания, биологии распространения и прорастания семян, онтогенеза и продукции надземной биомассы представителей рода *Sparganium* и 8 других видов гелофитов, гидрофитов и гигрогелофитов, охватывающие период с 2012 по 2025 гг. Автором самостоятельно определены цель и задачи исследований, выбраны методы полевых исследований и камеральной обработки собранного материала. Все полевые и камеральные исследования, анализ полученных данных и их интерпретация (связанные с изучением морфологии растений, экологии прорастания и распространения плодов или семян, онтогенеза, онтоморфогенеза и экологии местообитания) выполнены автором лично либо при его непосредственном участии. Вклад автора при написании большинства публикаций пропорционален числу соавторов. Вклад в молекулярные исследования представителей рода *Sparganium* связан с непосредственным участием в разработке плана исследований, проведении полевых сборов и выполнении морфологического анализа таксономических признаков, обсуждении результатов исследований, подготовкой и редактированием рукописей публикаций. Доля участия автора в подготовке и написании публикаций пропорциональна числу соавторов.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 49 научных работ: 28 из них в рецензируемых научных журналах (из которых 16 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ, 25 – в журналах, индексируемых в международных базах «Web of Science» и/или «Scopus»), разделы глав в 2 коллективных монографиях, 18 – в сборниках материалов научных конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов, списка цитируемой литературы (всего 1212 источников, из них 577 на иностранных языках) и 8 приложений. Работа изложена на 493 страницах машинописного текста (из них 427 страницы основного текста) и включает 26 таблиц и 45 рисунков в основном тексте и 29 таблиц в Приложении). В приложениях представлены таблицы с указанием мест сбора модельных видов для морфологического анализа, семенной продуктивности, данные по результатам статистического анализа морфометрических характеристик вегетативных и гнеративных органов гелофитов, данные по характеру покоя и показателям всхожести семян и плодов гелофитов и других видов водных и прибрежно-водных растений; представлены сравнительные таблицы по морфологическим характеристикам двух исследованных гибридов *Sparganium* (*S.* ×*papczenkovii* и *S.* × *foliosum*) и их родительских видов.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность своему наставнику – к.б.н., доц. А.Г. Лапирову (ИБВВ РАН), за ценные наставления, постоянные консультации и обсуждение различных вопросов диссертационного исследования, д.б.н., проф. Н.П. Савиных, д.б.н., доценту О.А. Капитоновой (ТКНС УрО РАН), д.б.н., доц. И.А. Савинову (РНИМУ им. Н. И. Пирогова),

к.б.н. А.Н. Ефремову (ОмГПУ), к.б.н., доц. И.С. Антоновой (СПбГУ) и д.б.н. А.В. Щербакову (МГУ) – за всестороннюю помощь, обсуждения и ценные замечания, д.б.н. Е.И. Курченко (МПГУ) и к.б.н. О.А. Лебедевой за поддержку и ценные советы, к.б.н. В.С. Вишнякову (ИБВВ РАН), к.б.н., доц. С.Р. Кособоковой (ГБОУ АО ВО АГАСУ), к.б.н. Е.Ю. Зарубиной (ИВЭП СО РАН), д.б.н. Л.М. Киприяновой (ИВЭП СО РАН), к.б.н. С.А. Николаенко (ТюмНЦ СО РАН), к.б.н. В.А Глазунову (ТюмНЦ СО РАН), к.б.н. Э.В. Гарину (ИБВВ РАН) и другим сотрудникам лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН, к.б.н. Р.Е. Романову – за помощь в сборе материала для научных исследований, д.б.н., проф. А.В. Родионову (БИН РАН), к.б.н. Э.М. Мачсу (БИН РАН), к.б.н. Ю.В. Михайловой (БИН РАН), П.М. Журбенко (БИН РАН), к.б.н. Е.О. Пуниной (БИН РАН). Благодарю проф. X. Xu (Колледж естественных наук Уханьского университета, Китайская Народная Республика) и другим специалистам Колледжа естественных наук Уханьского университета, работавших с нами – за проведение молекулярно-филогенетических исследований и организацию совместных экспедиций по водным объектам КНР.

ГЛАВА 1: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕЛОФИТОВ

Глава актуализирует сведения о представителях широко распространенной во флоре водоемов и водотоков экологической группы гелофитов, в рамках которых сделан акцент на исследования представителей рода *Sparganium*.

1.1 Гелофиты как особая экологическая группа прибрежно-водных растений

1.1.1 Общие сведения о биологических особенностях представителей экологической группы гелофитов

Гелофиты (воздушно-водные растения) – это самая малочисленная экологическая группа (по сравнению с гидрофитами и гигрогелофитами), входящая в состав водной флоры (Соловьева и др., 2010; Распопов и др., 2011). В составе Мировой флоры насчитывается порядка 58 видов гелофитов, в то время как во флоре России их немногим меньше – порядка 49 видов (Распопов и др., 2011; Соловьева, Лапиров, 2013, 2019), что, по-видимому, обусловлено большим разнообразием природно-климатических зон. По шкале увлажнения Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956) они (как и гигрогелофиты) занимают 104–109 ступени (Соловьева, Лапиров, 2019)[3]. Их преадаптационные возможности направлены как в сторону гидрофилии, так и в сторону ксерофилии (Краснова, 2011; Савиных, 2017, 2019). В.Г. Папченков (2001, 2003а) разделил гелофиты по высоте побегов на две группы: высокотравные – средняя высота побегов 180–250 см и низкотравные – 60–100 см, хотя ранее выделял еще и приземные – высотой, менее 10 см (Папченков, 1985а).

Согласно литературным данным гелофиты, как правило, многолетние (малолетние) травянистые растения, населяющие прибрежные мелководья водоёмов на глубинах 1,0–1,2 м, реже до 2 м (Папченков, 2001, 2003; Лапиров, 2003; Савиных и др., 2015). На большие глубины способны проникать только высокотравные гелофиты (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus lacustris* L., *Typha angustifolia* L. и т.д.), в то время как низкотравные (*Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium erectum* L.) растут, преимущественно, на глубинах до 0,5 м (Папченков, 2001, 2003). Реальная глубина произрастания этих растений в водоемах обусловлена сезонными изменениями прозрачности, освещенности, температуры, биологических особенностей видов (Биочино, 1985). Способствуя

[3] По шкале увлажнения Л.Г. Раменского (1956) представители экотипа гидрофиты занимают 110–120 ступени (Соловьева, Лапиров, 2013, 2019).

ослаблению волн, заросли гелофитов защищают береговую линию водоемов от водной эрозии, а также обеспечивают экосистемные взаимодействия (Бреховских и др., 2008; Shepard et al., 2011). В период вегетации способны переносить как длительное, так и периодическое обсыхание и затопление (Беляков, 2015, 2023; Беляков, Филиппов, 2018; Савиных и др., 2020). Ответная реакция гелофитов на смену условий увлажнения как полагает Н.П. Савиных с соавт. (2015, с. 671–672), проявляется «…как видимое изменение структуры, ритма развития, особенностей роста и формирования побеговых систем…». Последнее связано с наличием у этой группы экологической пластичности (как исторической адаптации к сезонным и годичным колебаниям уровня воды), увеличивающей степень выносливости и стабильность экосистемы (Соловьева, 2008а, б; Соловьева Саксонов, 2008). Экологическая пластичность, в свою очередь, может служить индикатором[4] изменений гидрологического режима водоема (Соловьева, Саксонов, 2008) и проявляется в способности растения формировать (в конкретных условиях) разные экологические формы – наземную, полупогруженную (распространенную наиболее часто), с плавающими на поверхности воды листьями либо погруженную, как правило стерильную (Гроудова, 1993; Смиренский, 1952; Папченков, 2003а; Sârbu et al., 2009; Лапиров, 2015; Беляков, 2015; Беляков, Филиппов, 2018; Савиных и др., 2020 и др.).

В различных природно-климатических зонах один и тот же вид может быть отнесен как к гелофитам, так и к другим близким экологическим группам растений вод. Например, *Hippuris vulgaris* L., в условиях Верхнего и Среднего Поволжья, Вятско-Камского Предуралья и Западно-Сибирской равнины мы, как и ряд других ученых (Папченков, 1985а; Борисова, Богачев, 2009; Свириденко и др., 2012; Капитонова, 2019), относим это растение к гелофитам, а растущий в условиях крайнего севера нередко относят к гидрофитам (Тетерюк, 2012) из-за преобладания погруженной формы. Подобное явление отмечено и для *Sparganium hyperboreum* Laest. ex Beurl., который в условиях крайнего севера нередко встречается в виде полностью погруженной стерильной формы (Беляков и др., 2022), близкой к гидрофитам. Особенно сложным может быть принятие решения по отнесению популяций того или иного вида к гелофитам или гигрогелофитам, так как обе эти группы занимают одну и ту же ступень по степени увлажнения, могут расти в одинаковых экотопах (Соловьева, Лапиров, 2013).

По типу роста гелофиты можно разделить на две группы (Harper, 1977; Марков, 1990, 1992) – растения с детерминированным и индетерминированным ростом. У первых побеги

[4] Гелофиты играют важную роль не только в качестве индикатора изменения гидрологического режима, но и при определении трофического статуса водоема, накоплении илистых отложений, известкового субстрата и кальцинированной воды, слабосолоноватых и солоноватых вод (Дубына и др., 1993; Сидорский, 1993; Бреховских и др., 2008; Соловьева, 2008б; Соловьева, Лапиров, 2013).

заканчиваются терминальными соцветиями, у вторых – оси всегда остаются открытыми (Марков, 1990). Важным следствие детерминированного типа роста является возможность предельного сокращения числа вегетативных фитомеров, что сказывается на минимизации «критической» биомассы, которую надо накопить для перехода к репродукции (Марков, 1992).

У гелофитов присутствуют виды как с моноподиальной розеточной (например, *Butomus umbellatus*), так и с симподиальной моделями побегообразования (Савиных и др., 2015). Последний тип более разнообразен и включает в себя группы симподиально нарастающих розеточных (*Alisma plantago-aquatica*), полурозеточных клубнеобразующих (*Sagittaria sagittifolia*), моноцентрических и длиннокорневищных среднерозеточных полицентрических трав. Последняя группа объединяет в себе основное число видов гелофитов (представители родов *Sparganium, Typha, Phragmites, Glyceria maxima* и др.). Таким образом, розеточная форма роста широко распространена среди гелофитов. Ее роль в условиях с повышенной влажностью велика и связана с обеспечением «стратегии избегания» неблагоприятных факторов среды (Angevane, Chabot, 1979 – цит. по: Марков, 2012).

Важным элементом побеговой системы целого ряда видов гелофитов является наличие корневищ, часто играющих роль вегетативных диаспор, служащих для размножения и расселения. В некоторых случаях, как, например, у *Schoenolectus lacustris,* биомасса формируемых корневищ (вместе с корнями) может в три раза превышать надземную биомассу (Лисицына, Жукова, 1971). Живые корневища гелофитов могут быть погружены в грунт на значительные глубины. Например, корневища *Phragmites australis* способны «уходить» на глубину до 1 м, образуя при этом систему из 6 горизонтов; корневища рогозов проникают на глубину до 0,4 м (Папченков, 2006). Продолжительность жизни корневищ растений, в зависимости от вида, может колебаться от 2 до 3–4 лет (Папченков, 2006; Савиных и др., 2015).

На основании длительных собственных и архивных наблюдений Е.В. Печенюк (2000) разделила виды растений вод на три группы – неустойчивые (длительность удержания территории до 1–3 лет), среднеустойчивые (до 10 лет) и высокоустойчивые (более 10 и до нескольких десятков лет). Согласно этой классификации, среди низкотравных гелофитов, встречаются как неустойчивые (например, *Alisma gramineum* Lej.), так и среднеустойчивые виды (*Alisma plantago-aquatica* L., *Sagittaria sagittifolia, Butomus umbellatus,* некоторые виды рода *Sparganium*), а высокотравные – главным образом принадлежат к группе наиболее устойчивых (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Schoenoplectus lacustris, Typha angustifolia, Phragmites australis*).

Почти все виды, относящиеся к экологической группе гелофитов – поликарпики (в широком смысле). Большинство из них формируют сложные синфлоресценции (подробнее о терминологии см. в подглаве 2.2), обеспечивающие производство большого количества семян

(Yeo, 1966, Лукина, 2000; Беляков, Лапиров, 2019а; Савиных, 2019 и др.). Такая особенность позволяет растениям формировать значительный банк семян, где они могут сохранять жизнеспособность в течение нескольких лет. При этом семена способны переносить промерзание и обсыхание. Несмотря на это, высокая энергия семенного возобновления наблюдается не у всех гелофитов. Часто, рост числа особей за счет семенного возобновления на водоемах оказывается не очень эффективным, а формирование и поддержание популяций искомых видов происходит, главным образом, за счет вегетативного размножения и возобновления, так как большинство молодых особей генеративного происхождения вымерзают вследствие промерзания прибрежных мелководий, вымываются волновой эрозией, заносятся илом в период половодья.

Наряду с особенностями семенного возобновления, огромный интерес у гелофитов представляют и механизмы диссеминации, связанные (как, собственно, и у всех водных растений) со способностью семян и плодов к плаванию на поверхности воды. Подобная особенность может быть обеспечена различными механизмами. Среди них наличие воздухоносных полостей в околоплоднике, водонепроницаемость оболочек плодов, наличие листочков околоцветника. Последние, на первых этапах, также способствуют увеличению площади поверхности, а, следовательно, и плавающей способности семян (Stanifort, Cavers, 1976; Hroudová et al., 1997; Беляков, Лапиров, 2019а). Продолжительность плавания семян и плодов различных видов гелофитов может варьировать в широких пределах – от 2–10 дней до 15 месяцев (Ridley, 1930; Алексеев, 1996а, б; Чорна, 2006 и др.).

Вегетативное размножение различных видов гелофитов, как и большинства растений водоемов и водотоков, связано не только с естественными процессами дезинтеграции (распад особи, разрушение геофильных участков между монокарпическими побегами и корневищ), но и с формированием некоторыми растениями специализированных образований – клубней, клубневидных структур, клубнелуковиц. Заметим, что все возможные специализированные подземные структуры вегетативного размножения у водных растений играют важную роль в их распространении и перезимовке (Madsen, Adams, 1988; Sculthorpe, 1967; Лапиров, Киприянова, 2015). Так непосредственно клубнями происходит вегетативное размножение *Sagittaria sagittifolia* (Кривохарченко, Жмылев, 1996; Алябышева, Жукова, 2000; Коровкин, 2005; Лелекова, 2006). Клубневидные структуры были описаны нами у ряда видов ежеголовников, таких как *Sparganium erectum* L., *S. microcarpum* (Neuman) Raunk. и *S. emersum* Rehm. (Беляков, Лапиров, 2010; Лапиров, Беляков, 2011; Беляков, 2016). Особый интерес вызывает наличие у некоторых видов гелофитов редкой и слабо изученной формы вегетативного размножения – псевдовивипарии, отмеченной ранее у сусака зонтичного и манника большого (Lohammar, 1954; Экзерцева, 1976а, б; Батыгина, Брагина, 2000).

Гелофиты (например, *Typha angustifolia, Phragmites australis, Glyceria maxima*) отличаются высокой урожайностью, которая в 2–4 раза выше, чем у луговых трав, при этом по своим кормовым свойствам они не уступают люцерне посевной и вико-овсяной смеси (Голубева и др., 1990а, б; Папченков, 2001; Соловьева, 2016). Корневища и ассимилирующие части растений содержат протеины, флавоноиды, жиры, клетчатку, витамины, макро- и микроэлементы (Елина, 1993; Дубына и др., 1993; Васильева, 2006; Али-Эльдин, Егоров, 2011; Ковалев и др., 2016). Так, например, в корневищах *Butomus umbellatus* содержится большое количество йода (в среднем 3,61 мг/кг массы – по: Васильева, 2006). Поэтому гелофиты целесообразно использовать в качестве корма для животных. Кроме того, экстракты некоторых видов гелофитов (например, *Butomus umbellatus* и *Sparganium erectum*), проявляют выраженные антимикробные свойства (Али-Эльдин, Егоров, 2011; Özbay, Alim, 2009), оказывают тормозящее действие на рост числа зооспоровых грибов (Czeczuga et al., 2005). Некоторые из гелофитов являются съедобными либо лекарственными растениями (Никифоров, 2016; Никифоров, Кузнецова, 2018; Huffman, Evenson, 2006 и др.), идут на изготовление циновок, корзин и т.д. (Ostarkowicz et al., 2007).

Наличие у гелофитов высокой продуктивности и толерантности к экологическим стрессорам (Wiessner et al., 2006; Manousaki, Kalogerakis, 2011), вносит значительный вклад в восстановление экосистем с помощью широкого спектра физиологических или биохимических механизмов (Espinar et al., 2002; Syranidou et al., 2017; Nikolakopoulou et al., 2018). Так, в водных экосистемах наравне с гидрофитами, гелофиты выполняют ряд важных функций (фильтрационную, окислительную, минерализационную, детоксикационную, биоцидную, аккумуляционную (накопление радионуклидов и тяжелых металлов – Линник, Набиванец, 1986; Лавриненко и др., 2011а, б; Корнилова и др., 2014; Фомина, Кораблева, 2015 и др.)), тем самым участвуя в круговороте химических веществ, являются ограничивающим фактором при развитии фитопланктона (Смирнова-Гараева, 1965; Бреховских и др., 2008; Семенченко и др., 2013; Халиуллина, Яковлев, 2015; Литвинова, Федяева, 2016), играют роль в формировании биоты донных отложений, служат средой обитания и пищей многих бентосных животных и рыб (Гаевская, 1966; Ахметзянова и др., 2000; Адамчик, 2004; Дурнова и др., 2012, 2015; Оглезнева, и др.. 2013). Анализ литературы свидетельствует о том, что гелофиты играют важную роль в процессах фиторемедиации почв и грунтовых вод от тяжелых металлов, органических веществ (Verhoeven, Meuleman, 1999; Wiessner et al., 2006; Бреховских и др., 2008; Zhang et al., 2011; Manousaki, Kalogerakis, 2011; Vymazal, 2013; Ульрих и др., 2014; Guittonny-Philippe et al., 2014; Алябышева, 2016; Каменец, 2016; Vymazal, Březinová, 2016; Gacia et al., 2019 и др.) и нефтепродуктов (Lin, 2012; Шулаев и др., 2016). Для очистки сточных вод успешно применяются *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris* и др. виды. В значительных количествах

они поглощают азот и фосфор (Gacia et al., 2019), связывают углерод (Shepard et al., 2011). Гелофиты так же влияют и на эмиссию метана из грунтов в атмосферу (Dingemans et al., 2011).

В различного рода консортивных связях с гелофитами участвуют более 250 видов различных живых организмов (Гаевская, 1966; Беньковский, 1998, 2014; Садчиков, Кудряшов, 2004; Стрелков, Кособокова, 2019; Кособокова и др., 2020 и др.). Это подчеркивает важную роль гелофитов не только как средообразующего элемента (топическая роль) водных экосистем, но и как одного из основных участников при формировании трофических (используемого в питании), форических (при расселении) и фабрических (при постройке животными различного рода убежищ, например, гнездовий у птиц) связей.

1.1.2 Место гелофитов в системе жизненных форм водных и прибрежно-водных растений

Классификация жизненных форм (от анг. – *life form classification*) – «…это распределение конкретного множества жизненных форм … по определенной системе иерархически соподчиненных классификационных категорий…» (Жмылев и др., 2005, с. 54; Жукова и др., 2015). Несмотря на различное понимание жизненных форм, к их установлению и классификации применяются два основных подхода (Жукова и др., 2015): эколого-морфологический и эколого-ценотический. Первый учитывает внешний облик (габитус) растения, исторически возникший в различных почвенно-климатических условиях и отражает приспособленность растения к этим условиям. Второй – рассматривает жизненную форму как исторически возникшее приспособление к наиболее полному использованию всего комплекса условий местообитания и отражает способность определенных групп растений к пространственному расселению и закреплению на территории, а также к их участию в формировании растительного покрова. По мнению И.Г. Серебрякова (1962) оба эти подхода к жизненной форме дополняют друг друга, отражая две грани единого сложного явления.

Все многообразие классификационных схем растений водоемов и водотоков (Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975; Den Hartog, van Der Velde, 1988; Папченков, 1985а, 2003а, 2006 и др.) можно свести к четырем основным подходам (Щербаков, 1991): аутэкологическому, типологическому, физиономическому и эколого-морфологическому. Признаки, используемые в различных построениях разнообразны и многообразны. В зависимости от того, каким из них придается решающее значение, классификации могут соответствовать тому или иному подходу. В данном контексте нас будет интересовать классификация, в которой отражены не только габитуально-физиономические признаки, но и ряд биологических свойств (длительность жизни, ритм развития, способ питания, способы вегетативного размножения и др.) растений, которые охватывают их приспособленность к условиям существования и характеризуют жизненные

формы. При этом мы будем иметь в виду, что классификация жизненных форм сосудистых водных растений – самый сложный и запутанный вопрос, являющийся предметом острых дискуссий (Дурникин, 2011).

Ниже нами будут рассмотрены только те классификации жизненных форм водных и прибрежно-водных сосудистых растений, в которых отражено место гелофитов.

Наиболее известной (Попченко, 2010; Жмылёв и др., 2013 и др.) и принимаемой большинством исследователей с теми или иными видоизменениями (Серебряков, 1962) является иерархическая классификационная схема биологических типов растений C. Raunkiaer (1934, 1937). При ее создании C. Raunkiaer опирался на положение и способ защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода – холодного или засушливого. Этот признак, по мнению Т.К. Горышиной (1979, с. 280), рассматриваемый «на первый взгляд как будто частный, имеет глубокий биологический смысл … и широкое экологическое содержание, так как речь идет о приспособлении не к одному какому-либо фактору, а ко всему комплексу факторов среды».

Среди пяти крупных биологических типов (категорий жизненных форм) – фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты и терофиты, выделение которых было проведено на основе отношения поверхностей раздела сред: почва-воздух и вода-воздух (Щербаков, 1991), представителей экологической группы гелофиты (как собственно и гидрофиты) C. Raunkiaer отнес к IV биологическому типу – криптофиты: вегетативные побеги у этих растений обычно воздушные, почки возобновления располагаются в грунте.

Говоря о системах будущего, И.Г. Серебряков (1962) полагал, что в характеристику жизненных форм необходимо будет включать структурно-биологические особенности надземных и подземных побегов, корневых систем, а также представления о закономерностях онтогенеза различных жизненных форм. Справедливость данного утверждения прослеживается при анализе современных классификаций жизненных форм водных и прибрежно-водных растений, появившихся в XX–XXI веках (Свириденко, 1991, 2000; Савиных, 2003а, 2010а, б; Лелекова, 2006; Жмылев, Гололобова, 2009; Жмылев и др., 2013, 2017; Бобров, 2017).

В системе экобиоморф водных цветковых растений Б.Ф. Свириденко (1991, 2000) учтены многие важнейшие признаки жизненных форм цветковых гидрофитов (здесь и далее в классификациях сохранена авторская терминология!): продолжительность жизненного цикла, структура побегов, тип почек возобновления и их положение в неблагоприятное время года, некоторые экологические параметры. Гелофиты распределены по 5-ти группам (1–3, 6–7), 13-ти секциям (1, 2, 5–12, 16–18), учитывающим линейные размеры растений (низкие, средневысокие и высокие), форму листовых пластинок и листорасположение. Эти секции распределены по 4-м классам (1, 2, 4, 5) – длиннопобеговых: корневищных и столонных, и розеточных: корневищных

и клубневых, входящих в подтип 1 – укореняющихся многолетних гидрофитов, тип 1 – многолетних поликарпических цветковых гидрофитов. Наиболее обширной по числу секций (8) является группа розеточных корневищных гелофитов.

Наиболее детальная классификация, с нашей точки зрения, представлена в работах Н.П. Савиных (2003а, 2010а, б) и Е.В. Лелековой (2006). В классификации Н.П. Савиных (2003а, 2010а, б) гелофиты входят в состав отдела водные и прибрежно-водные растения, разбитого на 3 типа (поли-, олиго- и монокапики). В рамках этих типов (разделенных далее на классы, группы и подгруппы) каждый вид гелофитов занимает свое отдельное место. Так, например, по этой классификации *Alisma plantago-aquatica* – вегетативно-неподвижный, моноцентрический, короткокорневищный кистекорневой многолетник, поликарпик, а *Butomus umbellatus* – вегетативно-неподвижный, неявнополицентрический, короткокорневищный многолетник, поликарпик. В отличие от этих видов, *Alisma gramineum* – вегетативно-неподвижный, моноцентрический, малолетник олигокарпик, а *Zizania aquatica* – вегетативно-неподвижный, моноцентрический, кистекорневой однолетник монокарпик.

В последней биоморфологической классификации П.Ю. Жмылёва с соавт. (2013) гелофиты входят в *Отдел. Травянистые растения, Тип I. Листостебельные* растения и распределяются внутри двух подтипов:

Подтип 1. Придаточнокорневые многолетние растения

Класс 2. Короткокорневищные многолетники

Группа 2.2. Гипогеогенно-короткокорневищные многолетники (*Butomus umbellatus, Scirpus lacustris* [*Schoenoplectus lacustris*]); по-видимому, в этот же класс стоит отнести и *Alisma plantago-aquatica*?)

Класс 3. Длиннокорневищные многолетники

Группа 3.2. Гипогеогенно-длиннокорневищные многолетники (*Equisetum fluviatile*, *Hippuris vuigaris*, виды родов *Sparganium* и *Typha*)

Подтип 2. Придаточнокорневые псевдооднолетники (вегетативные однолетники)

Класс 1. Столонообразующие псевдооднолетники

Группа Б. Подземностолонные псевдооднолетники (*Sagittaria sagittifolia*)

Подтип 3. Придаточнокорневые однолетники (*Zizania aquatica*; по нашему мнению, сюда же можно отнести и *Alisma gramineum*).

В указанной выше классификации П.Ю. Жмылев с соавт. (2013) применяют заимствованный из иностранной литературы термин «псевдооднолетники» (pseudo-annual), который не укоренился и крайне редко используется в нашей терминологии. По мнению Н.П. Савиных (2003а) в этой классификации группу Б класса 1 подтипа 2 следовало бы правильнее назвать «вегетативные однолетники», так как дочерние особи этих растений живут

не более одного года. Отметим, что в более поздней классификации П.Ю. Жмылев с соавт. (2017) отказались от термина «псевдооднолетники» и заменили его на термин «вегетативные однолетники». При этом, эти ученые по-прежнему отказываются от применения термина «малолетник вегетативного происхождения», относя подобные травы к типу 1 – Травянистые многолетники, подотделу 3 – Травянистые растения, отделу 2 – Листостебельные растения. Так, например, представителей рода *Sparganium* подрода *Xanthosparganium* (*Sparganium angustifolium, S. emersum* и др.) П.Ю. Жмылев с соавт. (2017) относят к гипогенно-длиннокорневищным травянистым многолетникам или подземно-столонным вегетативным однолетникам. В этом случае возникает ряд противоречий, требующих дальнейших разъяснений: 1) ежеголовники это всё-таки корневищные или столонообразующие растения; 2) ежеголовники – многолетники или вегетативные однолетники? Последняя группа выделена П.Ю. Жмылевым с соавт. (2017, с. 274–275) в отдельный тип подотдела Травянистые растения. Кроме того, вряд ли *Schoenoplectus lacustris* следует онтосить к короткокорневищным многолетним травам (Жмылев и др., 2013, 2017), так как длина метамеров его корневищ, как правило, несколько больше их диаметра.

Рассматривая место гелофитов в системе жизненных форм, предложенной Ю.А. Бобровым (2017) для водных трав северо-востока Европейской России можно отметить, что система является сильно упрощенной и создает впечатление не совсем доработанной. Так некоторые виды гелофитов он относит в своей системе к Классу 2. Столонно-кистекорневые эррантные поликарпики, характеризуя их как «водные травы с двумя закономерно чередующимися в сезонном цикле фенобиоморфами: кистекорневой и столонно-кистекорневой» (Бобров, 2017, с. 109). К этой группе растений вод он относит *Sagittaria natans*. Понятно так же, к какому типу можно отнести *Zizania aquatica* L. – к Типу VIII. Монокарпические эррантные травы. Однако, не совсем ясно, куда следует отнести все остальные виды гелофитов. Так, например, не понятно, к какому классу автор относит ежеголовники, встречающиеся в данном регионе: к классу 3. – Столонно-длиннопобеговые эррантные поликарпики или классу 4. – Длиннопобеговые эррантные поликарпики. Судя по жизненным формам, приведенным для каждого класса, ежеголовники должны входить в класс 4. Однако, характеристика данного класса, приведенная автором (Бобров, 2017, с. 109), не позволяет отнести их туда, поскольку в класс 4 входят «…Водные растения с длинными однолетними побегами, плавающими на поверхности или в толще воды, полегающими, но не лежащими на дне постоянно. Почки в пазухах листьев дают новые побеги, но не самостоятельные растения…» Однако в течение всего вегетационного сезона на вновь формирующихся терминальных концах корневищ ежеголовников происходит быстрое развитие нового побега, который, в свою очередь, не отделяется в нынешнем году от материнского растения, но обретает свою самостоятельность за

счет быстрого формирования значительного числа питающих корней. Мы также не можем отнести *Sparganium* к Классу 3, так как это не столонное растение, и новые побеги, развивающиеся из пазушных почек розеточного участка, не отделяются от материнского растения. Кроме того, не совсем чётко в данной системе отражено положение короткокорневищных видов, таких как частуха, стрелолист и ряд других таксонов.

Анализ распределения жизненных форм гелофитов указывает на рассредоточение их внутри разных категорий и отделений разнообразных систем жизненных форм, что говорит о их сходстве с близкими в морфологическом и экологическом плане (в том или ином отношении) с группами других водных и прибрежно-водных растений (гидрофитами и гигрогелофитами).

1.1.3 Роль гелофитов в составе флоры водных объектов

Гелофиты получили широкое распространение по прибрежным мелководьям и отмелям рек, стариц, прудов, озер, низинных болот и водохранилищ. На примере разнотипных водоемов Бурлинской озерно-речной системы юга Обь-Иртышского междуречья Е.Ю. Зарубиной и М.И. Соколовой (2018, с. 69) было показано, что «…число видов гелофитов в водоеме практически не зависит от гидрохимических характеристик, но в значительной степени связано с емкостью водоема…». Это утверждение лишний раз подчеркивает адаптационные возможности гелофитов к выживанию в широком спектре экологических условий.

В соответствии с экологической классификацией В.Г. Папченкова (2000, 2003а), наиболее часто, по числу видов, встречающихся на конкретном водном объекте, гелофиты занимают одну из последних позиций во всем спектре экотипов. Если рассматривать структуру экотипов растений вод, то гелофиты также часто оказываются на последнем месте (Соловьева и др., 2010). Достоверность этого утверждения в полной мере подтверждается характером распределения экотипов при анализе флор различных водных объектов (Судницына и др., 2008; Пакляшова, Папченков, 2008; Петушкова и др., 2009; Тетерюк, 2012, 2014; Папченков, 2015; Беляков и др., 2021; Капитонова, 2019 и др.).

Гелофиты часто являются пионерами зарастания как периодически обсыхающих и антропогенно- и естественно нарушенных (за счет эрозионного воздействия волн и потоков вод) участков водоемов, так и прибрежных мелководий. Среди таких видов часто отмечаются анемохорные и гидрохорные растения *Typha angustifolia, Phragmites australis, Alisma plantago-aquatica* и др. (Соловьева, 2008а, б; Ефимов, 2016). Нередко эти растения являются сорняками рисовых полей (Hejny, 1960; Leif, Oelke, 1990; Дзюба, 2000; Зеленская, 2013; Беляков и др., 2025б). При занятии новой территории гелофиты сначала формируют мозаичные одноярусные фитоценозы, отличающиеся низкой флористической насыщенностью и

неустойчивым видовым составом. Затем они образуют бордюрные заросли (Соловьева, 2008а), формирование которых связано с ростом степени заиливания грунтов, которое, в свою очередь, зависит от степени осаждения взвешенных веществ за счет гидравлического сопротивления зарослей водному потоку (Бреховских и др., 2008; Кочеткова, 2012, 2013; Кочеткова и др., 2013).

В соответствии с классификацией экотипов растительности водоемов (Папченков, 2006) гелофиты отнесены к группе экотипов Прибрежно-водные растения (Aquiherbosa vadosa), экотипу II Гелофиты или воздушно-водные растения (Aquiherbosa helophyta), к экогруппам 6 (низкотравные гелофиты – Aquiherbosa helophyta humilis) и 7 (высокотравные гелофиты – Aquiherbosa helophyta procera). Гелофиты формируют как собственные сообщества с различным проективным покрытием, так и образуют различные группировки с гидрофитами и мезофитами (Бобров, Чемерис, 2006; Борисова и др., 2006; Свириденко и др., 2006; Лихачёва, 2006; Панарина, 2006; Бактыбаева и др., 2010 и др.), где нередко могут играть роль эдификаторов, либо присутствовать в качестве сопутствующих видов. Нередко по расположению формаций высокотравных и низкотравных гелофитов четко прослеживается поясное зарастание водоемов.

Для большинства рек характерно «ленточное» распространение гелофитных сообществ, расположенных вдоль берегов (Бобров и др., 2006). Между тем, наиболее интересны, с нашей точки зрения, сообщества погруженных форм гелофитов, которые наиболее часто располагаются на участках с подвижными песчаными грунтами и небольшими глубинами – подводных отмелях или на стрежне (Бобров, Чемерис, 2003, 2006). Здесь они создают полосы или образуют небольшие фрагментарные заросли вдоль береговой линии. Последнее может быть отмечено и в русловой части верховий малых и средних рек (Бобров, Чемерис, 2003; Клещёв, 2006; Шарендо, 2006 и др.). Сообщества полупогруженных форм гелофитов, часто создают в прибрежной части разных типов водных объектов сплошную полосу, отличающуюся разной ярусностью и мозачностью за счет слагаемых её видов (Бобров, Чемерис, 2003). В целом, гелофитная растительность рек Европейской части России формируется, главным образом, формациями Typheta angustifoliae, Scirpeta lacistris, Glycerieta maximae, Sagittarieta sagittifoliae, Phragmiteta australis, Sparganieta erecti, Sparganieta emersi, Equiseta fluviatilis, Alismateta plantago-aquaticae, Butometa umbellati, Zizanieta latifoliae, Eleocharieta palustri. Часто в водоемах и водотоках можно наблюдать сукцессии, основным направлением которых, как указывает Д.В. Дубына (2010), является смена сообществ с более узкой экологической амплитудой (например, acc. Sagittario-Sparganietum emersi, Glycerietum fluitantis), ценозами с широкой экологической амплитудой (acc. Phragmitetum australis, Typhetum angustifoliae и др.).

1.1.4 Основные факторы, оказывающие влияние на формирование гелофитных сообществ

Видовое и ценотическое разнообразие растительного покрова, также степень зарастания мелководий разнообразных водоемов и водотоков зависит от географического положения, площади мелководий, ветро-волнового воздействия, уровенного режима, прозрачности воды и типа грунтов (Поддубный и др., 2017). В этой связи влияние режима работы современных водохранилищ на развитие сообществ водных и прибрежно-водных растений трудно переоценить (Астраханский заповедник, 1991; Кузьмина, Трешкин, 2017 и др.).

Как известно, особенностью Волжских водохранилищ является зависимость площади мелководий (литоральная зона), главным образом, от водности года и сезонного регулирования стока (Папченков, 2015; Цветкова и др., 2015; Поддубный и др., 2017). В весенний период (обычно к концу мая) водохранилища наполняются до нормального подпорного уровня, в остальное время идет сработка воды, которая может происходить как постепенно, так и достаточно быстро (на 0,6 м, реже – на 1,3–1,8 м (Папченков, 2015). Летом мелководья иногда могут оставаться обсохшими до второй половины июля (Папченков, 2015). В отдельные годы к концу зимы также можно наблюдать понижение уровня воды на 4–5 м (Боровкова и др., 1962; Буторин, Выхристюк, 1983; Бамбуров и др., 1991; Папченков, 2015). Бывают и годы, когда почти весь вегетационный период мелководья могут оставаться необводненными, либо, наоборот, очень высокий уровень воды держится все лето и его понижение наблюдается только к осени (Голубева и др., 1990а, б; Тихонов, Лапиров, 2015). Примером, в первом случае, может служить 2013 г., в ходе которого было отмечено отсутствие выраженного повышения уровня воды в Рыбинском водохранилище, как в осенне-зимний период, так и в течение всего вегетационного сезона, что способствовало освобождению от воды мелководной зоны (Тихонов, Лапиров, 2015). В такие годы В.Г. Папченков (2013) отмечал существенное снижение степени зарастания водоема. При этом происходит одновременное наступление гидрофитов и гелофитов на глубокие недоступные места прибрежий с их последующим закреплением там (Папченков, 2013). Сильное влияние на уровенный режим водохранилищ, кроме деятельности человека, оказывают резкие и иногда очень сильные (до 2,5 м) сгонно-нагонные колебания уровня (Буторин, Выхристюк, 1983). Заметим, что в отличие от большинства волжских водохранилищ, режим работы Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ почти постоянный (Горшков и др., 1992; Папченков, 2015), что говорит об относительной стабильности распределения растительного покрова.

Флуктуации уровенного режима водохранилищ сильно влияют не только на геоморфологию мелководий, но и на характер береговой зоны затопления, величина которой уже не только зависит от амплитуды колебания воды, но и от степени отлогости берега (Раменский, 1971; Лапиров, 2003). Эти особенности часто хорошо выражены в характере растительного покрова, основой которого становятся, главным образом, «…немногочисленные непритязательные, высоко конкурентные, с широкими географическими ареалами и

экологическими амплитудами, устойчивые к условиям резкого изменения уровня воды виды и их сообщества…» (Поддубный и др., 2017, с. 71), которые находят здесь благоприятные условия для своей жизни (Кутова, 1957). Особые преимущества в таких условиях получают воздушно-водные растения – гелофиты и их сообщества (Довбня, 1983; Соловьева, 2008а; Папченков, 2013; Поддубный и др., 2017). Именно гелофиты (часто совместно с гигрогелофитами) поддерживают гомеостаз фитосреды в различных условиях уровенного режима (Соловьева, 2008а). Не зря для Рыбинского водохранилища, как и для Верхневолжских водохранилищ, в целом, наибольшие площади зарастания наблюдается на защищенных мелководьях (закрытых заливах и заостровных пространствах (Поддубный и др., 2017)), где основу растительного покрова, особенно на начальных стадиях, составляют гелофиты. Заметим, что по данным С.А. Поддубного с соавт. (2017) в водохранилищах Верхней Волги на заросли высокотравных гелофитов в среднем приходится >50% площадей, в то время как на заросли низкотравных гелофитов <5%.

В современной литературе отмечено изменение характера прогрева водных масс водохранилищ по сравнению с тем, что было до зарегулирования Волги (Биочино, 1985; Говоркова, Анохина, 2012). Тепловые и холодовые шлейфы воды от различных гидротехнических сооружений, тепловых и атомных электростанций распространяются, в зависимости от месторасположения данных объектов, на расстояния от нескольких до нескольких десятков километров (Голованов, Литвинов, 2012). Этот факт (рост температуры воды с севера на юг) и особенности температурного режима конкретных лет привели к нарушениям естественной сопряженности водного и термического режимов как в самой р. Волге, так и в её дельте (Литвинов, Подоляко, 2014). Отметим, что теплые воды положительным образом влияют на водные растения. Так О.А. Капитонова и С.Р. Тукманова (2006) указывают на значительное повышение биомассы в асс. Typheto angustifoliae-Phragmitetum australis в зоне подогретых вод по сравнению с контрольным участком. На рост активности воздушно-водной растительности в подогретых водах ранее указывали и другие ученые (Папченков, 1996; Кацман, Кучкина, 2009).

Наряду с тепловым загрязнением К.В. Литвинов и С.А. Подоляко (2014) отмечают снижение максимальных уровней и рост скорости подъема и спада волны половодья, сокращение периодов стояния высоких уровней в дельте. Последнее способствует зарастанию акватории и култучных водоемов водными и прибрежно-водными растениями. Такая особенность четко прослеживается. Так уменьшение стока Волги и дальнейшее понижение уровня Каспийского моря в 1967–1977 гг. привели еще к большему обмелению и снижению проточности авандельты, в результате чего происходит расширение площади зарослей тростника, рогоза, ежеголовника прямого и др. (Лабутина, Балдина, 2009).

1.1.5 Чужеродные виды гелофитов и их влияние на аборигенные сообщества

Известно, что по своей площади, водно-болотные угодья занимают по всему миру (за исключением Антарктиды) около 4–6% поверхности земли (Charles, Dukes, 2007; John, 2011; Ringim et al., 2015). Благодаря своей высокой продуктивности они играют важную экосистемную роль (Wetzel, 2001, Ringim et al., 2015). В настоящее время наблюдается широкий круг биологических инвазий в пресноводные экосистемы, возможные последствия которых вызывают серьезное беспокойство у ученых (Алимов и др., 2004; Wang et al., 2016; Harms, 2020).

Более чем за полвека на север мигрировал целый ряд типичных для южных областей видов гелофитов, среди которых – *Alisma gramineum* Lej., *Phragmites altissimus* Mabille, *Schoenoplectus tabernaemontanii* (C.C.Gmel.) Palla, *Typha laxmanii* Lepech. (Папченков, 2003б; Капитонова, 2011; Капитонова и др., 2025). Отметим, что *Alisma gramineum* уже была отмечена в Хабаровском крае (Антонова, 2017), стала массовым видом на Рыбинском водохранилище, заселяющим прибрежные мелководные и обсыхающие участки (Папченков, 2003б). По мнению В.В. Соловьевой (2009), именно открытые местообитания водохранилищ Волги послужили важным фактором продвижения этого вида на север. На Дальнем Востоке в Приморском крае, юге Хабаровского и Камчатского краев, Еврейской автономной области, Амурской и Сахалинской областях отмечено произрастание *Alisma plantago-aquatica* L. (Кожевников, Кожевникова, 2011). В 2002 г. на территории Московской обл. в р. Пехорке ниже Люберецкой станции аэрации были обнаружены устойчивые популяции *Sagittaria platyphylla* (Engelm.) J.G. Smith. (Щербаков, Майоров, 2013). Отметим также, что это растение было обнаружено и в реке Москва, протекающей на территории г. Москвы (Щербаков, Майоров, 2013). По-видимому, это растение является заносом из аквакультуры.

Чужеродные виды, внедряются во флору Европы через рисовые чеки (с импортируемыми семенами риса) (Лактионов и др., 2023). Так, с 1997 г. на рисовых чеках Астраханской обл. встречается *Pontederia korsakowii* (Regel & Maack) M. Pell. & C.N. Horn (Лактионов и др., 2023). Это дальневосточный вид, постепенно проникший с семенами риса на Кавказ и в Украину, Румынию и т.д. (Лактионов, 1972; Urziceanu et al., 2020). В 2021 г. на территории Краснодарского края [Калининский р-н, Калининское сельское поселение, окр. хут. Малаи] в рисовых чеках нами была обнаружена *Pontederia vaginalis* Burm. f. (Беляков и др., 2025б) не отмечавшаяся ранее на территории Северного Кавказа. Заметим, что наряду с *Pontederia korsakowii* в рисовых чеках дельты Волги встречаются и другие адвентивные виды гелофитов, например, *Sagittaria trifolia* L. (Лактионов и др., 2023).

Ареал *Schoenoplectus tabernaenontanii* исторически связан с Кавказом, Западной и Восточной Сибирью, Дальним Востоком и Средней Азией (Соловьева, 2009). Между тем в

настоящее время он получил более широкое распространение в бассейне Среднего и Верхнего Поволжья (Соловьева, 2009). Отмечен в Московской, Тульской и Калужской обл. (Щербаков, Майоров, 2013; Решетникова, 2016). Это заносное растение не редко отмечается в рыбоводческих прудах и нарушенных местообитаниях – вдоль железных дорог в карьерах (Решетникова, 2016). *Butomus junceus* также уже проник на юг Хабаровского Края (Кожевников, Кожевникова, 2011; Антонова, 2017), в то время как *Butomus umbellatus* стал заносным видом в штате Висконсин (Campbell et al., 2010).

В современных условиях активно расселяются и различные виды рогозов. Так *Typha laxmanii* – евразиатский вид, поднялся по водохранилищам Волги до Казани (Папченков, 1985б, 2003б), отмечен в Рязанской обл. (Хорун, Казакова, 2013; Решетникова, 2016). Известно место произрастания этого вида с территории Белорусского Поозерья (Шимко, Джус, 2011). Сейчас вид уже проникает в бореальную зону Сибири и Восточной Европы (Юдин и др., 2005). Так в 2001 году он был отмечен в Свердловской обл. (Талицкий р-н, г. Талица, юго-восточная окраина, песчаный карьер) (Юдин и др., 2005) и на юге Удмуртской Республики (Капитонова, 2011). Начал свою экспансию на север и *T. austro-orientalis* Mavrodiev – вид, имеющий восточноевропейско-среднеазиатский температно-меридиональный ареал (Капитонова, Капитонов, 2016). Сейчас вид растет по мелководьям крупных рек, озер, водохранилищ, стариц в Астраханской, Волгоградской, Калужской, Нижегородской, Оренбургской, Самарской, Саратовской обл., республиках Калмыкия и Удмуртия (юг) (общ. распр.: Казахстан, Узбекистан) и имеет тенденцию к дальнейшему распространению на север (Решетникова, Крылов, 2013; Мавродиев, Капитонова, 2015; Капитонова, Капитонов, 2016; Решетникова, 2016 и др.). В Нижегородской обл. нами этот вид был отмечен в протоке между оз. Великое и Свято (у автодорожного моста близ с. Пустынь Арзамасского р-на) (Belyakov, Garin, 2018). *Typha angustifolia* L. в настоящее время также расширяет свои северные границы ареала в Сибири (преимущественно по антропогенно-нарушенным местообитаниям (Ефремов и др., 2013)) и на Дальнем Востоке (Приморский и юг Хабаровского краев (Кожевников, Кожевникова, 2011; Антонова, 2017)). Отмечен как заносный вид в штате Мичиган (Campbell et al., 2010). Экология водно-болотных угодий находится под угрозой и в Западной Африке от биоинвазии *Typha domingensis* (Noba et al., 2017), который встречается в России на территории Нижнего Поволжья и Краснодарском крае (Лактионов, 2006; Мавродиев, Капитонова, 2015; Беляков и др., 2025б). В Нигерии этот чужеродный вид колонизировал реки и каналы, что привело к уменьшению поступления воды на сельскохозяйственные/ирригационные земли (Ringim et al., 2015). Отметим также, что в Западной Африке в качестве чужеродных видов отмечены *Nelumbo nucifera* Gaertner и *Nelumbo lutea* (Willd.) Pers. (Noba et al., 2017).

Phragmites altissimus Mabille, естественный ареал которого захватывает регион Древнего Средиземноморья (Папченков, 2008б; Цвелев, 2012), продвинулся далеко на север от низовий Дона и Волги (Папченков, 2003б, 2008б; Капитонова и др., 2025). В настоящее время ареал этого вида по-прежнему имеет тенденцию к расширению в Европейской России (Папченков, 2003б, 2008б; Капитонова, Дюкина, 2005; Кравченко, 2007; Цвелёв, 2012; Конечная и др., 2012; Карпова, Клепець, 2013; Капитонова, 2016, 2017; Цвелев, Пробатова, 2019; Капитонова и др., 2025). Периодом начала активной экспансии в среднюю полосу Европейской России считается начало 90-х годов (Соловьева, 2009). В настоящее время наиболее северным местом произрастания этого растения в Европейской части России можно считать точку, расположенную в окрестностях г. Петрозаводска (Кравченко, 2007), на территории Республики Коми вид известен из Сысольского и Прилузского районов (Тетерюк и др., 2022). Отметим, что в настоящее время именно в Тюменской области отмечены самые северные местообитания (север Тобольского р-на, Нефтеюганский р-н Ханты-Мансийского АО – Югры и г. Ханты-Мансийск (Капитонова и др., 2025)). Как указывают С.Ю. Мальцева и А.А. Бобров (2017), конкурентных отношений между местным *P. australis* и чужеродным *P. altissimus* пока еще отмечено не было, что обусловлено, по мнению этих исследователей, началом адаптации *P. altissimus* в северных условиях. Между тем, как полагает В.Г. Папченков (2008б), при успешной адаптации более мощный *P. altissimus* вполне может потеснить местный вид, особенно если учесть тот факт, что на ранних этапах онтогенеза чужеродный вид по высоте молодых побегов почти в 2 раза обгоняет *P. australis* (Борисова, Шилов, 2017), который, в свою очередь является адвентивным видом в Америке (штат Мичиган) (Campbell et al., 2010) и Западной Африке (Noba et al., 2017). Заметим, что оба вида – *P. altissimus* и *P. australis* – могут отличаться друг от друга не только размерными характеристиками вегетативных и генеративных органов (Капитонова и др., 2025), но и характером местообитаний. Так, О.А. Капитонова и Г.Р. Дюкина (2005) отмечают, что *P. altissimus* нередко растет на более высоких сухих участках берега, в то время как *P. austalis* – главным образом, по обводненным и сырым местообитаниям.

Весьма активно распространяется *Zizania latifolia* (Grieseb.) Stapf. – дальневосточный вид, занесенный в европейскую часть России в 1934 г. (Матвеев, Соловьева, 1997; Соловьева, 2009) с охотоведческой целью – для увеличения кормовой базы и улучшения условий среды обитания околоводных животных (Лисицына и др., 2009; Мальцева, Бобров, 2017). В 1950-е гг. работы по интродукции этого растения велись как в Восточной Сибири (Иркутская обл.), так и в европейской части страны, в том числе и в бассейне р. Волги (Кутова, 1961; Матвеев, Зотов, 1973; Матвеев, Соловьёва, 1997; Папченков, 2003б; Решетникова, 2016). Как ранее было показано, это растение очень чувствительно к низким температурам и резким перепадам уровня воды, воздействию волнения. Результатом этого является плохая

переносимость этим видом конкуренции с местными растениями (Кутова, 1961). Между тем, устойчивый уровенный режим на Иваньковском, Угличском и Горьковском водохранилищах способствовал широкому распространению *Zizania latifolia* по их заливам. Здесь вид занимает огромные площади в виде монодоминантных сообществ и, как указывает В.Г. Папченков (2003б), нередко вытесняет *Glyceria maxima*, успешно конкурирует с рогозами узколистным и широколистным (Соловьева, 2009). Успешно конкурировать с этим видом может, по-видимому, только тростник (Славгородский, 2008). Наши наблюдения, проведенные на Угличском водохранилище, показывают, что этот вид нередко формирует обширные кулисные заросли вдоль береговой линии. Кроме того, он активно отвоевывает прибрежные мелководные участки, занятые низкотравными гелофитами. Таким образом, на Иваньковском, Угличском и Горьковском водохранилищах мы уже можем наблюдать успешные конкурентные взаимоотношения этого растения с местными видами. В дальнейшем, данный вид может начать активно вытеснять такие виды как, например, *Butomus umbellatus*, *Phragmites australis*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*., *T. latifolia* L., что ранее уже показано для более южных регионов (Краснодарский край, Самарская обл. и др.) (Матвеев, Зотов, 1973; Матвеев, Соловьёва, 1997). Заметим, что активному расселению *Zizania latifolia* способствует интенсивное вегетативное размножение, связанное с отрывом части дернины этого растения от материнской популяции, перенос её течениями и дальнейшее закрепление в грунте (Хорун, Казакова, 2013; Belyakov, Garin, 2018). Последнее мы наблюдали на озерах Нижегородской обл. (Пустынская система озер) и Угличском водохранилище. Родственник *Zizania latifolia*, канадское однолетнее растение – *Zizania palustris* L. Первая попытка акклиматизации этого вида, предпринятая в Европе (близ Лондона) была сделана в 1820 г. а затем, в 1857 г. – в Шотландии и Норвегии (Соловьева, 2009). Попытки аклиматизировать *Z. aquatica* L. (=*Z. palustris* L.) в европейской России начались в 50–70 гг. прошлого столетия (Матвеев, Соловьева, 1997; Папченков, 2003б; Соловьева, 2009; Борисова и др., 2017). Сейчас вид известен по-прежнему сохраняется в отдельных местообитаниях (например, из Рязанской (Хорун, Казакова, 2013), Тверской (Нотов, 2009), Калужской (Решетникова, 2016), Ярославской и Нижегородской обл. (наши данные)), однако, самостоятельно не распространяется (Папченков, 2003б). Отметим, что, для ряда местонахождений имеются сведения о полном выпадении *Z. aquatica*, так как в местах посева (например, в Тверской обл.) этот вид нередко вытеснялся другими прибрежно-водными растениями (Нотов, 2009; Решетникова, 2016). Отметим, что целью акклиматизации *Z. aquatica* и *Z. latifolia* было их разведение в охотничьих хозяйствах в качестве кормового растения для водоплавающих птиц.

По представителям рода *Sparganium* информация, касающаяся чужеродных видов, как таковая, отсутствует. Между тем D.K. Cook и M.S. Nicholls (1987) допускают то, что

австралийские популяции *Sparganium stoloniferum* могут считаться родными в Австралии. Однако по причине того, что изученный этими исследователями материал с данного региона оказался однороден по форме плодов, это натолкнуло их на мысль, что известные популяции могли развиваться в результате одной интродукции. В западной части Северной Америки характер материалов *S. stoloniferum* также очень однороден. Но вряд ли этот вид был интродуцирован там недавно (Cook, Nicholls, 1987). Не совсем ясно, является ли *S. neglectum* интродуцированным видом в Московской обл. (Лоташинский р-н), т.к. эта популяция находится слишком далеко от основного ареала.

На основе классификации, предложенной A. Thellung (1918, 1919 – по: Туганаев, Пузырев, 1988), чужеродные виды гелофитов России мы можем распределить по способу иммиграции на виды, случайно занесенные во флору человеком – *ксенофиты* (например, *Sagittaria platyphylla*), занесенные преднамеренно и одичавшие – *эргазиофиты* (например, *Zizania latifolia, Z. aquatica*) и виды, самостоятельно расселяющиеся по антропогенно-нарушенным и вторичным местообитаниям – *аколютофиты* (*P. altissimus, Typha angustifolia, T. laxmanii, Alisma gramineum* и др.). Темпы расселения и активность гелофитов-вселенцев в фитоценозы различна (Папченков, 2003б). Немногочисленная группа видов относится к неактивным, практически не расселяющиеся (например, *Sagittaria platyphylla, Zizania aquatica*), другая группа объединяет большинство, как правило, активных видов, способности к расселению которых активизируются лишь после прохождения непродолжительного, либо достаточно длительного периода адаптации к новым условиях местообитания (Папченков, 2003б).

Все сказанное выше свидетельствует о значительном спектре морфо-биологических адаптаций, приобретенных гелофитами – как особой экологической группы растений, растущих в условиях экотона «вода-суша». Адаптивный потенциал проявляется в особенностях структурной организации (в виде формирования различных экологических форм, особенностей роста и формирования побеговых систем) побегового тела растений, ритме сезонного развития (Савиных и др., 2015), особенностях онтогенеза. Все это увеличивает выносливость видов в условиях колеблющегося уровня воды и предопределяет возможности занятия ими больших площадей прибрежных мелководий. Экологическая пластичность гелофитов в условиях непостоянства внешней среды делает их хорошим модельным объектом для мониторинговых и таксономических исследований. При этом в литературе пока еще недостаточно внимания уделено морфологическим особенностям побеговых систем представителей этой группы, онтогенезу, онтоморфогенезу семенной продуктивности, адаптациям к условиям среды и жизненным стратегиям. Многие данные по-прежнему остаются сильно разрознены и требуют дополнения и обобщения.

Основная часть имеющихся в литературе систем жизненных форм растений вод сопоставима по большинству критериев оценки биоморф. Между тем, по мнению В.И. Василевича (1975), использовать все свойства и признаки объекта в классификации не представляется возможным. Для этого пользуются некой выборкой из основной массы признаков. Однако, любая выборка часто не может дать исчерпывающий ответ о характеристиках объекта, поэтому все системы жизненных форм, субъективны. Представители экологической группы гелофитов в внутри исследованных нами системах, как правило, не имеют конкретного местоположения, что указывает на широкий круг морфо-биологических адаптаций, наличие которых характерно также и для представителей других экологических групп водных растений.

Несмотря на относительно небольшое число видов, принадлежащих к экологической группе гелофитов, они способны формировать как монодоминантные заросли (в виде полос, пятен и т.д.), так и сообщества с различной долей участия гидрофитов, гигрогелофитов и мезофитов. Формируемые гелофитами заросли со временем способны изменять подводный ландшафт путем формирования условий осадконакопления. В природных экосистемах гелофиты, наряду с водными растениями, играют важную роль в круговороте химических веществ (биоаккумуляция тяжелых металлов, органических веществ и их соединений), что способствует их влиянию на развитие фитопланктона, почвенной биоты. Гелофиты служат средой обитания и пищей для бентосных и планктонных организмов, насекомых, рыб, водоплавающих птиц и ряда позвоночных животных. Некоторые виды гелофитов имеют техническое лекарственое, пищевое и кормовае значение, используются в биологической очистке вод, имеют декоративное значение.

Адаптивные черты и изменение климатических условий способствуют продвижению на север и активной натурализации целого ряда чужеродных видов гелофитов.

1.2 Общая характеристика представителей рода *Sparganium* L. как одних из наиболее важных модельных объектов исследования

1.2.1 Обзор таксономических систем рода *Sparganium* в историческом аспекте

Род *Sparganium* L. принадлежит к монотипному семейству Typhaceae Juss. (Bremer, 2009; Byng, 2016). Между тем, в первых системах APG I и APG II (Bremer et al., 1998, 2003) род еще имел статус самостоятельного семейства. Статус семейства за ежеголовниками долго поддерживался и другими учеными (Rudolphi, 1830; Schultz, 1832; Цингеръ, 1885; Engler, 1889; Ascherson, Graebner, 1896–98; Fernald, Eames, 1907; Loew, 1908; Rydberg, 1909; Флёров, 1911; Ротерт, 1913), хотя еще в 1912 г. Х. Халлир (1912 – цит. по: Леонова, 1982) предложил объединить ежеголовниковые и рогозовые в одно семейство Typhaceae. Ввиду отсутствия

существенных различий в морфологии цветков и соцветий эта точка зрения была принята позднее и D. Müller-Doblies (1970) и поддержана Ф. Эрендорфером (1978 – цит. по: Леонова, 1982).

Первоначально систематики относили *Sparganium* к порядку *Pandanales* (Loew, 1908; Ротерт, 1913; Johri et al., 1992). Основанием этого служило некоторое сходство генеративных органов представителей *Sparganium*, *Typha* и *Pandanus*. Однако спустя некоторое время, на базе все тех же морфологических, палинологических, цитологических, эмбриологических и серологических данных (Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979; Lee, Fairbrother, 1972; Asplund, 1973; Hutchinson, 1973; Johri et al., 1992), было принято решение об отнесении *Sparganium* к порядку *Typhales*, что подтверждается молекулярными данными (Sulman et al., 2013; Zhang et al., 2022).

Кратко рассмотрим каким образом формировалась система *Sparganium* на более низких уровнях – родовом и подродовом.

Изначально, швейцарский ботаник и анатом C. Bauhin (1623) на основе наличия или отсутствия ветвления соцветия, а также размеров растения отметил три вида ежеголовников (*Sparganium ramosum, Sparganium* non *ramosum* и *Sparganium minimum*). Позже два последних таксона были объединены (Linne, 1753, 1754) в группу *Sparganium natans* L. Позднее T. Morong (1888) на основе наличия ножки в основании плода и его диаметра разделил Sparganium на две группы: 1) с сидячими и сравнительно широкими плодами и 2) с сравнительно узкими на ножке плодами. Более детальные системы рода разработаны P. Ascherson и P. Graebner (1896–98) и P. Graebner (1900), которые на основе ряда морфологических признаков (характерные особенности листьев (наличие либо отсутствие киля) и длина рылец), минуя деление на подроды, разделили *Sparganium* на три секции (*Erecta* Aschers. et. Graebner., *Natantia* Aschers. et. Graebner. и *Minima* Aschers. et. Graebner.). Обе системы имели существенные недостатки: например, в рамках секции *Erecta* оказались два совершенно разных вида – *S. ramosum* [*S. erectum* L.] и *S. simplex* [*S. emersum* Rehm.], а многие выделенные этими учеными в рамках систем виды представляли собой не более чем фенотипическое состояние одного таксона (Cook, Nicholls, 1986), что в дальнейшем привело к серьезной путанице в систематике рода. В дальнейшем W.A. Rothert (1910) разделил виды *Sparganium* по окраске прицветников на две группы, что стало предпосылкой для последующего оформления двух подродов. В 1934 г. во «Флора СССР» род *Sparganium* подробно рассматривается С.В. Юзепчуком (1934), где в рамках бывшего СССР этот ученый приводит 13 видов *Sparganium*. Так же, как и W.A. Rothert (1910), в основу деления на два подрода (*Melanosparganium* Holmb. in Bot. Noties (1922) и *Xanthosparganium* Holmb. in Bot. Noties (1922)) он кладет окраску и консистенцию листочков околоцветника. Позднее Ю.Е. Алексеев во «Флора Европейской Части СССР» (1979), также разделил *Sparganium* на два подрода, с той лишь разницей, что название подрода

Melanosparganium было заменено на *Sparganium*. Аналогичной точки зрения позже придерживался и Н.Н. Цвелёв (1984), который объяснил такое изменение ее переходом в разряд типовой секции рода *Sparganium*. Последняя система рода была предложена в рамках цикла монографических работ C.D.K Cook и M.S. Nicholls (Cook, Nicholls, 1986, 1987). Примечательно, что C.D.K Cook и M.S. Nicholls (1986, 1987), также, как и ряд других исследователей (Rothert, 1910; Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979), разделяют виды *Sparganium* на два подрода – *Sparganium* и *Xanthosparganium*. При этом C.D.K. Cook (1961, 1962) отказывается от деления подродов на секции (Ascherson, Graebner, 1896–98; Graebner, 1900) ввиду того, что секция *Natantia* плохо проработана и в нее могут попасть формы из секции *Erecta*.

1.2.2 Современные представления об объёме рода *Sparganium*

Традиционно считается, что в состав рода *Sparganium* входит от 15 до 20 видов (Ascherson, Graebner, 1896–98; Флёровъ, 1911; Леонова, 1982; Sulman et al., 2013 и др.). Это связано с наличием в этой группе практически не различимого в вегетативном состоянии габитуального сходства близких видов (Бобров, Мочалова, 2013). Между тем, по данным научного портала «The plant list» (http://www.theplantlist.org/, обращение апрель 2025 г.) в составе Мировой флоры насчитывается порядка 26 таксонов *Sparganium*, часть из них нередко указывается в качестве подвидов. К последним, например, относятся представители группы *S. erectum* s.l. (*S. erectum* subsp. *microcarpum* (Neuman) Domin; *S. erectum* subsp. *neglectum* (Beeby) K. Richt; *S. eurycarpum* subsp. *coreanium* (H. Lev.) C.D.K. Cook & M.S. Nicholls и *S. stoloniferum* subsp. *choui* (D. Yu) K. Sun).

Согласно литературным данным только в Северной Америке отмечено порядка 10 видов (Kaul, 2000; Ito, Cota-Sánchez, 2014 и др.). При этом, в Канаде встречается только 8 из них (Ito, Cota-Sánchez, 2014). Относительно недавно *Sparganium* был зафиксирован в Мексике и Колумбии (Sulman et al. 2013). В Евразии число таксонов *Sparganium*, имеющих видовой ранг (включая таксоны подрода *Sparganium*, часто воспринимаемые исследователями как подвиды *S. erectum* s.l., но хорошо различающиеся по морфологии семян), более значительно – около 20. На территории России – их число достигает 14 (включая подвиды *S. erectum* s.l.). При этом, с севера на юг число видов *Sparganium* уменьшается.

В соседних с Россией странах число видов сильно варьирует в зависимости от географической широты и изученности территории (чем южнее – тем меньше видов). Так в Южной Осетии, Грузии и Азербайджане отмечено до 5 видов *Sparganium* (Дмитриева, 1990; Цвелёв, 2006), но возможность находок некоторых из них, например, *S. microcarpum* и *S. erectum*,

по крайней мере в двух последних странах – сомнительны. В Казахстане и Монголии – отмечено по 4 вида (Грубов, 1982; Куприянов, Михайлов, 2007; Urgamal, 2014).

В настоящее время существуют данные о наличие в природа 24 гибридных комбинаций *Sparganium*, большая часть из которых подтверждена молекулярными методами (Sulman et al., 2013, Ito et al., 2016; Píšová, Fér, 2020; Yu et al., 2022; Bobrov et al., 2023; Belyakov et al., 2025; Ivanova et al., 2025), основная масса которых является результатом активной гибридизации представителей рода внутри подрода *Xanthosparganium* (причем как внутри секций, так и между ними) (Belyakov et al., 2022; Bobrov et al., 2023). При этом, только на территории Евразии число подтвержденных гибридных комбинаций *Sparganium* достигает 20. Число гибридов, зафиксированных на территории России – не менее 18, причем как минимум 16 из них являются результатом гибридизации внутри подрода *Xanthosparganium* (Bobrov et al., 2023). Отметим, что по таксономическому разнообразию ежеголовников, наравне с Россией лидируют Япония и Китай, что, по-видимому, связано с особенностями их географии.

1.2.3 Ареал и географическое распространение ряда представителей рода *Sparganium*

Представители рода *Sparganium* распространены почти повсеместно в субарктических, умеренных и субтропических зонах Северного и Южного[5] полушарий (Леонова, 1982; Cook, Nicholls, 1986). Наибольшее видовое разнообразие *Sparganium* приурочено к водным объектам Циркумбореальной, Восточноазиатской и Атлантико-Североамериканской областей Голарктического царства. Ежеголовники также встречаются в таких областях Голарктического царства, как в Средиземноморская, Сахаро-Аравийская, Ирано-Туранская, Мадреанская и в области Скалистых гор. В Австралийском царстве *Sparganium* приурочены к Северо-восточно-австралийской области, в Голантарктическом царстве – к Новозеландской области, в Палеотропическом царстве они также, по-видимому, охватывают лишь одну область – Индийскую, о чем свидетельствуют литературные данные (Hooker, 1894). *Sparganium* встречаются в широком спектре природно-климатических зон – от лесотундры до зоны степей и полупустынь, а также поднимаются на высоты до 2350–3000 м. н.у.м. (Graebner, 1900), охватывающие горно-таежный, субальпийский и альпийский высотные пояса. Заметим, что

[5] В южном полушарии, в тропиках, зарегистрированы единичные находки *Sparganium* в горах Центральной Суматры и Новой Гвинеи. Заметим, что на территории Новой Гвинеи первая находка вегетирующих растений *Sparganium* сделана в 1940 г. в болоте на берегу озера, расположенного на высоте около 2000 метров над уровнем моря (Hatusima, 1942). В Юго-Восточной Австралии и Новой Зеландии таксон отмечен в южных умеренных районах, куда заходят всего два вида (Леонова, 1982; Cook, Nicholls, 1986). Таковыми, по-видимому, являются *S. subglobosum* и *S. erectum*. Отметим, что C.D.K Cook и M.S. Nicholls (1986), считают последний вид адвентивным.

некоторые виды *Sparganium* проникают в более южные широты исключительно по горным участкам. Примером тому может служить распространеный, преимущественно, на территориях с океаническим влиянием (Bobrov et al., 2023) голарктический вид – *S. angustifolium*, который в Европе растет в Карпатах, Альпах и горах Португалии (Ascherson, Graebner, 1896-98; Graebner, 1900; Glück, 1924; Casper, Krausch, 1980; Fuhrmann, 2013а, б) и Испании (Medina, 2008)). Другим примером служит *S. hyperboreum* – гипоарктоальпийский, циркумполярный вид (Кожевников, 1986), который ранее отмечался для южных Альп (север Италии) (Casper, Krausch, 1980; Graebner, 1900).

Основные типы ареалов и карты распространения исследованных видов *Sparganium* см. в таблице 1.1 и рисунке 1.1.

Как правильно отмечают C.D.K Cook и M.S. Nicholls (1986), ни один из представителей рода, как таковой, не является локальным эндемиком. При этом отдельные виды демонстрируют крупные дизъюнкции (Cook, Nicholls, 1987; Беляков, Зарубина, 2020). Так, например, *S. subglobosum* является восточноазиатским элементом флоры Евразии, распространенный также в внетропической Австралии, и Новой Зеландии (Ротерт, 1913). При этом, относительно недавно он был зафиксирован на Манжерокском озере в Республике Алтай (Беляков, Зарубина, 2020; Киприянова, Волобаев, 2023), более чем за 2,5 тыс. км от западной границы своего основного ареала в Евразии. Имеются и виды с узким в долготном плане дизъюнктивным ареалом распространения, например, *S. fallax* Graebn. Он распространен на территории Японии, Китая и о. Тайвань (Sun, Simpson, 2010; Kadono, 2020). Наряду с этим, имеются виды, встречающиеся, как в Евразии, так и в Северной Америке. К таковым, например, относятся *S. emersum* Rehm., *S. angustifolium* Michaux, *S. glomeratum* (Laest.) Neuman, *S. natans* L., *S. hyperboreum* Laest. Между тем, для каждого из крупных континентов характерны собственные, встречающиеся только здесь, виды. Так, в Северной Америке таковыми являются *S. americanum* Nutt., *S. androcladum* (Engelm.) Morong, *S. eurycarpum* Engelm., *S. fluctuans* (Engelm.) B.L. Rob., *S. acaule* (Beeby ex Macoun) Rudb. На территории Евразии произрастают *S. erectum* L., *S. neglectum* Beeby, *S. microcarpum* (Neum.) Celak, *S. stoloniferum* (Buch. -Ham. ex Graebn.) Buch. -Ham. ex Kom et Aliss., *S. rothertii* Tzvelev, *S. gramineum* Georgi, *S. kawakamii* H. Hara и др., в том числе гибриды (см. раздел 1.2.2). Среди ежеголовников на обоих континентах встречаются и викариантные виды, занимающие близкие по отношению друг к другу ниши. Так, например, *S. fluctuans*, приуроченный к бореальной области Северной Америки (Cook, Nicholls, 1986), замещается *S. gramineum* в бореальной зоне Евразии.

Таблица 1.1 – Типы ареалов исследованных видов представителей рода *Sparganium*

Вид	Тип ареала

S. erectum L.	Европейско-сибирский борео-меридиональный (Юзепчук, 1934; Дубына и др., 1993); Североафриканско-европейско-западноазиатский, умеренный (Цвелёв, 2000)
S. microcarpum (Neum.) Raunk.	Европейско-западноазавтский, умеренный (Цвелёв, 2000); Евроазиатско-горно-равнинный (Кузьмичев, 1992); Европейско-восточносибирский, плюризональный
S. neglectum Beeby	Европейско-переднеазиатско-североафриканский субокеанический или западнопалеарктический
S. stoloniferum (Buch.-Ham. ex Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz.	Центрально-восточноазиатский
S. angustifolium Michx.	Циркумбореальный, аркто-умеренный (Цвелёв, 2000); Циркумбореальный борео-монтанный
S. emersum Rehm.	Циркумбореальный, умеренный (Цвелёв, 2000); Плюризональный, циркумбореальный голарктический борео-меридиональный (Cook, Nicholls, 1986; Краснова, Кузьмичев, 2013)
S. fallax Graebn.	Восточноазиатский голарктический
S. glomeratum (Laest. ex Beurl.) Neuman	Северо-восточный европейско-азиатский северо-американский, умеренный (Цвелёв, 2000); Циркумбореальный голарктический
S. gramineum Georgi	Северо-восточный европейско-азиатский, умеренный (Цвелёв, 2000); Голарктический евразиатский циркумбореальный (Ершов, Кузьмичев, 2004; Борисова и др., 2011)
S. rothertii Tzvel.	Восточноазиатский циркумбореальный (Цвелёв, 1984)
S. subglobosum Morong	Восточноазиатский субокеанический (Cook, Nicholls, 1987)
S. hyperboreum Laest.	Гипоарктический циркумполярный (Кожевников, 1986)
S. natans L.	Арктический, умеренный (Цвелёв, 2000); Голарктический борео-субмеридиональный

1.2.4 Эколого-морфологическая характеристика представителей рода *Sparganium*

Представители рода *Sparganium* часто рассматриваются как водные и земноводные (амфибийные) растения (Ротерт, 1913; Царенко и др., 2011; Царенко, 2014; Cook, 1961; Cook, Nicholls, 1986 и др.). Согласно экологической классификации растений вод (Папченков, 2001), все виды рода традиционно относятся к гелофитам. Исключением являются *S. graniumeum* и Северо-Американский *S. fluctuans*, принадлежащие к экологической группе гидрофитов (Беляков, 2016), так как они формируют только одну экологическою форму с плавающими на поверхности воды листьями.

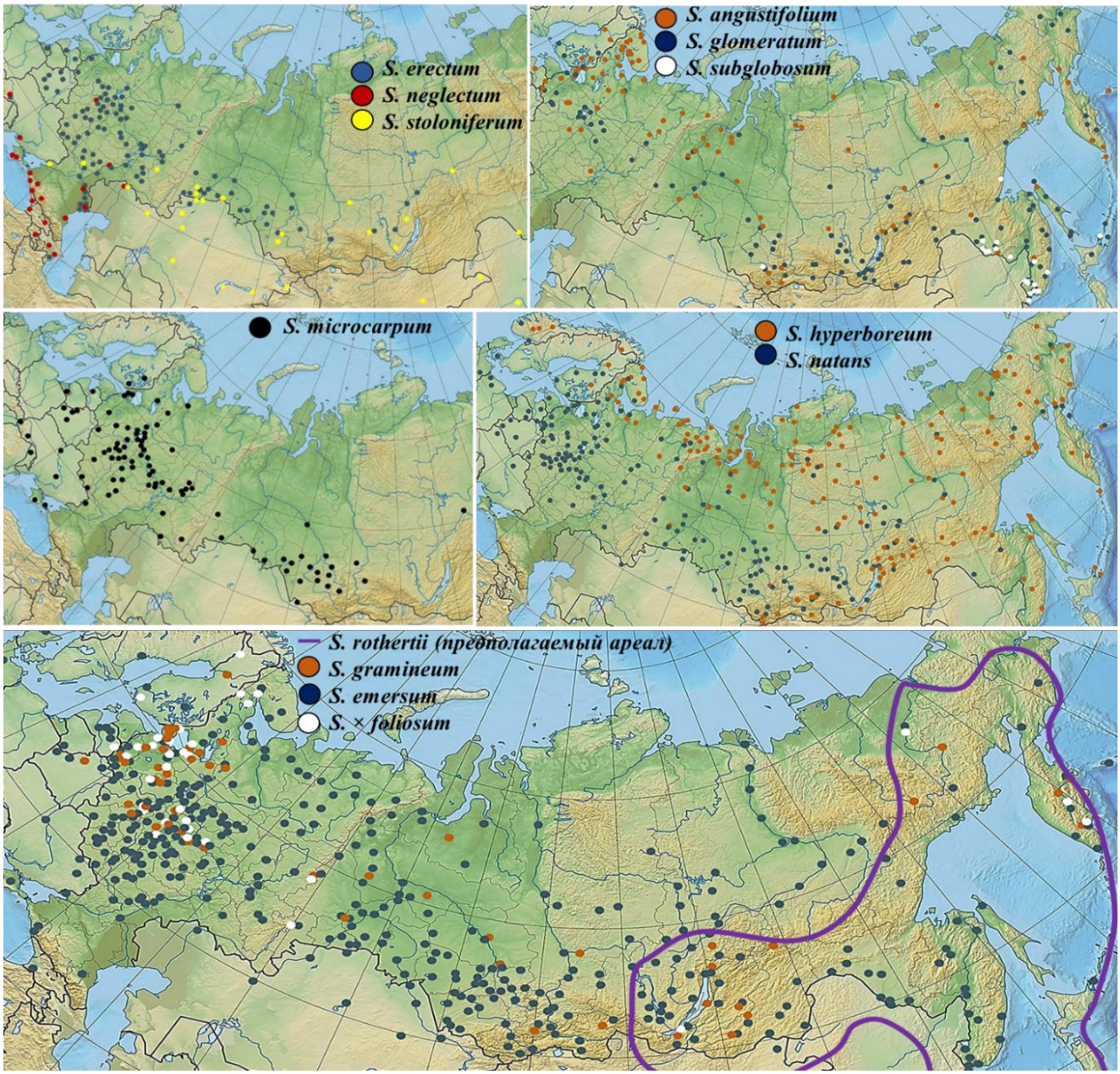


Рисунок 1.1 – Карты распростаранения исследованных видов *Sparganium* на территории России

Sparganium растут в широком спектре мелких стоячих, медленно, либо быстро (крайне редко), текущих пресноводных (иногда слабосоленоводных) водно-болотных объектов (Ротерт, 1913; Леонова, 1982; Cook, Nicholls, 1986; Crow, Hellquist, 1981) – по берегам рек, озер (ледниковые, карстовые и др.), водохранилищ, прудов, стариц, ериков, придородных канав, болот на глубинах до 1,0–2,0(2,5) м и на различных типах грунтов (глинистых, песчаных, песчаных с наилком, илистых, торфянистых). При этом, одни виды предпочитают водоемы с высоким содержанием питательных веществ – до мезо-эвтрофных и эвтрофных (например, *S. erectum*, *S. emersum*), вторые – только водоемы с низким содержанием питеательныз веществ и, соответственно с низкой степенью трофности (олиготрофные либо мезотрофные), характеризующиеся низким содержания питательных веществ (например, *S. gramineum*,

S. angustifolium, S. natans и *S. hyperboreum*) (Cook, Nicholls, 1986; Дубына и др., 1993; Nurminen, 2003; Heino, Toivonen, 2008; Якубенко и др., 2011; Свириденко и др., 2016; Mäemets, 2016; Беляков, 2016; Беляков, Филиппов, 2018; Belyakov, Lapirov, 2018; Беляков и др., 2019б, 2022). Некоторые виды (например, *S. emersum*) могут присутствовать в составе пионерной растительности при зарастании антропогенно нарушенных местообитаний (Barrat-Segretain, Amoros, 1996). Большинство *Sparganium* легко переносит резкие и частые колебания уровня воды и временное обсыхание (Cook, Nicholls, 1986; Sand-Jensen et al., 1992; Дубына и др., 1993; Беляков, 2016, Беляков и др.,2019б, 2022; Беляков, Филиппов, 2018; Belyakov, 2023). Высокое разнообразие экологических условий проявляется в многообразии экологических форм (наземная, полупогруженная и погруженная), что делает виды ежеголовников в высшей степени экологически пластичными (Ротерт, 1913; Glück, 1924; Cook, Nicholls, 1986 и др.).

Более подробные сведения о характере местообитаний (освещенность, тип грунта, pH среды, соленость, минерализация и др.) различных видов *Sparganium* представлены как в наших, так и в работах зарубежных учёных (Rothert, 1910; Casper, Krausch, 1980; Crow, Hellquist, 1981; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Бойко, Алексеев, 1990; Дубына и др., 1993; Ichikawa, et al., 2002; Ершов, Кузьмичев, 2004; Свириденко и др., 2011; Свириденко, Свириденко, 2016; Дурникин, 2012; Kaneko, Jinguji, 2012; Christy, 2004, 2013; Ito, Cota-Sánchez, 2014; Беляков, 2016; Беляков и др., 2017, 2019б, 2022; Беляков, Филиппов, 2018; Belyakov, Lapirov, 2018; Беляков, Зарубина, 2020; Бирюкова и др., 2020 и др.).

В литературе *Sparganium* обычно указывают как многолетние травы (Ротерт, 1913; Cook, 1961; Cook, Nicholls, 1986 и др.) с симподиальным ветвлением побеговой системы (Cook, 1961). В подземной части (на глубине от 3 до 5 см (по: Leif, Oelke, 1990) побеговая сфера *Sparganium* представлена горизонтальными моноподиально нарастающими гипогеогенными корневищами (несущими в узлах чешуевидные листья) (Ротерт, 1913; Перлова, 1930; Юзепчук, 1934; Cook, 1961; Алексеев, 1979; Casper, Crausch, 1980; Cook, Nicholls, 1986; Leif, Oelke, 1990), несущими на концах розеточные побеги с придаточными корнями (Бойко, Алексеев, 1990; Лелекова, 2006; Cook, Nicholls, 1986; Leif, Oelke, 1990). Эти розеточные участки побегов с прикорневыми листьями, C.D.K. Cook и M.S. Nicholls (1986), а вслед за ними J.W. Leif и E.A. Oelke (1990), называют клубнелуковицами. Отметим, что вегетативное размножение посредством подземных вегетативных органов – наиболее важный способ вегетативного возобновления и распространения (Перлова, 1930; Лелекова, 2006; Leif, Oelke, 1990; Barrat-Segretain, Amoros, 1996; Pollux et al., 2007a и др.). Это подтверждается тем, что в течение одного вегетационного сезона один розеточный материнский побег способен сформировать от 9 до 43 дочерних побегов разных порядков ветвления (Leif, Oelke, 1990).

Листья розеточного побега, как и листья, развивающиеся на цветоносе, не дифференцированы на листовую пластинку и черешок (Cook, Nicholls, 1986). Они сидячие, линейные, влагалищные, цельнокрайние, в верхней части тупые, либо заострённые; листорасположение двухрядное (Ротерт, 1913; Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979; Леонова, 1982; Cook, Nicholls, 1986; Casper, Krausch, 1980; Graebner, 1900). Погруженные или плавающие[6] на поверхности воды листья розеточной части побега обычно уплощенные или плосковыпуклые, лентовидные, в то время как прямостоячие (возвышающиеся над поверхностью воды), трехгранные либо с крыловидным килем. В верхней части генеративных побегов, стеблевые листья переходят в кроющие листья соцветия – брактеи (Rothert, 1913; Юзепчук, 1934; Леонова, 1982). Листья имеют множество продольных жилок, соединенных между собой поперечными диафрагмами[7]; устьица парацитные, распалагаются как на адаксильной, так и абаксильной сторонах листовой пластинки (Kaul, 1972, 1973; Cook, Nicholls, 1986).

Все части растений имеют воздухоносные полости, обеспечивающие аэрацию (Перлова, 1930; Дудинский, Бажутина, 1976; Леонова, 1982; Kaul, 1972, 1973; Cook, Nicholls, 1986 и др.). Анатомия вегетативных органов различных видов рода *Sparganium* описана в работах Р.Л. Перловой (1930), F.J. Meyer (1933), C.D.K. Cook (1962), R.B. Kaul (1972, 1973), Y. Miyaichi et al. (1995), Z.-L. Zhao et al. (2018) и F.H. Schweingruber et al. (2020).

Sparganium – однодомные растения (Graebner, 1900; Ротерт, 1913; Леонова, 1982; Casper, Krausch, 1980; Cook, Nicholls,1986 и др.). Пестичные и тычиночные цветки[8] сидячие или на ножках, собраны в однополые головки (Rothert, 1913; Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979; Casper, Krausch, 1980; Леонова, 1982; Cook, Nicholls, 1986), причем каждая из них образована 2–3 компактными кистями (Cook, Nicholls, 1986). Последнее утверждение представляет особый интерес. Имеются сведения о том, что в пестичных головках могут быть обнаружены тычиночные цветки и, наоборот (Cook, Nicholls, 1986).

Пестичные и тычиночные головчатые соцветия *Sparganium* собраны в простое (неразветвленное) либо сложное (разветвленное) соцветие[9] (Linne, 1753; Münch, 1860; Ротерт,

---

[6] На длину погруженных листьев водных растений влияет не только глубина воды, гидравлические условия и освещенность, но и продолжительность жизни самих листьев и их медленная скорость роста (Liu et al., 2020).

[7] Диафрагма представляет собой перегородку, образованную мелкими, относительно плотно расположенными клетками, перегораживающую воздухоносные межклетные каналы гидрофитов и, препятствующую попаданию в них воды (Коровкин, 2007).

[8] Флоральная биология описана в работе D.H. Campbell (1899), а также D. Müller-Doblies (1970).

[9] W.C. Muenscher (1944), W.A. Rothert (1910), S. J. Casper и H.-D. Krauch (1980), а так же C.D.K. Cook и M.S. Nicholls (1986, 1987), уделяли серьезное внимание флоральной биологии разных видов *Sparganium*. Этими учеными составлены схемы, показывающие локализацию пестичных и тычиночных головок в составе

1913; Mahabale, 1953; Casper, Krausch, 1980; Леонова, 1982; Cook, Nicholls, 1986). В верхней части соцветия у *Sparganium* располагаются тычиночные (обычно пазушные) головчатые соцветия, тогда как в нижней – пестичные (нижние часто на ножках (внепазушные), верхние – пазушные) (Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979; Casper, Krausch, 1980; Леонова, 1982; Cook, Nicholls, 1986, 1987). У разветвленных соцветий боковые оси (паракладии) строятся по характеру простого соцветия. Основное различие связано с тем, что все пестичные и тычиночные головки – сидячие (Алексеев, 1979; Casper, Krausch, 1980; Cook, Nicholls, 1986).

C.J. Casper и H.-D. Krausch (1980), а позднее и Е.В. Лелекова (2006) характеризует сложное соцветие *Sparganium* как кистевидное. Основываясь на порядке распускания флоральных единиц (пестичных и тычиночных головчатых соцветий), находящихся на главной оси и паракладиях, D. Müller-Doblies (1970) относит соцветия *Sparganium* к полителическому типу синфлоресценции (по: Troll, 1964). Последнее основывается на том, что для исследуемой нами группы растений свойственна протерогония (Ward, 1882; Бойко, Алексеев, 1990). Все это указывает на то, что сложное соцветие *Sparganium*, подобно представителям рода *Typha* (de Carvalho, de Araujo, 2019), представляет собой открытую однородную тройную кисть.

Околоцветник у цветов *Sparganium* простой из 2–6 листочков околоцветника (Graebner, 1900; Rothert, 1913; Леонова, 1982; Rothert, 1913; Casper, Krausch, 1980; Cook, Nicholls, 1986). По данным ряда исследователей (Ротерт, 1913; Cook, Nicholls, 1986) пестичные цветы в своем основании имеют один прицветник и не имеют стаминодиев и нектарников (Cook, Nicholls, 1986). Принципиальной разницы в морфологии прицветника и сегментов околоцветника нет (Cook, Nicholls, 1986). Завязь верхняя (Алексеев, 1979; Cook, Nicholls, 1986), гинецей ценокарпный, псевдомономерный – с одним адаксильным фертильным и одним абаксильным пустым гнездами (у представителей подрода *Sparganium* часто встречаются плоды с двумя фертильными гнездами) (Леонова, 1982; Тахтаджян, 1987). Рыльца (1–2) линейно-ланцетные, поздно опадающие, расположенаются на длинном либо укороченном столбике (Rothert, 1913; Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979). Семязачатки *Sparganium* анатропные, апотропные, битегмальные, крассинуцеллятные (Тахтаджян, 1987; Johri et al., 1992); женский гаметофит – *Polygonum*-типа (Cook, Nicholls, 1986; Тахтаджян, 1987; Johri et al., 1992), эмбриогенез[10] – *Onograd*-типа (Cook, Nicholls, 1986). Тычиночные цветки, кроме листочков околоцветника, несут 1–8 тычинок, расположенных на длинных, свободных (Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979; Леонова,

синфлоресценции; C.D.K. Cook и M.S. Nicholls (1986), применительно к соцветию *Sparganium*, впервые попытались разработать специальную терминологию.

[10] Сведения об эмбриогенезе см. в работах S. Dietz (1886), D.H. Campbell (1899), P.N. Schürhoff (1920), Г.М. Анисимовой (1990) и B.M. Johri et al. (1992).

1982), либо сросшихся лишь при основании (Леонова, 1982) тычиночных нитях. Пыльники – 2-гнёздные, базификсные, экстрорзные; пыльцевые зерна[11] – одиночные, многопоральные, сферические либо элипсоидальные, раскрывающиеся через продольные щели (Алексеев, 1979; Леонова, 1982; Cook, Nicholls, 1986; Тахтаджян, 1987).

Опыление цветков *Sparganium* происходит, преимущественно, при помощи ветра (анемохория) (Леонова, 1982; Cook, Nicholls, 1986, 1987), хотя некоторые сирфидные мухи питаясь пыльцой *Sparganium*, также способны опылять цветки (Leereveld, 1984; Cook, 1988).

Плоды[12] *Sparganium* разнообразны по форме – от почти сферических до обратноконических или обратнопирамидальных, часто с перетяжкой (Cook, 1961; Crow, Hellquist, 1981; Ricketson, 2001); собраны в плотные соплодия (Левина, 1987). При основании плодов нередко имеется ножка (Cook, 1961). В верхней части располагается своеобразный «носик» с высохшей рыльцевой частью. Околоплодник представлен тремя слоями (Cook, 1961; Зубкова, Шабес, 1983, 1986; Филоненко и др., 2010): первый – экзокарп, образован эпидермой, состоящей из одного слоя клеток, с сильно утолщенными и склерифицированными клеточными стенками (форма основных клеток эпидермы от прозенхимных до изодиаметрических (Зубкова, Шабес, 1986; Филоненко и др., 2010)); второй слой – мезокарп, представлен рыхло расположенными тонкостенными паренхимными клетками, содержащими рафиды и друзы оксолата кальция, придающий плодам плавучесть (Loew, 1908; Ridley, 1930; Cook, 1962; Леонова, 1982; Бойко, Алексеев, 1990; Pollux et al., 2007a, 2009; Soomers et al., 2010); третий – эндокарп, защищающий от проникновения воды к эмбриону, образован хорошо развитой механической тканью с одревесневшими клетками внутренней эпидермы завязи и сильно утолщенными одревесневшими клетками мезофилла (Зубкова, Шабес, 1983, 1986; Филоненко и др., 2010). На поперечном срезе у представителей подрода *Xanthosparganium* эндокарп образует кольцо, с небольшими округлыми лопастями, между которыми располагаются от 4 до 6 проводящих пучков, у представителей подрода *Sparganium* – имеет форму 6–9-лучевой звезды, на вершинах ребер которой располагаются проводящие пучки (Зубкова, Шабес, 1986; Беляков, 2016). Зрелые плоды могут иметь разнообразную окраску – от соломенной до темно-коричневой.

Тип плода *Sparganium* – сухая псевдомономерная костянка (Юзепчук, 1934; Casper, Krausch, 1980; Зубкова, Шабес, 1983, 1986; Левина, 1987). Однако, согласно современной

[11] Подробные сведения по морфологии пыльцевых зёрен см. в работе W. Punt (1975).

[12]Особенности морфологии плодов *Sparganium* являются одним из основных и наиболее важных таксономических признаков для определения видовой принадлежности таксона (Čelakovský, 1896; Loew, 1908; Rothert, 1910; Ротерт, 1913; Fernald, 1922; Юзепчук, 1934; Beal, 1960; Алексеев, 1979; Casper, Krausch, 1980; Белавская, 1984; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Лисицына и др., 2009 и др.).

терминологии, плод *Sparganium* следует относить к пиренарию[13], так как он формируется из ценокарпного гинецея. В его полости размещается линейный (Юзепчук, 1934; Тахтаджян, 1987; Cook, Nicholls, 1986; Бойко, Алексеев, 1990), бесхлорофилльный слабо дифференцированный зародыш (Cook, Nicholls, 1986; Бойко, Алексеев, 1990), относящийся к лейкоэмбриофитам (Анисимова, 1990). Зародыш окружен мучнистым эндоспермом (компонентами которого являются крахмал, белок и жирные масла (Зубкова, 1985; Тахтаджян, 1987) гелобиального типа (Asplund, 1973; Анисимова, 1990; Johri et al., 1992) и тонким периспермом (Danert et al., 1976; Cook, Nicholls, 1986; Тахтаджян, 1987; Бойко, Алексеев, 1990). Семена характеризуются длительным период покоя (до пяти лет) и плохой выживаемостью всходов (Leif, Oelke, 1990).

1.2.5 Консортивные связи представителей рода *Sparganium*

Sparganium считаются важными ценозообразователями, что, несомненно, тем или иным образом связывает их с различными обитателями водоемов. Заросли *Sparganium* могут служить в качестве субстрата для перифитона (Albay, Akçaalan, 2008; Pomazkina et al., 2012), средой обитания и укрытием для молоди рыб, личинок стрекоз, различных видов легочных и брюхоногих моллюсков (*Bithynia tentaculata* L., *Lumnaea* sp. и *Dreissena polymorpha* Pallas), пиявок и гидр (Bröenmark, 1988; Cook, 1962; Гаевская, 1966; Duffy, 1994; Адамчик, 2004; Кособокова и др., 2020), являются кормом (Cook, 1962; Гаевская, 1966; Cook, Nicholls, 1986; Адамчик, 2004; Новгородова, Чибыев, 2016; Кособокова и др., 2020 и др.) для 24 позвоночных и 43 беспозвоночных животных (Гаевская, 1966). Так вегетативные части растений употребляются в пищу – бобром, выхухолью, ондатрой, водяной полевкой, нутрией, кабаном, бурым медведем, пятнистым оленем и крупным рогатым скотом. Молодые побеги и плоды могут поедаться фитофильными рыбами (*Cyprinus carpio, Scardinius erythrophthalmus, Rutilus rutilus*), а также представителями семейств утиные (Anatidae) и пастушковые (Rallidae) (Гаевская, 1966; Леонова, 1982; Бойко, Алексеев, 1990; Елина, 1993; Nurminen et al., 2003; Садчиков, Кудряшов, 2004; Pollux et al., 2005, 2007a, б; Pollux, 2011; Москалев, 2010; Краснова, Кузьмичёв, 2013). *Sparganium* образуют трофические связи насекомыми, входящими в состав 8 отрядов (Diptera, Coleoptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Trichoptera, Odonata, Orthoptera, Lepidoptera (Cook, 1962; Cook, Nicholls, 1986; Бойко, Алексеев, 1990; Гаевская, 1966; Беньковский, 1998, 2014; Садчиков, Кудряшов, 2004; Kölsch, Pedersen, 2008; Harms, Grodowitz, 2009; Сергеева, Дедюхин, 2019; Кособокова и др., 2020 и др.)) из порядка 24 семейств. Отметим, что отряды включают в себя от

[13] Согласно данным А.Г. Девятого и А.С. Зернова (2023), ряд исследователей объединяют пиренарий с костянкой в один тип плода.

одного до шести семейств. Среди них наиболее многочисленными являются отряды Coleoptera, Lepidoptera и Ephemeroptera. При этом самым большим по числу видов семейством является Chrysomelidae (отряд Coleoptera), включающее в себя 14 видов консортов, относящихся к роду *Donacia* и по одному – к родам *Macroplea* и *Plateumari* (Cook, 1962; Гаевская, 1966; Cook, Nicholls, 1986; Беньковский, 2014; Kölsch, Pedersen, 2008; Harms, Grodowitz, 2009; Сергеев, 2018 и др.). Отметим, что *Nymphula stagnata* Donovan имеет трофическую связь только с *Sparganium* (Гаевская, 1966).

1.2.6 Хозяйственное значение представителей рода *Sparganium*

Техническое значение. Листья *Sparganium*, также, как и листья рогоза, могут применяться для плетения корзин, циновок, ковриков, матов и т.д. (Леонова, 1982).

Лекарственное значение. *Sparganium erectum, S. stoloniferum* и *S. emersum* используются в традиционной медицине для лечения ушибов, воспалительных заболеваний, аменореи и дисменореи, болезней печени и селезенки и т.д. (Упур, Начатой, 1992; Елина, 1993; Xi et al., 2002; Казаков, Казакова, 2012; Шабанова и др., 2012; Saw et al., 2013; Ye et al., 2021 и др.). Состав эфирного масла корневищ *S. stoloniferum*, как и других видов *Sparganium*, достаточно сложен и представлен уже более чем 33 компонентами (Zhu et al., 2010). Имеются сведения о содержании в экстрактах этого растения ванилиновой, феруловой, *p*-кумаровой, *p*-гидроксилкоричной и гидроксибензойной кислот, а также *p*-гидроксибензальдегида, спарганиозида-А и 1-*O*-феруloил-3-*p*-кумароилглицерина, рутина, кемпферола и формононетина и др. (Hua et al., 2007; Dong et al., 2008; Xiong et al., 2008, 2009; Xu et al., 2009; Lee et al., 2010; Wang et al., 2015; Данчул, Битюкова, 2014; Hu et al., 2016; Wu et al., 2017; Zong et al., 2018). Так, например, ванилиновая кислота и *p*-гидроксибензальдегид ингибируют α-гликозидазы, что важно при разработке новых методов лечения диабета, рака и вирусных инфекций (Xu et al., 2009). Содержащееся в этом же растении вещество Sparganin A – является перспективным для контроля свертывания крови (Xian et al., 2019), Sparstolonin B – перспективен для разработки селективных антагонистов TLR при воспалительных заболеваниях, например, таких как диабет, болезнь Альцгеймера, аутоиммунный колит и ишемия/ реперфузионное повреждение сердца и мозга (Liang et al., 2011, 2013; Wang et al., 2015). Вещества, содержащиеся в экстрактах *S. stoloniferum* оказывают защитное действие на сердечно-сосудистую и цереброваскулярную системы, могут применяться как гепатопротекторное и антиканцерогенное и др. средства (Lu et al., 1999; Wu et al., 2012).

Пищевое и кормовое значение. Корневища *Sparganium* (как и большинства других водных и прибрежно-водных растений), содержат много крахмала, поэтому могут служить сырьем для изготовления муки; кормом для фитофильных рыб, редких и ценных охотничье-

промысловых птиц, животных и скота[14] (Воронихин, 1953; Гаевская, 1966; Леонова, 1982; Бойко, Алексеев, 1990; Zou et al., 2012; Vermaat et al., 2016; Ayaichia et al., 2018); увеличивают разнообразие медоносных ресурсов и являются хорошими перганосами (Иванов, Суворова, 2008; Краснова, Кузьмичёв, 2013).

Использование в биологической очистке сточных вод. *Sparganium* в значительных количествах способны извлекать из окружающей среды азот и фосфор, кальций, калий, серу, кремний, железо, аллюминий, калий и магний (Stake, 1967; Sparling, Lowe, 1998; Sagova-Mareckova, Kvet, 2002; Садчиков, Кудряшов, 2004; Gallon et al., 2004; Liu et al., 2012; Parzych et al., 2016). При этом, макроэлементы накапливаются *Sparganium*, в основном, в листьях, а тяжелые металлы – в корнях и корневищах (Parzych, 2016). Все это позволяет эффективно использовать *Sparganium* в процессах фиторемедиации воды и донных отложений (Amacha et al., 2017; Ghanem et al., 2019). Кроме того, E.F. Caldwell et al. (2011) показали, что *Sparganium americanum* дает высокие значения поглощения радиоизотопов, таких как ^{238}Pu (коэффициент концентрации (CR) – 5,86), $^{239,\,240}$Pu (CR – 5,66), а также ^{40}K, ^{137}Cs.

Декоративное значение. *Sparganium* могут быть использованы как декоративные (Дубына и др., 1993; Адамчик, 2004; Шабанова и др., 2012; Царенко, 2014), берегозащитные/берегоукрепительные (Дубына и др., 1993) растения.

1.2.7 Охранный статус представителей рода *Sparganium*

Ряд видов *Sparganium* входят в Красные книги целого ряда регионов России. К наиболее охраняемым можно отнести *S. angustifolium, S. glomeratum* и *S. gramieum*. Все эти виды в тех или иных региональных Красных книгах имеют либо статус редкого вида, либо статус вида, находящегося под угрозой исчезновения или вида с сокращающейся численностью. *S. angustifolium* охраняется на территории Московской (Красная книга…, 2018), Тверской (Красная книга…, 2024) обл. и Респ. Марий-Эл (Красная книга…, 2013), а также подлежит охране в Эстонии (Mäemets, 2016) как вид, находящийся под угрозой исчезновения. *S. glomeratum* охраняется во Владимирской (Красная книга…, 2018), Калужской (Красная книга…, 2024), Костромской (Красная книга…, 2019), Ярославской (Касная книга…, 2015) обл. и Респ. Татарстан (Красная книга…, 2016). Вне территории России подлежит охране в Респ. Беларусь (Список…, 2025) и Эстонии (Mäemets, 2016). *S. gramieum* охраняется в Московской (Красная книга…, 2018), Новгородской (Красная книга…, 2015), Калужской

[14] Результаты исследования применения травяных смесей с использованием *Sparganium stoloniferum* показали положительный эффект на фертильность дойных коров с задержкой плаценты (Huang et al., 2018).

(Красная книга…, 2024), Смоленской (Перечень…, 2012), Тверской (Красная книга…, 2024), Ярославской (Красная книга…, 2015), Ивановской (Красная книга…, 2020), Нижегородской (Красная книга…, 2017), Свердловской (Красная книга…, 2018) обл. и Респ. Марий-Эл (Красная книга…, 2013). На территории Чукотского А.О. включен в перечень видов, нуждающихся в особом внимании к состоянию популяций и природной среде (Красная книга…, 2022). Вне территории России подлежит охране в Респ. Беларусь (Список…, 2025). В Финляндии и Швеции степень угрозы исчезновения *S. gramineum* оценивается как наименьшая (LC – Least Concern), в Латвии вид относят к категории VU (уязвимый) (Heino, Toivonen, 2008), в Эстонии – H. Mäemets (2016), определяет это растение как вид, находящийся под угрозой исчезновения. Существуют и другие виды, отмеченные нами в региональных Красных книгах, среди них *S. emersum* (внесен в Красную книгу Респ. Калмыкия (Красная книга…, 2014) со статусом III – редкий вид с низкой численностью, встречающийся на ограниченной территории (акватории), для выживания необходимо принятие специальных мер) и *S. microcarpum* (охраняется на территории Респ. Коми (Красная книга…, 2019), статус III – сокращающийся в численности). *S. natans* подлежит охране на территории Пензенской (статус III – редкий вид (Красная книга…, 2024)), Саратовской (статус II – сокращающийся в численности (Красная книга…, 2021), обл., Респ. Татарстан (статус III – редкий вид (Красная книга…, 2016)). *S. coreanum*, распространенный на ограниченных территориях в Японии охраняется как вид, находящийся под угрозой исчезновения (статус II) (Ha et al., 2019).

Внесение *Sparganium* в региональные Красные книги (большинство из которых находятся в Европейской части России) связано с тем, что в конкретном регионе вид либо находится на границе ареала (где могут действовать климатические факторы, не имеющие ничего общего с деятельностью человека), либо характеризуется крайне низкой встречаемостью. Последнее обусловлено определенной приуроченностью конкретного вида *Sparganium* к характерному для него местообитанию. Например, *S. angustigolium* и *S. gramineum* – это стенотопые виды, встречающиеся в олиготрофных, мезоевтрофных и олигомезотрофных водных объектах. К их полному исчезновению может привести лишь изменение характера трофности водного объекта и антропогенная деятельность человека (например, преднамереннjt выкашивание биомассы с целью освобождения мест прохода лодок). *Sparganium glomeratum* и *S. natans* также характерны для водных объектов с низкой трофностью. Наиболее характерные для них места обитания – межкочья низинных и мочажины верховых болот, ручьи. Выпадение этих видов из фитоценозов является результатом естественных сукцессионных процессов (Щербаков, 2012), что вообще ставит «крест» на их включении в Красные книги (Shcherbakov, Lyubeznova, 2017). Так, например, *S. natans* был исключен из Красной книги Самарской области по причине того, что его реальная охрана не может быть организована (Красная книга…, 2017).

ГЛАВА 2: МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

В основу диссертационной работы положены результаты исследования биологии ряда видов гелофитов, принадлежащих к разным таксономическим группам (*Alisma gramineum* Lej., *Butomus umbellatus* L., *Caldesia grandis* Sam., *Hippuris vulgaris* L., *Monochoria vaginalis* (Burm.f.) C.Presl ex Kunth, *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link и *Zizania aquatica* L.), включая представителей рода *Sparganium* (13 видов и 2 гибрида), собранные в период с 2009 по 2025 гг. на водоёмах европейской части России, Северо-Востоке, Средней части, Нижнем Поволжье и юге, Западной и Южной Сибири (рисунок 2.1). Морфологию и экологию ряда видов гелофитов – *Sparganium fallax* Graebn., *S. stoloniferum* (Buch.-Ham. ex Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz., *Monochoria vaginalis* и *Caldesia grandis*, исследовали на территории Китайской Народной Республики (провинции Гирин, Хубэй, Хунань и Цзянси).

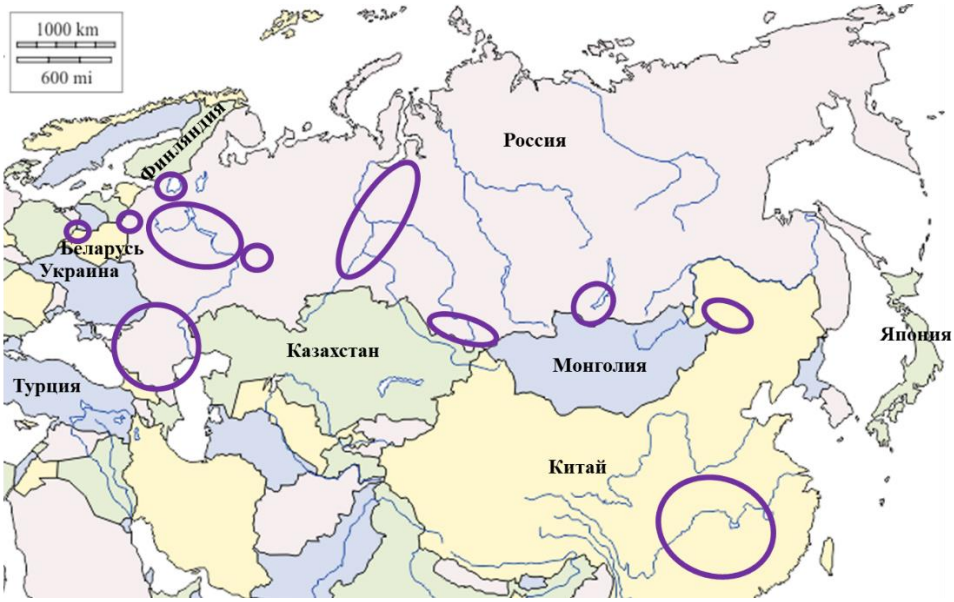


Рисунок 2.1 – Основные районы (показаны эллипсами фиолетового цвета) проведения работ

Примечание. Карта получена из https://data.danetsoft.com/d-maps.com/

Для полноты сравнительного анализа биологии гелофитов привлечены литературные данные других исследователей по морфологии и экологии *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Nelumbo komarovii* Grossh., *N. nucifera* Gaertn., *Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, S. latifolia Willd., *Sagittaria potamogetifolia* Merr., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf, *Zizania aquatica*, *Monochoria vaginalis*, *Monochoria korsakowii* Regel & Maack., а также представителей рода *Typha* и ряда др. видов.

Стационарные наблюдения за популяциями 6 видов *Sparganium* осуществляли, преимущественно, на территории Ярославской обл.:

Sparganium emersum Rehm. – на реках Великая (Ярославский м.о.), Урдома (Тутаевский м.о.), Корожечна (Угличский м.о.), Маткома (Пошехонский м.о.);

S. erectum L. – на р. Сутка в зоне подпора Рыбинским водохр. (Некоузский м.о.);

S. glomeratum (Laest. ex Beurl.) Beurl. – в старых обводненных колеях и лужах по дороге на болото Талицкое (Пошехонский м.о на границе с Череповецким м.о. Вологодской обл.);

S. gramineum Georgi – оз. Рюмниково (Ростовский м.о.);

S. microcarpum (Neuman) Čelak. – на реках Великая (Ярославский м.о.), Урдома (Тутаевский м.о.), Колокша (Рыбинский м.о.) и Корожечна (Угличский м.о.);

S. natans L. – в мелиоративной канаве бывшего песчаного карьер, расположенного на южном берегу оз. Чашницы (Ростовский м.о.).

Наблюдения за растениями, растущими в местах стационарных наблюдений, проводили 1–2 раза в месяц – с мая по сентябрь, начало октября.

Сбор образцов для изучения морфологии растений. Для проведения морфологического анализа из грунта аккуратно (стараясь не нарушить целостность побеговых систем) извлекали по пять растений (обычно с разветвлённой системой корневищ до n+2–3 порядков ветвления). Затем их промывали и укладывали в полиэтиленовые пакеты для доставки в лабораторию. Растения из мест стационарных наблюдений исследовали в живом виде. При маршрутных исследованиях в экспедиционных условиях, одну часть извлечённых из грунта растений гербаризировали, другую – укладывали в контейнеры и фиксировали в 70% этиловом спирте. Далее материалы доставляли в лабораторию для камеральной обработки. Перед выкапыванием растений в каждом местообитании определяли глубину воды, электропроводность и pH, а также тип грунта. Подробные сведения о местах сбора образцов, числе исследованных растений для изучения морфологии и семенной продуктивности, см. в приложении А таблице А.1.

Биоморфологический анализ. Методика работ по изучению морфологии ранее неоднократно описывалась нами в ряде работ (Беляков, Лапиров, 2010, 2014, 2015; Лапиров, Беляков, 2011, 2019; Беляков, 2016; Беляков и др., 2017, 2019б, 2022, 2025а; Беляков, Филиппов, 2018; Belyakov, Lapirov, 2018 и др.). Всего проанализировано 1220 особей принадлежащим к 23 таксонам (15 из них принадлежат рода *Sparganium*) в разных возрастных состояниях.

При изучении в лабораторных условиях биоморфологии вегетативной сферы растений определяли число, длину и диаметр междоузлий вегетативных и вегетативно-генеративных побегов и корневищ, а также порядок их ветвления, вели подсчёт отмерших и ассимилирующих листьев, измеряли их длину и ширину, исследовали емкость почек, отслеживали характер их расположения и развёртывания на побегах. При исследовании корневой системы измеряли максимальную длину корней, вели прямой подсчет их общего числа, определяли их порядок ветвления. При изучении генеративной сферы определяли, общую длину цветоноса и длину

каждого из его метамеров, измеряли длину и ширину его листьев, определяли емкость пазушных почек, выявляли особенности локализации боковых цветоносных осей, порядок их распускания в синфлоресценции. Все элементы вегетативной и генеративной сферы растений зарисовывали, либо фиксировали в виде схематических изображений.

Для доказательства гибридной природы *Sparganium* × *papczenkovii* Belyakov et Lapirov у гибридных образцов и предполагаемых родительских видов (*S. emersum, S. erectum* или *S. microcarpum*) измеряли ширину у основания расширенной части листочков околоцветника, длину и ширину их в верхней, самой широкой части, а также общую длину листочков околоцветника (см. рисунок 2.2), длину рылец и пыльников. Последние два параметра также измеряли для подтверждения гибридной природы *Sparganium* × *foliosum* A. A. Bobrov, Volkova, Mochalova et Chemeris (у гибридных образцов и родительских видов – *S. emersum* и *S. gramineum*).

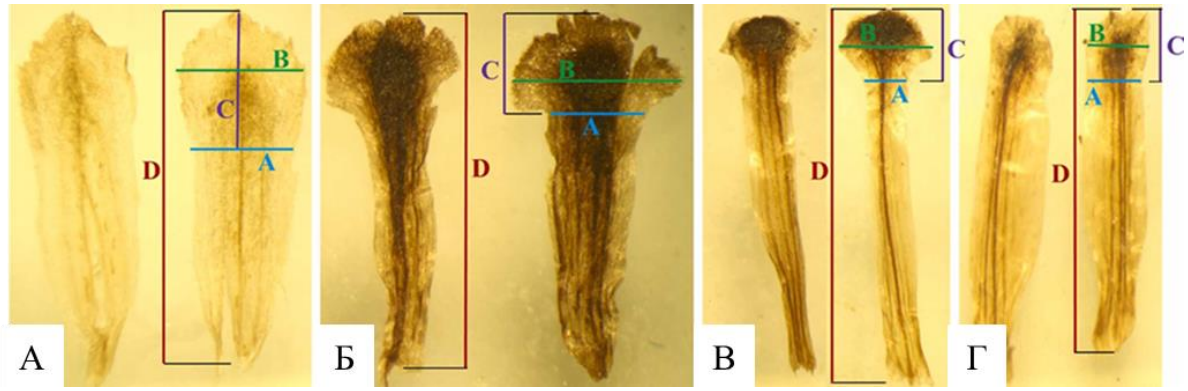


Рисунок 2.2 – Морфометрические характеристики листочков околоцветника *Sparganium emersum* (А), *S.* ×*papchenkovii* (Б), *S. microcarpum* (В) и *S. erectum* (Г) (цит. по: Belyakov et al., 2025)

Примечание. A – ширина у основания расширенной части листочков околоцветника; B – ширина в верхней, самой широкой части листочков околоцветника; C – длина верхней, самой широкой части листочков околоцветника; D – длина листочков околоцветника.

При измерении морфометрических показателей растений пользовались линейкой (ГОСТ 427–75). При исследовании емкости почек, морфологических особенностей псевдовивипарных образований (луковички, турионы, вегетативные розеточные побеги в соцветиях) и характеристик плодов и семян использовали микроскоп стереоскопический (МСП–1 вар. 2, Россия), снабженный окулярмикрометром и цифровой камерой ToupCam 9.0 MP (Китайская Народная Республика).

Для уточнения структуры побеговых систем растений, их экологии и особенностей распространения исследовали образцы из коллекций Гербариев IBIW, IRKU, LE, MOSP, MW, MHA, NS, NSK, SYKO, TK, TMN, TOB и портала Global Biodiversity Information Facility (GBIF[15]).

[15]https://www.gbif.org

Жизненные формы исследованных в работе видов характеризовали по алгоритму, предложенному Н.П. Савиных (2003а, 2009, 2010а и др.).

Семенная продуктивность. Методические аспекты, на которые опирается данный раздел, ранее рассмотрены нами в работах (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а; Lebedeva et al., 2020 и др.). Всего обработано 656 генеративных побегов/растений, принадлежащих к 14 таксонам.

Материал для оценки семенной продуктивности собирали маршрутным методом (вид, место и дата сбора образцов для анализа см. в приложении А, таблица А.1). В полевых условиях материал фиксировали в 75% спирте. В камеральных условиях показатели семенной продуктивности определяли прямым подсчётом числа хорошо развитых и недоразвитых плодов (применительно к роду *Sparganium*) или семян (по другим видам растений) в каждом соплодии[16] либо плоде (у других видов растений), располагающихся в генеративной части растения. Затем полученные данные суммировали и определяли фактическую и реальную семенную продуктивность на генеративный побег или растение.

Экология прорастания плодов и семян. Методика ранее описывалась нами в работах (Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016; Лебедева, Беляков, 2016, 2020; Беляков и др., 2017).

В экспериментах по изучению всхожести плодов рода *Sparganium* использовали свежесобранные осыпающиеся плоды, а также плоды на разных сроках стратификации, главным образом, влажной холодной (хранение в воде в холодильнике при температуре +2…+3 °С) (места сбора, сроки влажной холодной стратификации см. приложение Е (результаты исследования) таблицы Е.1–Е10). Для сравнения были исследованы особенности прорастания семян (в сухом состоянии) некоторых видов гелофитов, гидро- и гигрогелофитов при различных условиях хранения (в лабораторных условиях, холодильнике (при температуре +2…+3°С) и морозильной камере (при температуре –24…–28 °С)) (вид, место и дату сбора, а также срок хранения см. в приложение А таблица А.2).

Во всех вариантах опытов использовали от 3 (обычно) до 5 повторностей по 30 либо 50 плодов/семян в каждой. Плоды или семена помещали в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную отстоявшейся водопроводной водой. Проращивание проводили согласно «Международным правилам определения качества семян» (Международные правила…, 1968). Один раз в сутки и в одни и те же временные рамки отмечали число проросших плодов/семян. Проращивание продолжалось в течение 14 сут. (иногда до 20 сут.).

---

[16] Как известно, плоды у представителей рода *Sparganium* собраны в *соплодия*, под которыми, мы, вслед за Р.Е. Левиной (1987, с. 80) понимаем «*…совокупность зрелых плодов одного соцветия, четко обособленную от вегетативной части побега…*».

Часть экспериментов по прорастанию плодов проводили в люминостате при освещённости 1868±126 лк (фотопериод 15 ч. темнота / 9 ч. свет) и температуре от 18,2±0,9 °C (ночь) до 28,7±2,9 °C (день). С осени 2023 г. исследования по изучению всхожести плодов после различных сроков влажной холодной стратификации продолжали вести в климатической камере JIUPO 500L Plant Growth Chamber (BPC МИР500/1I) при температуре +15 °C (ночь) и +25 °C (день), фотопериоде – 16/8, освещенности – ~3500 лк, влажности – 30%.

Также изучено прорастание плодов (после влажной холодной стратификации – виды, места сбора и сроки стратификации плодов см. в приложении А, таблица А.3) семи видов рода *Sparganium* при периодическом освещении (15 ч. темнота / 9 ч. свет) и его полном отсутствии в климатической камере в тех же условиях (см. выше).

Эксперимент по прорастанию семян некоторых видов гелофитов, гидро- и гигрогелофитов был поставлен 01 V 2019 г. в люминостате при освещении ~3200 лк (фотопериод – 15 ч. темнота / 9 ч. свет) и температуре от +19,3±0,2 °C (ночь) до +30,0±3,0 °C (день).

По истечению 14 сут. экспонирования плодов либо семян в люминостате или климатической камере для характеристики процесса прорастания мы определяли ряд основных показателей: ***лаг-время (L)*** *– период (в сутках) между началом эксперимента и началом прорастания плодов/семян*; ***конечное прорастание (G_{fin} или G)***[17] *– процент проросших плодов/семян в конце эксперимента*; ***период прорастания (P)*** *— число суток, в течение которых семена прорастают* (Shipley, Parent, 1991); ***энергия прорастания (E)*** *– процент проросших семян на определенный, условно принятый день (в нашем случае на 7 сутки)* (Кулешов, 1963; Попцов и др., 1981; Николаева и др., 1999); ***максимальная скорость прорастания (G_{max})*** *– характеризует максимальное число проросших плодов/семян за 1 сутки* (Shipley, Parent, 1991).

Для исследования ***плавательной способности плодов*** *Sparganium* использовали свежесобранные плоды *S. emersum*, *S. gramineum*, *S. erectum*, *S. microcarpum* и *S. natans*. Плоды (по 100 штук) помещали в индивидуальные стеклянные лабораторные стаканы (емкостью 100 мл) с отстоявшейся водопроводной водой. В течение первого месяца учёт опустившихся на дно лабораторных стаканов плодов производили ежедневно, затем через двое суток, а спустя 8 мес. – один раз в неделю. Эксперимент завершили спустя 1,5 года после его начала. Затем плоды помещали в холодильник на влажную холодную стратификацию (длительностью 1,5 мес) с последующим экспонированием в люминостате в течение 25 сут (температурные и прочие условия сохранены см. выше). Проверку не проросших плодов каждого исследованного вида на

[17] Показатель «***конечное прорастание***» в отечественной литературе по своему значению полностью соответствует термину «***лабораторная всхожесть***» (Попцов и др., 1981; Николаева и др., 1999).

жизнеспособность проводили посредством вскрытия случайных выборок из не проросших плавающих и погрузившихся на дно лабораторных стаканов плодов.

Онтогенез. Методические аспекты по изучению онтогенеза подробно представлены в ряде наших работ (Беляков, 2016; Беляков и др., 2017; Lapirov et al., 2018; Belyakov, Lapirov, 2019).

Наблюдения за начальными этапами онтогенеза представителей рода *Sparganium* (*S. emersum, S. glomeratum, S. gramineum, S. natans, S. hyperboreum, S. erectum* и *S. microcarpum*) проводили в камеральных условиях в люминостате в чашках Петри. В течение первой недели появившиеся растения просматривали и измеряли ежедневно, в течение двух последующих недель – один раз в два дня, затем – не более одного раза в неделю. Для исследования морфологии растений на каждом этапе извлекали от 3 до 10 экземпляров, у которых измеряли длину и диаметр связника семядоли, длину влагалища семядоли, длину главного и придаточных корней, длину и диаметр гипокотиля и развивающегося базального участка побега, число ассимилирующих и отмерших листьев, их длину и ширину, определяли емкость верхушечной почки.

Затем, одну часть растений оставляли в чашках Петри до завершения их развития, другую – высаживали в аквариумы в песчаный грунт на глубину воды до 3 см. В аквариумной культуре онтогенез ежеголовников исследован только на примере *S. emersum, S. erectum* и *S. microcarpum*. Для проведения морфологического анализа изъятие растений из аквариумов осуществляли 1 раз в 2 мес. По прошествии двух месяцев один из аквариумов на четыре мес. помещали в холодильную камеру (температура +2…+3 ºС), а затем перенесли в люминостат, другой – все время находился в люминостате. В этих условиях растения находились до завершения их развития либо отмирания. Отбор растений из аквариумов для морфологического анализа проводили один раз в два месяца (отбирали по 3–5 экземпляров).

Для изучения онтогенеза растений в условиях, максимально приближенных к естественным, сначала плоды *S. emersum, S. erectum* и *S. microcarpum* в конце мая проращивали в люминостате в чашках Петри (см. выше). После прорастания проростки оставляли на доращивание в течение одного месяца. Затем их доставляли на территорию экспериментальной прудовой базы ИБВВ РАН «Сунога», где в конце июня высаживали в лотки из оргстекла (размеры: 110×8×5,5 см) в песчано-илистый грунт. После этого лотки помещали в экспериментальный пруд на глубину до 30 см. В начале сентября из лотков изымали от 2 (у *S. erectum*) до 5–6 (у *S. emersum* и *S. microcarpum*) растений каждого вида и анализировали их морфологию. Оставшиеся в лотках растения переносили на дно (глубина 1,5–1,8 м) зимовального пруда. Весной лотки с растениями возвращали в экспериментальный пруд в те же условия. На второй год в сентябре проводили заключительный отбор образцов для биоморфологического анализа (проанализировано 9 образцов *S. emersum*, 1 – *S. erectum*, 3 – *S. microcarpum*).

Дальнейший ход онтогенеза модельных видов *Sparganium* описывали исходя из полученных нами результатов исследования морфологии побеговых систем растений, собранных в полевых условиях.

Экологические условия местообитания гелофитов. Для характеристики условий местообитания модельных видов определяли тип водного объекта (озера различного происхождения, реки, ручьи, болота и т.п.), трофический статус[18] (дистрофный, олиго-, мезо- и эвтрофный), характер минерализации и pH вод (определяли портативным анализатором Combo HI 98129, Hanna instruments, Румыния; всего порядка 170 измерений), цветность воды (определяли портативным анализатором HI 727 Color of Water, Hanna instruments, Румыния; всего порядка 55 измерений), глубину произрастания и тип грунта.

Оценка накопления надземной биомассы гелофитами. Систематический отбор надземной биомассы для получения данных о ее динамике и определения периода накопления ее максимума, изучали на примере 5 видов *Sparganium*. Надземную биомассу *S. emersum* отбирали с конца июня (начала июля) по первую декаду октября 2013 г. в переходной зоне приемника устьевой области р. Великая (Ярославская обл., Туношенское с.п., в окр. с. Сопелки, 57.546321, 40.072404) и в зоне свободного течения р. Корожечна (Ярославская обл., Угличский м.о., окр. с. Масальское, 57.540909, 38.038781); надземную биомассу *S. erectum* – на периодически обсыхающем участке в устьевой области р. Сутка (Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., восточнее с. Верхне-Никульское, 58.021535, 38.265287). Надземную биомассу *S. microcarpum* отбирали в зонах свободного течения р. Колокша (Ярославская обл., Рыбинский м.о., Назаровское с.п., в окр. д. Фёдоровское, 58.062453, 39.139784) и Урдома (Ярославская обл., Тутаевский м.о., Левобережное с.п., в окр. дд. Выползово и Белятино, 57.940968, 39.493763). В 2015 и 2016 гг. биомассу *S. natans* отбирали в водоотводной канаве заброшенного песчаного карьера, расположенного на сев. берегу оз. Чашницы (Ярославская обл., Ростовский м.о., Петровское с.п., в окр. дд. Семёнково и Чашницы, 56.936792, 39.375407).

Однократно (в период с 25 по 30 VIII 2013 г.) надземную биомассу *S. erectum* отбирали в устьевых участках на р. Ухра (Ярославская обл., Рыбинский м.о., Огарковское с.п., напротив

[18] Трофический статус водоема определяется богатством его вод доступными элементами минерального питания растений. По трофическому статусу водоемы могут быть разделены на дистрофные (вода в которых характеризуется низким содержанием элементов минерального питания при высокой концентрации органических веществ, низкой концентрацией кислорода и слабой прозрачностью за счет гуминовых веществ), олиготрофные (характеризуется низким содержанием минеральных элементов и органических веществ, воды часто отличаются высокой прозрачностью), мезотрофные (характеризуется средним содержанием минеральных элементов и органических веществ) и эвтрофные (с высоким содержанием минеральных элементов и органических веществ, отличаются низкой прозрачностью воды в летний период) (Папченков и др., 2003).

д. Лапушка, 58.344804, 39.037084) и периодически обсыхающем участке литоральной зоны Рыбинского водохранилища в окр. д. Прозорово (Ярославская обл., Брейтовский м.о., Прозоровское с.п., 58.406182, 37.714884). Надземную биомассу *S. emersum* и *S. microcarpum* отбирали в зонах свободного течения и в устьевых участках притоков Рыбинского водохранилища (реки Чеснава, Конгоры, Соги, Согожи, Оченино, Суды, Себлы, Кесьмы и др.), а также в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища (Ярославская обл., Некоузский м.о., Волжское с.п., 58.043642, 38.31571). Однократно в середине июля 2014 г. надземную биомассу отбирали у *S. gramineum* в озерах Московской (оз. Белое-Бордуковское (Шатурский м.о., в окр. д. Бордуки, 55.633760, 39.740946) и оз. Белое-Дубасовское (Шатурский м.о., окр. д. Дубасово, 55.247732, 39.993454)), Тверской (оз. Сабро (Осташковский м.о., окр. д. Звягино, 57.159841, 32.913328)) и Ярославской (оз. Рюмниково) обл.; биомассу *S. ×foliosum* – с 21 по 25 VIII 2021 г. в оз. Тихмень (Тверская обл., Фировский м.о., в окр. д. Букино, 57.434576, 33.470680)) и оз. Заозерье (Ярославская обл., Ростовский м.о., окр. д. Заозерье, 56.824909, 39.355562).

Исследование биомассы надземных органов растений и определение периода накопления ее максимума выполняли на учетных площадках размером 0,25 м^2, для ограничения которых использовали деревянную рамку 0,5×0,5 м. Для скашивания растений использовали косу с коротким лезвием длиной 0,25 м. С каждой площадки укосы делали в 2–3(иногда в 4-х)-кратной повторности. При изучении динамики надземной биомассы того или иного вида *Sparganium* укосы производили 1–2 раза в месяц. После скашивания надземную биомассу собирали, промывали водой, затем обсушивали бумажными полотенцами и взвешивали (с точностью до 10 г. (по: Папченков, 2001)) на весах VIGOR HX-8206. В некоторых случаях (если пробы в течение 8 часов доставлялись в лабораторию (в пластиковых пакетах)) использовали весы ВМ-213. Затем пробы высушивали на воздухе при комнатной температуре и влажности, после чего на весах ВМ-213 (ОКБ Веста, Россия) либо DA-124C (BEL Engineering, Италия) определяли их воздушно-сухую биомассу (с точностью до 0,01 г.).

Сукцессии сообществ с участием гелофитов. Натурные наблюдения с 2016 по 2022 гг. вели на заложенных пробных площадках (до 2–4 м^2). При неоднократном посещении того или иного местообитания отмечали число видов и их проективное покрытие в фитоценозе. Наблюдения осуществляли за рядом модельных представителей рода *Spargnium* (*S. natans* [Ярославская обл., Ростовский м.о., в мелиоративной канаве старого песчаного карьера у оз. Чашницы, 56.93679, 39.37559], *S. glomeratum* [Псковская обл., Себежский р-н, окр. оз. Мидино у д. Мидино, в болотце, 56.204318, 28.380648; Ярославская обл., Пошехонский м.о. (на границе с Вологодской обл. Череповецким м.о.), в окр. д. Голодяйка, в обводненных колеях старой дороги к болоту Талицкое, 58.746, 38.754], *S. ×foliosum* [Ярославская обл.,

Ростовский м.о., оз. Заозерье, 56.824832, 39.355391], *S. erectum* [Ярославская обл., Некоузский м.о., устье р. Ильдь, 58.0214, 38.2649]).

Молекулярно-генетические методы исследования. Методические аспекты работы представлены в совместных публикациях с нашими китайскими коллегами из Колледжа наук о жизни Уханьского университета (College of Life Sciences, Wuhan University) (CLS) (Zhang et al., 2022; Yu et al., 2022; Belyakov et al., 2025) и российскими коллегами из Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия) (Беляков и др., 2019а; Belyakov et al., 2022), непосредственно выполнявшими этапы работ, связанные с получением и статистической обработкой молекулярных данных.

В работе по филогении и исторической биогеографии *Sparganium* с использованием полных хлоропластных геномов изучено 15 таксонов (подробнее см. в работе: Zhang et al., 2022) с территории Евразии и Северной Америки (в том числе два образца *S. eurycarpum*, по одному из Новой Шотландии и Онтарио, Канада) (всего 19 образцов). ДНК выделяли с использованием набора DNA Secure Plant Kit (Tiangen Biotech, Пекин, Китай). Подготовка библиотек и геномное секвенирование на платформе Illumina Hiseq 2500 проводила фирма Benagen (Benagen Inc., Ухань, Китай).

При изучении внутригеномного полиморфизма и процессов гибридизации внутри рода *Sparganium* исследовано 15 таксонов (подробнее см. в работе: Belyakov et al., 2022) с территории России и Китая (всего 37 образцов). Выделение ДНК из гербарных образцов производили с использованием метода CTAB (Doyle, Doyle, 1987). Для секвенирования использовали спейсер ITS1 гена 35S рРНК. Подготовка библиотек и парное секвенирование на Illumina MiSeq велась в Центре геномных технологий, протеомики и клеточной биологии ФГБНУ ВНИИСХМ (Санкт-Петербург, Россия).

Для подтверждения гибридной природы *S. ×foliosum* исследовано 93 экземпляра из 10 популяций *S. emersum, S. gramineum* и *S. ×foliosum* из пяти озер в Европейской части России (подробнее см. в работе: Yu et al., 2022). Для секвенирования использовали один фрагмент хлДНК trnH-psbA12 и шесть ядерных локусов (Tran05, Tran57, Tran59, Tran66, Tran83 и Tran93). Для молекулярно-генетического подтверждения гибридной природы *S. ×papczenkovii* использованы фрагменты листьев гибридных растений и предполагаемых родительских видов (*S. emersum, S. microcarpum*), собранные 10 VIII 2018 г. на р. Корожечна (Ярославская обл., Угличский м.р., окр. с. Масальское, 57.541013° с.ш., 38.036044° в.д.). Дополнительно для сравнения мы отбирали фрагменты листьев с гербарных образцов из популяции *S. erectum* (Ярославская обл., Некоузский м.о., остров Шумаровский, 58.038054° с.ш., 38.266989° в.д.). ДНК выделяли с использованием набора DNA Secure Plant Kit (Tiangen Biotech, Пекин, Китай).

Секвенировали один фрагмент хлоропластной ДНК trnH-psbA и один ядерный локус Tran83 (Yu et al., 2022).

Все полученные геномы и гаплотипы были депонированы в GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/): номера доступа MW789349, MW810982- MW810984, MW817014-MW817019, MW829761-MW829768 и MW874418); по *S.* ×*foliosum* и его родительским видам (№ 015932–015962); по *S.* ×*papczenkovii* и его родительским видам (номера доступа: PV171510-PV171514; № N3-PV171510, N1-PV171511, N2-PV171512; C2-PV171513 и C1-PV171514).

Статистическая обработка данных. Все количественные данные статистически обработаны и представлены в виде средних значений и стандартных отклонений (M ± SD) в пакете Microsoft Exel 2013. Сравнения нескольких групп по количественным и качественным показателям проводили при помощи H-критерия Краскела-Уоллиса. Для множественных апостериорных сравнений применяли критерий Манна-Уитни с корректирующей поправкой Бонферрони. Различия считали статистически значимыми при $p \leq 0{,}05$. Расчеты выполняли в пакете PAST (Paleontological Statistics Software Package, Норвегия, 1999–2019, v. 3.19 (Hammer et al., 2001). Полученные результаты приведены в таблицах.

В рамках молекулярно-генетических исследований для обработки данных китайскими специалистами и коллегами из БИН РАН, использованы инструменты программ RAxML v8.2.12 (максимальное правдоподобие) (Stamatakis, 2014), MrBayes v3.2.7 (критерий Байеса) (Ronquist et al., 2012), BEAST v1.7.4 (Drummond et al., 2012), RASP v4.0 (Yu et al., 2020), NETWORK v10.0 (http://www.fuxus-engineering.com). Генетическую кластеризацию особей *S.* ×*foliosum* вели на основе PCoA (анализ главных координат). Подробнее см. в работах (Беляков и др., 2019; Yu et al., 2022; Zhang et al., 2022; Belyakov et al., 2022, 2025).

Основные термины и понятия, используемые в работе. В основу анализа жизненных форм, отражающего разнообразие и сложность построения живых систем и взаимодействии их с окружающей средой, положено применение системного подхода (Серебряков, 1952; Современные подходы…, 2008; Савиных, Черемушкина, 2015, 2018), в рамках которого в качестве основных (классических) методов применяли сравнительно-морфологический, ритмологический, онтогенетический, эколого-ценотический, молекулярно-филогенетический методы и методы изучения семенной и биологической (продукция надземной биомассы) продуктивности (подробнее см. ниже).

Под *жизненной формой* вслед за Т.И. Серебряковой (1972, с. 86) мы понимаем «*…габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды…*» (синоним терм. «***биоморфа***» определяемый А.П. Хохряковым (1981б, с. 3) как «*…внешний облик растения, складывающийся в его онтогенезе и детерминированный филогенетически…*»). Жизненную форму у растений традиционно оцениваем по особям, находящимся в зрелом

генеративном онтогенетическом состоянии (Серебряков, 1964; Серебрякова, 1972, 1981; Савиных, 2006). Характеристику жизненных форм модельных видов растений давали по признакам, предложенным Н.П. Савиных (2003а).

При **описании морфологии вегетативной сферы модельных видов** обращали внимание на следующие моменты.

Корневая система у рассматриваемых модельных видов растений может быть представлена несколькими типами (по: Михайловская, 1981): *мочковатая*, *кистевидная* и *бахромчатая*. По функциям корни подразделяем на *питающие* и *контрактильные* (Жмылев и др., 2005), по характеру расположения на побеге придаточные корни подразделяем на *узловые* и *междоузлиевые* (под- и надузловые).

Частью побеговой системы растений выступают одноосные или моноподиальные побеги (Гатцук, 1974). Под термином «***одноосный побег***» мы понимаем *осевой орган растения* (*несущий листья, почки и другие придаточные элементы*)*, реализующийся в результате деятельности одной апикальной меристемы* (Грудзинская, 1960; Гатцук, 1974; Жмылев и др., 2005).

Морфологическую характеристику побегов травянистых растений рассматриваем в различных аспектах: по происхождению (по: Серебряков, 1952; Серебряков, Серебрякова, 1965; Серебрякова, 1971а; Жмылев и др., 2005) – *эпи-*, *гипо-* и *эпигеогенно-гипогеогенные* (смешанного происхождения); по направлению роста (по: Серебряков, 1952; Серебрякова, 1971а) – *ортотропные* (= побег апогеотропный, в понимании П.А. Смирнова (1958)), *анизотропные* (= побег диагеотропный, в понимании П.А. Смирнова (1958))), *клиноапогеотропные* и *плагиотропные* (= побег диагеотропный, в понимании П.А. Смирнова (1958)); по типу нарастания (по: Серебряков, 1952) – *моноподиальные* и *симподиальные*; по взаимному расположению укороченных и удлинённых участков на побеге (Серебряков, 1952) – *удлиненные*, *розеточные* и *полурозеточные*; по расположению укороченной части в пределах полурозеточных побегов – *верхне-*, *средне-* и типичные *полурозеточные*; по периодичности развития листьев (по: Борисова, 1972) – *летнезеленые* и *летне-зимнезеленые*; по типу ритма ветвления (по: Späth, 1912; Halle et al., 1978; Müller-Doblies, Weberling, 1984; Bell, 1991; Caraglio, Barthelemy, 1997; Костина и др., 2022) – *силлептические*, *пролептические* и *каталептические*. Отметим, что у водных растений симподиально нарастающие побеговые системы развиваются в результате *итеративного ветвления* побегов (терм. по: Troll, 1964) в сочетании с силлептическим; по наличию генеративных органов – *вегетативный*, *генеративный*, *вегетативно-генеративный*; по числу плодоношений (по: Серебряков, 1952; Серебрякова, 1971а, б) – *моно-*, *поли-* и *олигокарпические* (терм. по: Савиных, 1978); по продолжительности жизни (по: Серебряков, 1952) монокарпические побеги (как правило, с учётом фазы «почка») подразделяются на *моно-*, *ди-*, *три-* и *полициклические*.

Применительно к термину «побег» в работе нами используются следующие понятия:

Побег замещения – представляет собой побег ветвления, обеспечивающий дальнейшее нарастание оси и эквивалентен термину «побег возобновления». (Жмылев и др., 2005). С нашей точки зрения – термин «побег замещения» трактуется как побег, формирующийся в летний период в результате окончания роста материнского побега в следствие закладки в его верхушечной почке генеративных органов (то есть побег, продолжающий скелетную ось). В нашем случае он может быть приравнен к «силлептическому побегу» в понимании А.И. Грудзинской (1960), которая четко отграничила этот термин от термина «Ивановы побеги». При этом, термин «***побег возобновления***» – принимаем как побег, развивающийся из зимующей почки и обеспечивающий возобновление роста оси побега (Жмылев и др., 2005).

Термин «***побег ритма***» или «***элементарный побег***» используется для обозначения прироста побега за один цикл видимого роста, где развитие каждого последующего элементарного побега сопровождается некоторым (хоть часто и кратким) периодом покоя (Грудзинская, 1960; Гатцук, 1974). В отличие от этого, в нашем случае, в процессе нарастания оси побега развитие каждого последующего элементарного побега не сопровождается периодом покоя, однако ярко проявляется в изменении характера листьев и морфометрических характеристик самого побега.

В качестве специализированных геофильных побегов различного типа в работе рассматриваем ***корневища*** и ***столоны***. Первые представляют собой *многолетние с укороченными или удлиненными междоузлиями и листьями низовой формации (катафиллами),* вторые – *недолговечные (одно- или двухлетние) с удлиненными междоузлиями и листьями низовой формации (катафиллами) в узлах, выполняющие функции запаса питательных веществ, возобновления, а также вегетативного размножения и расселения* (Серебряков, 1952; Федоров и др., 1962; Серебрякова, 1971а, 1981; Жмылев и др., 2005). Отметим, что геофильные участки и резиды гипогеогенных корневищ у малолетников вегетативного происхождения (термин см. ниже), в условиях обводнения, нередко представляют собой некое переходное образование от корневища к столону (Серебряков, 1952; Савиных, Шабалкина, 2020). От корневища эта переходная структура унаследовала способность к запасу питательных веществ, а от столона – сокращение длительности жизни (Савиных, Шабалкина, 2020).

У ряда водных и прибрежно-водных растений на концах столонов обычно формируются ***клубни***, представляющие собой *метаморфизированный стебель, разросшийся в диаметре из-за сильного израстания одного или нескольких междоузлий с катафиллами, пазушными и терминальной почкой*. Эти структуры сохраняются живыми в течение года и отмирающие после развития их верхушечных почек в побег (Серебряков, 1952; Федоров и др., 1962). Среди растений водоемов и водотоков также распространены турионообразующие травы. Согласно

H. Glück (1906) с дополнениями C.D. Sculthorpe (1967) и L. Adamec (2008, 2018), под ***турионом*** мы понимаем такую *запасающую модифицированную надземную вегетативную структуру, которая способна к фотосинтезу и представлена укороченными междоузлиями с модифицированными листьями (не похожими на обычные листья) или чешуйками, отделенную от материнского растения в начале своего развития и способную входить в состояние покоя*.

У некоторых гелофитов присутствует относительно редкая форма вегетативного размножения – ***псевдовивипария,*** *представляющая собой особую форму и, одновременно, стратегию клонального роста* (Elmqvist, Cox, 1996), *при которой в соцветиях, вместо цветков (или совместно с ними), формируются специализированные вегетативные органы размножения* (апомиктические или бесполые (вегетативные) отростки (Elmqvist, Cox, 1996), например, клубнелуковички (бульбочки), вегетативные побеги и др.), *способные к быстрому обособлению от материнского растения* (Goebel, 1905; Farnsworth, 2000; Cota-Sánchez, 2004; Lombello et al., 2020; Лапиров, Беляков, 2022, 2026).

При **рассмотрении морфологии генеративной сферы модельных видов** во главу угла ставили применение структурного подхода, основанного на рассмотрении закономерностей взаимного расположения цветоносных осей, несущих цветки и закономерности встраивания их в осевую систему растения (Troll, 1964; Кузнецова, 1985, 1991, 1992а, б; Кузнецова и др., 1992). Для более детального описания соцветий использовали элементы ритмологического подхода, основанного на изучении ритма развития побеговой системы растения в целом (Кузнецова и др., 1992).

Под термином «***соцветие***» мы понимаем *«…собрание цветоносных побегов и цветков на них, более или менее отграниченное от вегетативных частей растения…»* (Кузнецова и др., 1992, с. 5). При характеристике строения цветоносного побега, мы, вслед за Т.В. Кузнецовой с соавт. (1992), применяем термины «***флоральная единица***» (*цветок или их совокупность, завершающая главную ось и паракладии*[19]), «***флоральная зона***» (*участок главной оси соцветия с располагающимися на нем боковыми цветоносами* (*паракладиями*)) и «***префлоральное междоузлие***» (*междоузлие, расположенное под флоральной зоной*).

В данной работе нами употребляется термин «***синфлоресценция***» под которым мы понимаем *систему цветоносных осей, разивающихся на годичном побеге, включающую главную ось с паракладиями и верхушечной флоральной единицей* (Troll, 1964, 1969; Кузнецова, 1985; Кузнецова и др., 1992). Отметим, что мы исходим из того, что применение термина «паракладий»

[19] ***Паракладии*** *– боковые оси соцветия, повторяющие строение главной оси и завершающиеся флоральной единицей* (Кузнецова и др., 1992). Паракладии могут включать в себя участок (*гипотагму*), представленный одним или несколькими узлами, с нереализованными пазушными структурами (цветками, соцветиями) (Синюшин, 2018).

является допустимым при анализе синфлоресценций любого типа (Никифоров, 2011) несмотря на то, что первоначально данный термин применялся W. Troll (1964) для обозначения боковых цветоносных ветвей полителических синфлоресценций.

Анализ соцветий проводили с различных точек зрения (по: Кузнецова и др., 1992; Старостенкова и др., 2012): по расположению соцветий на побеге (*терминальные* и *интеркалярные* (Parkin, 1914; Имс, 1964)); по степени ветвления цветоносных осей (*простые*, *сложными*[20] (Кузнецова и др., 1992; Федорова, 2006; Старостенкова и др., 2012)); по длине главной (все междоузлия *удлиненные* или все *укороченные*, либо часть из них удлинена, а другая – укорочена) и боковых осей (*удлиненные*, *укороченные* пазушные или «сидячие») и наличию срастания их с главной осью («*осевой сдвиг*» или «*конкаулесценция*» (терм. по: Серебряков, 1952)) (частичное либо полное); по наличию или отсутствию терминального цветка на главной оси (*закрытые* и *открытые*); по поведению апикальных меристем главной оси и паракладиев (*закрытые или открытые*) (Старостенкова и др., 2012); по порядку распускания цветков (*акропетальные и базипетальные*); по характеру кроющих листьев (*фрондозные, брактеозные и эбрактеозные* (терм.: Troll, 1964)).

В рамках ритмологического подхода к описанию соцветий мы, вслед за Т.В. Кузнецовой с соавт. (1992) обращаем внимание на регулярное отмирание и силлептическое ветвление системы цветоносных осей и вегетативно-генеративных побегов в целом.

Структурные особенности побеговых систем растений исследовали с **позиции их модульной и структурно-функциональной организации**.

Под термином «***модуль***» мы, вслед за другими учеными (Гатцук, 1974, 1994; Шафранова, 1980, 1981; Марфенин, 1999; Антонова, Азова, 1999; Антонова, Лагунова, 1999; Савиных, 2008) понимаем *любые повторяющиеся во времени и пространстве структурные единицы побегового тела растения, реализующиеся в результате одного цикла видимого роста*. В наших исследованиях мы традиционно применяем три категории модулей (Савиных, 2000, 2002, 2006, 2007, 2008; Савиных, Мальцева, 2008) – ***элементарный, универсальный* и *основной***.

Элементарный модуль (ЭМ) («***элементарный метамер***» – терм. по: Барыкина, Гуленкова, 1983; Гатцук, 1994; Байкова, 2005; Савиных, 2008) представляет собой *простейшую, более не делимую на однотипные элементы биоморфологическую единицу побегового тела растения, закладывающуюся в течение одного пластохрона (интервал между заложением двух последовательных листовых примордиев на конусе нарастания побега (Жмылев и др., 2005)),*

[20] В случаях с простыми и сложными соцветиями применяем такие термины как «цветоносная ось» либо «боковая цветоносная ось» того или иного порядка, в независимости от того, несёт ли та или иная ось терминальный цветок, соцветие или их совокупность.

образованную нижележащим междоузлием, узлом с листом (листьями) и пазушными элементами (почки различных типов и их производные – соцветие, вегетативные ассимилирующие и вегетативно-генеративные побеги), а так же одним или несколькими придаточными корнями (Барыкина, Гуленкова, 1983).

Детализацию ЭМ мы вслед за Е.В. Лелековой (2006) проводили на основе ряда признаков: 1) по длине междоузлия метамера (короткое и длинное); 2) по типу листьев (лист низовой (катафилл), срединной (нормально развитый лист, характерный для взрослого растения) и верховой (брактея) формации. Часто встречаются листья переходного типа, например, обладающие признаками листьев низовой и срединной формации; 3) по степени погруженности листьев в водную толщу (погруженные, плавающие, воздушные или полупогруженные); 4) по числу почек в пазухе листа (единичные, добавочные или коллатеральные и сериальные (Серебряков, 1952; Савиных, 2010а, б; Sokoloff et al., 2022); 5) по типу почек (почки возобновления, спящие почки и почки обогащения); 6) по функциональности (генеративные и вегетативные).

Между тем, среди растений вод, присутствуют не только цветковые, но и целый ряд споровых растений (среди гелофитов, например, *Equisetum fluviatile*), которые также являются модульными организмами.

Рассматривая сочетание составных элементов ЭМ (междоузлие, узел с листом и пазушной структурой, придаточными корнями), следует указать, что, если междоузлия и придаточные корни присутствуют практически у всех водных споровых растений и мало отличаются от аналогичных структур у цветковых растений, то относительно листа и пазушных элементов в структуре ЭМ у споровых и цветковых растений имеется ряд основательных различий (по: Лапиров, Беляков, 2017, 2019): первое различие связано с трактовкой самого термина «лист», так как именно на нем у большинства споровых растений развиваются спороносные органы; второе различие связано либо с полным отсутствием у споровых растений пазушных почек (полушники) или расположением их во внепазушной позиции. С учетом сказанного выше, позиция «пазушные элементы» в структуре ЭМ цветковых растений, по отношению к споровым, требует следующего уточнения (все по: Лапиров, Беляков, 2017 – с. 120, 2019 – с. 436):

– пазушные элементы (геммаксиллярные растения): почки разных типов и их производные – отдельные цветки, соцветия, вегетативные ассимилирующие и вегетативно-генеративные побеги;

– «…внепазушные элементы (споровые растения, не обладающие аксиллярным (боковым) ветвлением) – боковые побеги, формирующиеся из обособленных меристем или из подобных участков со скрытыми меристематическими свойствами, расположенные в определенной

позиции по отношению к листьям, заканчивающиеся спорообразующими элементами (хвощи), либо без них (лептоспорангиатные папоротники, полушники)…».

При этом позицию «лист» в характеристике элементарного модуля мы предлагаем изложить следующим образом (все по: Лапиров, Беляков, 2017 – с. 120, 2019 – с. 436):

– лист (низовой, срединной или верховой формации – для геммаксиллярных растений);

– «…лист с наличием или отсутствием спорообразующих элементов (для споровых растений, не обладающих аксиллярным ветвлением, за исключением хвощей) …».

Универсальный модуль (УМ) (побег моноподиальный или одноосный (Гатцук, 1974)) представляет собой *элементарную биоморфологическую единицу побеговой системы растения, реализующуюся в результате развития одной апикальной меристемы* (Савиных, 2000, 2002, 2006, 2007, 2008 и др.). В качестве УМ у наземных трав сезонного климата с симподиальным нарастанием принимается ***монокарпический побег***. Такой побег в своем развитии проходит фазу почки, вегетативного ассимилирующего побега (промежуточная фаза), цветения и плодоношения, а также вторичной вегетативной деятельности (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1971а; Савиных, Шабалкина, 2017 и др.). Монокарпические побеги формируются из почек регулярного возобновления и обладают высокой степенью автономности так как у них развитие получают собственные системы корневого и воздушного питания, а также саморепликации (Савиных, Черемушкина, 2015; Савиных, Шабалкина, 2017). Не случайно, Н.П. Савиных и В.А. Черемушкина (2015) признают монокарпический побег наивысшей формой дифференциации УМ. ***Полный онтогенез таких побегов*** (терм. Серебрякова, 1971а, б)) подчиняется определенному ритму, включающему в себя несколько периодов и фаз развития (по: Смелов, 1937; Серебряков, 1948, 1949, 1952; Серебрякова, 1971а): *внутрипочечный* или *эмбриональный* (включает фазу почки) и *внепочечный*, или постэмбриональный (включает фазы геофильного побега, вегетативного ассимилирующего побега, вегетативно-генеративного побега и вторичной деятельности в виде резида (фаза по: Нухимовский, 1969а, б, 1997)).

В строении монокарпических побегов ученые (Troll, 1964; Мусина, 1976, 1977; Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Павлова, 1986; Борисова, Попова, 1990; Савиных, 2008; Савиных, Мальцева, 2008) выделяют следующие морфофункциональные зоны:

Нижняя зона торможения (НЗТ) – включает в себя располагающийся в грунте базальный участок побега с пазушными почками возобновления или спящими почками, которые реализуются в побеги чрезвычайно редко; основная функция – запас питательных веществ, вегетативное размножение и расселение.

Зона возобновления (ЗВ) – часть побега, несущая почки регулярного возобновления. ЗВ всегда находится в почве и располагается выше ЗТ; основная функция – возобновление.

Средняя зона торможения (СЗТ) – часть побега, располагающаяся в подземной, либо, чаще, надземной части побега, с пазушными почками (либо без них), которые, как правило, в рост не трогаются; основная функция – фотосинтез.

Верхняя зона торможения (ВЗТ) – часть побега, располагающаяся в надземной части побега и включающая в себя узлы с пазушными почками (либо без них), которые, как правило, в рост не трогаются; основная функция – фотосинтез. В широком смысле, ВЗТ может включать в себя участок побега, с заложенными в почках, но, позднее, не реализованными пазушными цветками и соцветиями. В этом случае указанный участок побега можно разделять непосредственно на ВЗТ (есть вегетативные пазушные почки) и ***скрытогенеративная зона*** (СГЗ) (терм.: Савиных, 1999). Указанная часть побега утрачивает функцию семенной продуктивности, обеспечивая при этом, ассимилирующую функция и функцию выноса соцветия над поверхностью травостоя или уровня воды.

Зона обогащения (ЗО) – разветвлённый участок побега, несущий боковые однолетние побеги обогащения (как правило, генеративные или вегетативно-генеративные); основная функция – фотосинтез и повышение репродуктивного потенциала растения.

Верхушечный цветок (ВЦ) или ***главное соцветие*** (ГС) – участок монокарпического побега, несущий терминальный цветок или соцветие; основная функция – репродукция.

Для споровых растений, например, для хвощей, ЗО и ВЦ либо ГС, должны быть представлены иными элементами, таким, например, как боковая веточка со стробилом и главный (терминальный) стробил (Лапиров, Беляков, 2019).

В качестве структурной единицы многолетних трав с моноподиальным нарастанием служит «***элементарный побег***» (Петухова, 1977; Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Павлова, 1986; Борисова, Попова, 1990). Однако, возможность выделения структурно-функциональных зон (по: Troll, 1964) у водных и прибрежно-водных растений с поликарпическими побегами и моноподиальным типом нарастания осложняется диффузным расположением пазушных соцветий и боковых побегов (Савиных, Черемушкина, 2015). По причине того, что функционально части моноподиально нарастающих побегов неодинаковы, мы, в данном случае, основываемся на выделении ранее предложенных (Савиных, 1979, 1981; Савиных, 2000) для такого типа побегов зонах – ***вегетативной*** (ВЗ), ***вегетативно-генеративной*** (ВГЗ) и ***зоной вторичного вегетативного нарастания*** (ЗВВН). Первая зона представляет собой участок побега до первого соцветия (в пазухах листьев этой зоны присутствуют вегетативные почки), вторая – представлена участком побега, включающим в себя от первого до последнего реализованного цветка или соцветия (участок может состоять из нескольких флоральных зон, между которыми располагаются вегетативные участки)) и

последняя – участок побега, не несущий цветков и соцветий, завершающийся верхушечной (терминальной) почкой.

Для однолетних растений применение структурно-функциональной организации побеговых систем ранее нами не отмечалось. Хотя, по нашему мнению, такой подход не может противоречить общей концепции структурно-функциональной организации побеговых систем растений.

УМ, как правило, реализуется по четко заложенной в генотипе программе, определяемой особенностями функционирования меристем и способами их нарастания. Поэтому УМ определяет «***модель побегообразования***» растения (для трав сезонного климата Т.И. Серебрякова (1977, 1981) выделила 4 основные **модели побегообразования**: I – симподиальная полурозеточная; II – симподиальная длиннопобеговая; III – моноподиальная розеточная; IV – моноподиальная длиннопобеговая).

Основной модуль (ОМ) *определяет тип биоморфы особи и формируется* «*…на основе или в течение жизни целого или части универсального модуля и во многом зависит от положения побегов в пространстве…*» (Савиных, 2008, с. 62).

Под термином «***особь***», мы, вслед за рядом ученых (Козо-Полянский, 1937; Чайлахян, 1956; Левин, 1961, 1963; Сенянинова-Корчагина, 1967; Современные подходы…, 2008), понимаем *единый и неделимый морфологически и физиологически целостный организм, формирующийся вследствие полового либо вегетативного размножения*. Под ***размножением***, вслед за Р.Е. Левиной (1961, с. 5) мы понимаем процесс увеличения численности особей, подобных материнской. Термины «***половое размножение***» и «***вегетативное размножение***» употребляются нами в объеме, используемом ранее Р.Е. Левиной (1961).

Под ***генетой*** (терм.: Harper, 1977) мы традиционно *понимаем особь семенного происхождения, или отделившуюся от неё особь вегетативного происхождения*, в то время как под ***раметой*** (терм.: Harper, 1977) – *лишь часть генеты*, т.е. не особь как таковую, а только одну из структурных частей тела растения. Последняя в современной литературе часто отождествляется с дочерней особью – «***партикулой***» (терм. в широком смысле понимания), *образовавшейся в следствие вегетативного размножения* (Жмылев и др., 2005; Лелекова, 2006).

Описание онтогенеза и выявление его особенностей. Под ***онтогенезом*** мы, понимаем *генетически запрограммированную последовательность этапов развития организма от возникновения зародыша до смерти особи (генеты) или до полного отмирания ее потомков (рамет)* (Жукова, 1995а, б; Жукова и др., 2000).

Как ранее отмечала Л.А. Жукова (1983, 1995а, б, 1997; Жукова и др., 2000) в зависимости от происхождения и длительности жизни, различаем *полный* и *неполный онтогенез*, *сокращённый и обрывающийся*. Для обозначения онтогенеза отдельных органов (побег, парциальный куст и

др.) используем термин «*частный онтогенез*» (Жукова, Шестакова, 1997). Общую продолжительность частного онтогенеза вслед за Л.А. Жуковой (1983, с. 364) определяем «*…как суммарное биологическое время, измеряемое длительностью всех возрастных состояний, пройденных данной особью…*».

Описание онтогенеза у представителей рода *Sparganium* произведено в ключе концепции его дискретного описания по схеме возрастной периодизации Т.А. Работнова (1950, 1960, 1980) с дополнениями (Уранов, 1960, 1965, 1967, 1975; Смирнова и др., 1976, 2002; Жукова, 1983; Жукова, Комаров, 1990). Под ***возрастным состоянием особи*** мы, вслед за О.В. Смирновой с соавт. (1976, с. 15) подразумеваем «*…ее физиолого-биохимическое состояние, отражающее тот этап индивидуального развития, который особь проходит в момент наблюдения…*».

При выделении периодов и возрастных состояний в рамках онтогенеза основывались на ряде качественных признаков (Работнов, 1950, 1960, 1980; Смирнова и др., 1976, 2002; Жукова, 1995а, б). Полученные данные анализировали в соответствии с учением о поливариантности развития растений, подразумевающую реализацию разнообразных путей онтогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1995б, 2001; Жукова, Комаров, 1990; Жукова, Глотов, 2001; Современные подходы…, 2008; Нотов, Жукова, 2019 и др.). Разнообразие типов онтогенеза охарактеризовано согласно классификации Л.А. Жуковой (1988, 1995б).

Типы поливариантности онтогенеза рассмотрены на основе представлений (Жукова, Комаров, 1990; Глотов, Жукова, 1995; Жукова, Глотов, 2001; Поливариантность…, 2006).

Описание и построение схем онтоморфогенеза растений проведено согласно критериям и кратким характеристикам его фаз, представленным в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976). В ходе работы использовали терминологический аппарат и описание особенностей фаз морфогенеза, приведённые в работе указанных авторов с некоторыми уточнениями и дополнениями (см. ниже).

Термин «***фаза морфогенеза***», вслед за рядом ученых (Нухимовский, 1997; Савиных, 2014а; Савиных, Черемушкина, 2015) *мы рассматриваем в динамическом (как процесс, качественно новые преобразования побеговых систем, происходящих на разных этапах онтогенеза) и статическом (результат качественных структурных изменений предыдущей онтобиоморфы одной и той же особи) аспектах*. В определенную фазу сезонного развития онтобиоморфу, вслед за А.П. Хохряковым (Хохряков, 1978, 1981а, б; Мазуренко, 1986; Современные подходы…, 2008), мы рассматриваем как «***фенобиоморфу***».

Такие фазы морфогенеза как «***рыхлый куст***», «***дерновина***», «***куртина***», «***первичный побег или «главная ось» с диффузным подземным ветвлением»***, «***кустящаяся и не кустящаяся партикула***», «***система парциальных кустов***», «***парциальный куст***», «***симподиально нарастающий парциальный побег***», «***моноподиально нарастающий парциальный побег***»,

«***партикула с диффузным подземным ветвлением***», «***не ветвящаяся партикула***» мы используем в работе в полном соответствии с трактовкой О.В. Смирновой с соавт. (1976, с. 27).

Однако, отдельные фазы морфогенеза, с нашей точки зрения, требуют дополнения и разъяснения. Так, ***первичный побег*** характеризуется О.В. Смирновой с соавт. (1976, с. 27) как «*…побег, развивающийся из зародышевой почки, имеющий первичную корневую систему…*». На первый взгляд данное определение указывает, что фаза морфогенеза «первичный побег», соответствует, главным образом, фазе проросток. Однако, из примеров, приведенных этими же авторами следует, что данная фаза морфогенеза может отвечать целому ряду онтогенетических состояний (*p, j, im, v, g*$_1$), что особенно характерно для моноцентрических стержнекорневых трав. В широком смысле слова, эта фаза объединяет под собой термины «побег главный» (начинается с момента формирования проростка и заканчивается прекращением деятельности его конуса нарастания (Жмылев и др., 2005)), «одноосный побег» (побег одного порядка ветвления, появляющийся либо из почечки зародыша, либо из пазушной почки (Гатцук, 1974, 2008)) и «моноподиальный побег». Отметим, что, первичный побег, в данной фазе не ветвится, хотя пазушные почки у него, обычно, присутствуют. Нарастание первичного побега может продолжаться достаточно долго (до прекращения его меристематической деятельности, например, до формирования терминального цветоноса), поэтому при разъяснении фазы «первичный побег» должен быть отражен динамический аспект, указывающий на возможную смену типа корневой системы. Так как у некоторых водных и прибрежно-водных растений главный корень достаточно быстро отмирает и сменяется системой стеблеродных придаточных корней, при этом, побег еще долгое время может нарастать моноподиально[21]. Исходя из сказанного под ***первичным побегом*** мы понимаем *одноосный моноподиально нарастающий побег, развивающийся из зародышевой почечки с первичной, а позднее, смешанной или только придаточной корневой системой*.

Мы также предлагаем дополнить трактовку фазы морфогенеза «***главная ось***». В понимании О.В. Смирновой с соавт. (1976, с. 27) фаза главной оси «*…представляет собой симподиально нарастающая серия побегов (с единственной функционирующей точкой роста у трав) с первичной корневой системой, начальным элементом этой серии является первичный побег…*». Эта фаза морфогенеза факультативная и, поэтому нередко очень кратковременна в жизненном цикле растения (Смирнова и др., 1976). Приведенная выше трактовка названия фазы

[21] По мнению Л.Е. Гатцук (1974), в качестве универсальной структурной единицы побегового тела растения выступают элементарный и моноподиальный типы побегов, характерные для всех жизненных форм в различных климатических условиях, в то время как годичный и монокарпический побеги не могут служить в качестве всеобщих структурных элементов.

онтоморфогенеза, применительно к травянистым растениям, полностью корректна только для стержнекорневых видов. Как мы говорили выше, у водных и прибрежно-водных растений к этой фазе главный корень или его элементы не сохраняются, в отличие от целого ряда наземных растений. Поэтому мы предлагаем охарактеризовать ***фазу главной оси*** как *симподиально нарастающую серию побегов (с единственной функционирующей точкой роста у трав) с элементами первичной, смешанной или только придаточной корневой системой*. В системе структурных единиц побегового тела растений Е.Л. Гатцук (1974, 2008), фаза онтоморфогенеза ***главная ось*** представляет собой эквивалент *комплекса побегов одного видимого порядка*.

По указанной выше причине, мы также предлагаем дополнить трактовку фазы морфогенеза ***«первичный куст»***. Если О.В. Смирнова с соавт. (1976, с. 27) под этим названием подразумевает «*…образование, возникшее в результате одно-двухкратного экстра- или интравагинального ветвления первичного побега в его базальной части, и имеющее первичную или смешанную (первичную и придаточную) корневую систему…*», мы, предлагаем последнюю часть трактовки фазы (касающуюся разнообразия типов корневой системы) дополнить следующим образом – *образование, располагающееся в пределах территории, впервые абонированной семенем, возникшее в результате одно-двухкратного экстра- или интравагинального ветвления первичного побега в его базальной части, имеющее первичную, смешанную (первичную и придаточную) либо только придаточную корневую систему*.

При определении путей морфогенеза растений использовали схему этапов морфогенеза растений изложенную в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976).

В **основе реализации процесса вегетативного размножения лежит вегетативная подвижность и процессы морфологической дезинтеграции** (*распад особи, партикуляция или вегетативное размножение, осуществляемое, преимущественно, подземными органами*), оказывающие значительное влияние на изменение жизненных форм в ходе онтоморфогенеза (Смирнова и др., 2002). При рассмотрении структуры растения согласно представлению о минимальном фитогенном поле, мы различаем три основные варианта типов биоморф (Уранов, 1965; Смирнова и др., 1976, 2002): моноцентрический, неявнополицентрический, явнополицентрический и ацентрический.

Под ***морфологической дезинтеграцией*** мы, вслед за О.В. Смирновой с соавт. (1976) и Н.П. Савиных (2014б) понимаем *процесс автономизации частей организма, обеспечивающий вегетативное размножение*. Морфологическая дезинтеграция проявляется в разное время и с разной степенью выраженности, поэтому она может быть (по: Смирнова и др., 1976): ***ранняя*** и ***поздняя*** (по времени), ***частичная*** **и** ***полная*** (по выраженности), ***специализированная*** **и** ***неспециализированная*** (по наличию специализации).

Принимая во внимание морфологические особенности побеговых систем в онтогенезе **по продолжительности жизни,** мы подразделяем исследуемые растения на: ***однолетники*** (в трактовке термина – Серебряков, 1952; Нечаева, 1969), ***многолетники*** (Серебряков, 1952), а также ***малолетники*** и ***однолетники вегетативного происхождения***. Последние два термина нуждаются в дополнительном пояснении.

Отметим, что М.В. Марков (1992, 2012) неоднократно указывал на условное и сборное понятие термина «малолетник», так как с одной стороны *малолетники* – это группа растений, включающая в себя однолетние и двулетние монокарпики семенного возобновления, то с другой стороны – это группа растений, способных к достаточно длительному нарастанию побегов и вегетативному возобновлению (Беляков, Лапиров, 2024). Не случайно Г.Н. Высоцкий (1915, с. 1329), впервые применивший термин вегетативный малолетник, указывал, что «…Вегетативными малолетниками следовало-бы называть такие растения, у которых материнские экземпляры, давшие новое поколение, вскоре отмирают…». Заметим, что однолетние растения, по нашему мнению, не стоит относить к малолетникам, учитывая однозначность этого понятия (Лапиров, Беляков, 2024).

Так как в литературе существуют расхождения в трактовке понятия малолетности у растений, предлагаем следующие варианты их толкования (Беляков, Лапиров, 2024):

Термином ***малолетник генеративного происхождения*** предлагаем называть «*…травянистые монокарпические растения генеративного происхождения, с продолжительностью онтогенеза до 2–3 [а иногда и более] лет (в зависимости от перехода растения к генерации или в случае, когда основа побега однолетнего растения отмирает не полностью…*» (Беляков, Лапиров, 2024, с. 78), после чего перезимовывает и на следующий год дает ослабленные вегетативные и вегетативно-генеративные побеги, продлевающие прерванную прошлогоднюю вегетацию. Последнее, ранее отмечал в своей работе и Е.Л. Нухимовский (2002).

Термином ***малолетник вегетативного происхождения*** – «*…травянистые поликарпические растения, ежегодное возобновление которых происходит на базе морфологически и физиологически связанных (>1 года) между собой базальных участков монокарпических побегов (например, розеточные участки побегов у Sparganium), характеризующихся разной продолжительностью жизни (моно-, ди- и трициклические) и являющихся самостоятельными структурными единицами в общей побеговой системе растения, длительность жизни скелетных осей которых редко превышает 2–3 года…*» (Беляков, Лапиров, 2024, с. 79).

Термином ***однолетник вегетативного происхождения*** – «*…травянистые растения, состоящие из чередующихся поколений особей вегетативного происхождения (рамет), развивающихся из быстро обособляющихся от материнского растения зимующих*

специализированных структур вегетативного размножения (например, клубни, турионы, луковицы, клубнелуковицы), частный онтогенез которых (как и скелетных осей) завершается в течение одного года…» (Беляков, Лапиров, 2024, с. 79).

Исследование особенностей репродуктивной биологии. Оценку **семенной продуктивности** производили согласно представлениям Т.А. Работнова (1950, 1960), Е.А. Ходачек (1970) и И.В. Вайнагия (1974). Вслед за Е.А. Ходачек (1970) под «***семенной продуктивностью***» *понимаем среднее число семян или плодов на одном генеративном побеге*. То есть в нашем понимании суть термина «семенная продуктивность» по Е.А. Ходачек (1970) и ранее введённого Т.А. Работновым (1950, 1960) термина «средняя семенная продуктивность[22]» одинакова. Мы, также разделяем семенную продуктивность на ***потенциальную*** (*число семязачатков на побег или растение* (Ходачек, 1970)), ***фактическую*** (*число семян или плодов (как нормально развитых, так и недоразвитых) на побег или растение* (Вайнагий, 1974)) и ***реальную*** (*число зрелых полноценных семян на побег или растение* (Ходачек, 1970)).

При определении **типа покоя семян** использовали классификацию М.Г. Николаевой с соавт. (1999), основанную на наличии вынужденного и органического типов покоя. Под терм. «*покой семян*» мы понимаем *физиологическое состояние зародыша семени, при котором наряду с отсутствием видимого роста сохраняются скрытые процессы структурообразования* (Николаева и др., 1999; Жмылев и др., 2005).

Биологическую стойкость плодов/семян рассматривали на основе классификации A.J. Ewart (1908), который по длительности сохранения семенами жизнеспособности делит их на 3 группы: микробиотики (сохраняют всхожесть не более 3 лет), мезобиотики (сохраняют всхожесть от 3 до 15 лет) и макробиотики (сохраняют всхожесть более 15 лет). Под термином ***биологическая стойкость семян*** мы, вслед за А.М. Овесновым (1965, с. 35), подразумеваем «*…сохранение* [плодами или] *семенами жизнеспособности в природной обстановке или в необычных условиях хранения…».* В нашем случае «необычными условиями хранения» может считаться влажная холодная стратификация, которая наиболее приближена к естественным условиям.

Особенности прорастания плодов и семян исследовали в соответствие с общепринятыми методическими подходами (Кулешов, 1963; Международные правила…, 1969; Попцов и др., 1981; Shipley, Parent, 1991; Николаева и др., 1999).

В основу определения типа стратегии рассеивания плодов и семян положена концепция «стратегий рассеивания» (*dispersal strategies*) чешских исследователей (Sádlo et al., 2018),

[22] Под терм. «***средняя семенная продуктивность***» Т.А. Работнов (1950, с. 76) понимает «*…среднее число семян на одну особь или генеративный побег…*».

которые исходя из частоты использования того или иного механизма распространения и его эффективности описали 9 стратегий (названных в честь репрезентативных родов растений). Подробнее см. в подглаве 4.3. Особенности распространения генеративных и вегетативных диаспор гелофитов.

Оценку накопления надземной биомассы гелофитами проводили согласно общепринятым методам (Папченков, 1979, 1985в, 2001; Катанская, 1981). Под ***продуктивностью*** мы, вслед за В.Г. Папченковым с соавт. (2003в, с. 34, 2003г) понимаем «*…способность водных растений создавать, запасать и трансформировать органическое вещество…*».

Под ***биомассой растений*** мы понимаем «*…количество живого вещества, накопленного растительным сообществом на единицу площади к моменту наблюдения…*», под ***максимальной биомассой*** *– биомассу растений, достигаемую в пик развития растительного сообщества в конкретный вегетационный сезон* (Папченков и др., 2003в, с. 34).

Основные пути и тенденции приспособительной эволюции ежеголовников и модусы морфологической эволюции гелофитов проанализированы на основе данных и представлений А.Л. Тахтаджяна (1948; 1954, 1964, 1970), Т.И. Серебряковой (1971а, 1983), А.П. Хохрякова (Хохряков, 1974, 1975, 1981а, б; Хохряков, Мазуренко, 1991), А.П. Шенникова (1950) и Н.П. Савиных (2014б, 2017, 2019).

К основным модусам морфологической эволюции растений А.Л. Тахтаджян (1954), Т.И. Серебрякова (1983) и Н.П. Савиных (2014б; Savinykh, 2015) относят терминальные, медиальные и базальные ***пролонгации*** (удлинения стадий развития или «надставки» (анаболии)), ***девиации*** (отклонения или изменения), ***аббревиации*** (укорочение или выпадение (отрицательные анаболии)), ***гетерохронии*** (разновременного развития органов и их систем) и ***гетеротопии*** (образование новой структуры из однородного зачатка на месте исходной) отдельных стадий развития растения или отдельного побега. К одному и наиболее значимых модусов морфологической эволюции А.Л. Тахтаджян (1950, 1954, 1970) и Т.И. Серебрякова (1983, с. 583) относят неотению, понимаемой ими в широком смысле как «…модус, сочетающий в себе терминальную аббревиацию (выпадение конечных стадий) и девиацию более ранних стадий…». Под ***неотенией*** мы, вслед за А.Л. Тахтаджяном (1954) и Т.И. Серебряковой (1983, с. 583), понимаем «*…генетически контролируемое растягивание ранних стадий онтогенеза предков и превращение их в дефинитивную стадию потомков, другими словами, «остановку онтогенеза на более ранней стадии, чем у предков» (онтогенез как бы «обрывается»)…*». При этом явлении онтогенез растения не «обрывается», а преждевременно завершается (Серебрякова, 1983).

В основу **изучения разнообразия эколого-ценотических стратегий гелофитов и их особенностей** положены представления о ценобиотических/функциональных типах растений (R – эксплерент/рудерал, C – виолент/конкурент, S – патиент/стрессстолерант) Л.Г. Раменского (1935) и J.P. Grime (1974, 1977, 1979).

ГЛАВА 3: БИОМОРФОЛОГИЯ И СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕЛОФИТОВ

В главе изложены оригинальные материалы по морфологии, модульной и структурно-функциональной организации различных видов гелофитов, с более подробной проработкой морфологических особенностей вегетативной и генеративной сфер видов рода *Sparganium*.

3.1 Биоморфология и жизненные формы

3.1.1 Биоморфология однолетних гелофитов

3.1.1.1 Биоморфология *Monochoria vaginalis* (Burm.f.) C.Presl ex Kunth

Размер растений *M. korsakowii*, близкого в морфологическом плане *M. vaginalis*, зависит от уровня воды (Backer, 1951; Wang et al., 2004) и может колебаться от 40–60 до 90 см (Aston, 1987; Wang et al, 2004; Чиков, 2016).

Особенности развития побеговой системы представителей рода *Monochoria* C.Presl на примере *M. vaginalis* представлены ниже (рисунок 3.1).

Корневая система *M. vaginalis* – бахромчатая, сформирована придаточными корнями (длиной более 18 см), которые образуются, как правило, в узлах по 4–9 корней.

Материнский побег в своем основании представлен розеточным участком, образованным обычно 4–5-ю узлами с сидячими узкими линейными листьями низовой формации (Morita, 1982; Чиков, 2016) и узлами (до 3) с листья переходного типа, имеющими черешок (16,5±3,0 см) с желобком в центре и влагалищем (длиной 4,0±0,8 см), переходящим в верхней части в перепончатый выступ (нередко обозначаемый как язычок (Sousa et al., 2016)) и листовую пластинку – от узколанцетной (почти шиловидной) до узко-сердцевидной (3,5±1,0 см длиной и 1,5±0,5 см шириной при основании). Листорасположение у *M. vaginalis* – очередное. Листья переходного типа морфологически пластичны, что позволяет им переносить колебания уровенного режима водоема (Pellegrini et al., 2018). Отметим, что согласно данным из «Флоры Австралии» (Aston, 1987) и «Путеводителю по инвазивным видам растений в Индонезии» (Setyawati et al., 2015) длина листовой пластинки *M. vaginalis* может колебаться от 2,5 до 11,0–12,0 см, ширина – от 0,4 до 7,5–10,0 см, а длина черешка листа – от 4 до 70 см.

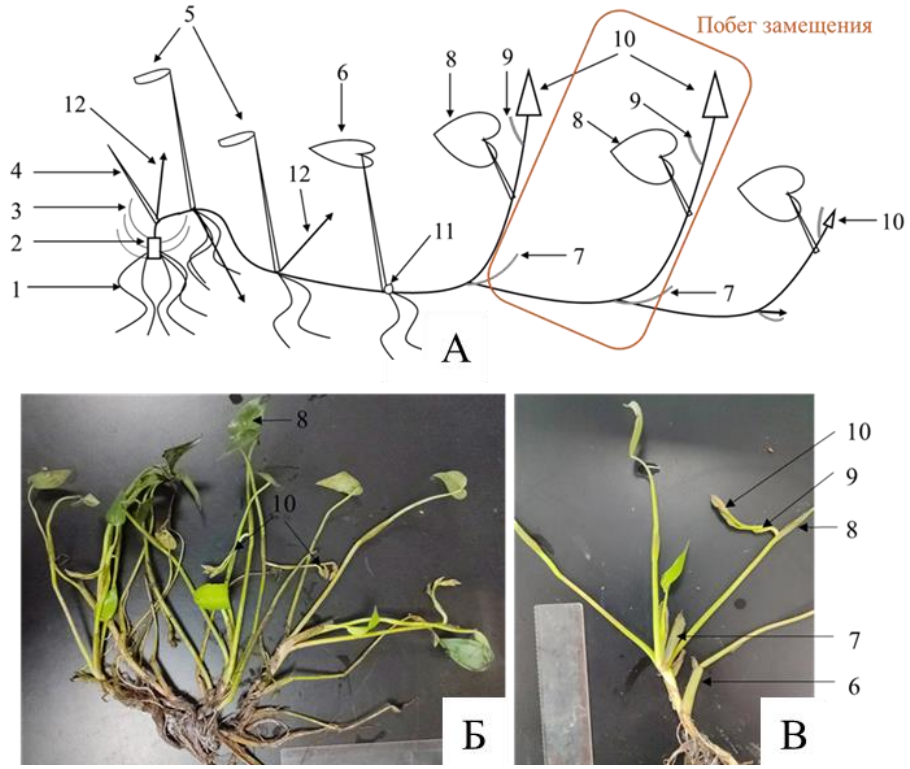


Рисунок 3.1 – *Monochoria vaginalis*: А – схема структурной организации побеговой системы; Б – побеговая система живого растения; В – боковой побег

Примечание. 1 – придаточные корни, 2 – розеточный участок побега, 3 – линейные листья, погруженные в воду, 4 и 5 – листья переходного типа с черешком, влагалищной частью и с невыраженной (4) или хорошо выраженной (5) листовой пластинкой, постепенно постепенно приобретающей сердцевидную форму, 6 – лист срединной формации с нормально развитой сердцевидной листовой пластинкой, 7 – редуцированный до влагалища шиловидный лист, 8 – первый лист цветоносной оси, с хорошо развитым влагалищем, черешком и листовой пластинкой, 9 – брактея, 10 – соцветие, 11 – пазушная почка, 12 – боковой побег, развивающийся по типу материнского.

Далее метамеры моноподиально нарастающего побега начинают постепенно удлиняться до 0,3–0,5 см, а побег, в свою очередь, постепенно начинает полегать. В узлах листьев переходной формации располагаются пазушные почки, которые, развиваясь, затем, обеспечивают ветвление материнского побега (рисунок 3.1А–В). При дальнейшем нарастании ось материнского побега завершается терминальным соцветием (описание см. ниже). В его основании в пазухе редуцированного до влагалища листа (с шиловидным выростом на верхушке) (с фиолетовыми жилками, длиной 4,4±0,4 см с остроконечием) располагается пазушная почка, емкостью до 5 листовых зачатков (рисунок 3.1А–В). Ее развитие обеспечивает симподиальное нарастание материнского побега (Cook, 1989, 1998; Sousa et al., 2016) за счет формирования побега замещения следующего порядка. Отметим, что по мере развертывания этой пазушной почки

сначала формируется удлиненное междоузлие (длиной до 1,1±0,6 см и диаметром 0,3–0,4 см), оканчивающееся узлом с редуцированным до влагалища шиловидным листом с пазушной почкой. Выше располагается терминальное соцветие. Далее структура каждого последующего генеративного побега (побега замещения) повторяется. Таким образом, мы можем наблюдать побеговую систему, представленную серией моноподиальных побегов закрепления. Отметим, что за счет развития бокового побега предыдущий цветонос смещается в боковое положение.

Ось соцветия олиственная (длиной 18,1±2,0 см), несет 2 листа (рисунок 3.1А, В). Последнее подтверждается и другими исследователями (Cook, 1998; Sousa et al., 2016). В основании соцветия располагается метамер (длиной 11,7±1,8 см и диаметром 0,3±0,0 см) в верхней части которого находится черешковый лист (длина черешка 10,0±1,6 см) со вздутым при основании влагалищем (длиной до 2,1±0,5 см, внутри которого располагается терминальное соцветие), листовая пластинка которого яйцевидно-сердцевидная или яйцевидно-ланцетная (длиной 4,3±0,8 см и шириной 2,1±0,5 см). Далее следует второй метамер цветоносной оси (длиной до 0,8–1,2 см), который заканчивается ассимилирующей брактеей (длиной 2,9±1,0 см) и терминальным соцветием (длиной 4,3±1,0 см). У исследованных нами образцов соцветие было представлено 3–4 цветами на длинных (до 0,7 см) цветоножках, хотя число цветов в соцветии, по разным данным (Aston, 1987; Setyawati et al., 2015; Tungmunnithum et al., 2016), может достигать 20–23(25). Соцветие, обычно описываемое как рацемозное, отогнутое вниз в период созревания плодов (Lowden, 1973; Aston,1987; Soerjani et al., 1987; Cook, 1998; Strange et al., 2004; Pellegrini et al., 2018), D.J.L. Sousa и A.M. Giulietti (2014) определяют как кистевидное. В целом, вся синфлоресценция может быть определена как многочленный монохазий из кистей.

Цветы в соцветии расположены по спирали, цветение происходит в акропетальной последовательности; плод – трехстворчатая коробочка с мелкими семенами, эллипсоидальной формы (Cook, 1998; Pellegrini et al., 2018).

Побеги, развивающиеся из пазушных почек (располагающихся в узлах листьев, находящихся в дистальной части материнского побега), в целом, повторяют структуру материнской оси с той лишь разницей, что в их основании отсутствует розеточный участок (рисунок 3.1В). Все метамеры побегов ветвления – удлиненные (длина возрастает от 0,2–0,6 см до 1,9–3,5 см (к 4–6 метамеру)). При этом на побеге сначала развивается 1–2 чешуевидных листа, затем следует серия из 4 переходных листьев (от шиловидного с выраженным влагалищем до нормально развитых черешковых с влагалищем и листовой пластинкой – от ланцетной до удлиненно-сердцевидной). Далее формируется верхушечное соцветие и пазушная почка, на базе которой наблюдается дальнейшее развитие побега.

Схема поэтапного формирования побеговой системы *M. vaginalis* представлена на рисунке 3.2.

Материнский побег у *M. vaginalis* отмирает с проксимального конца. При выраженной сезонности климата, в результате наступления заморозков растение отмирает полностью при отсутствии дезинтеграции. В более благоприятных зимних условиях побеги, находящиеся в воде, сохраняют свою жизнеспособность (Setyawati et al., 2015) и, по-видимому, могут задерживаться в росте и не формировать цветоносы (как это наблюдается у *M. hastaefolia* C. Presl. (Banerji, Haldar, 1942) – вида, который так же, как и *M. vaginalis*, встречается в Южной Индии). Морфологическая дезинтеграция у таких особей, по-видимому, поздняя частичная неспециализированная.

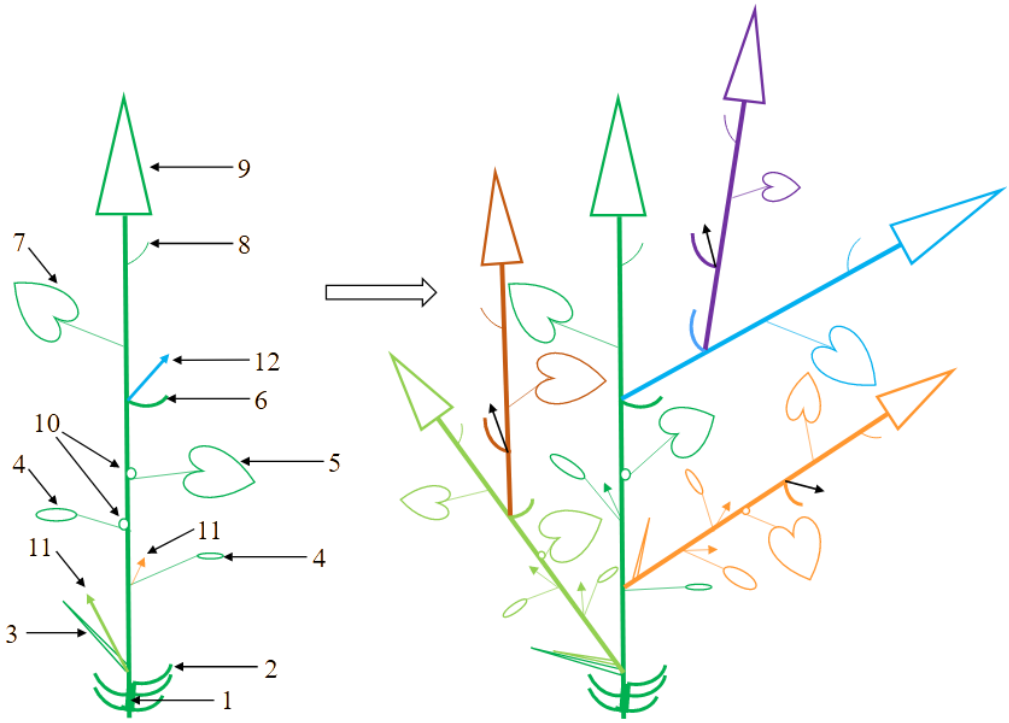


Рисунок 3.2 – Схема поэтапного развития побеговой системы *Monochoria vaginalis*

Примечание. 1 – розеточный участок побега, 2 – линейные листья, погруженные в воду, 3 – шиловидный лист, 4 – листья переходного типа с черешком, влагалищной частью и листовой пластинкой, постепенно переходящей в сердцевидную, 5 – лист срединной формации с нормально развитой сердцевидной листовой пластинкой, 6 – шиловидный лист, 7 – первый лист цветоносной оси, с хорошо развитым влагалищем, черешком и листовой пластинкой, 8 – брактея, 9 – соцветие, 10 – пазушная почка, 11 – боковой побег, развивающийся по типу материнского, 12 – формирующийся вегетативно-генеративный побег замещения. Разными цветами на схемах обозначены побеги разных порядков ветвления.

Из всего сказанного следует, что в сезонном климате по жизненной форме это растение относим к травянистым однолетникам, монокарпикам, с симподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования, вегетативно-подвижным, явнополицентрическим, с бахромчатой корневой системой и кистевидным соцветием.

3.1.1.2 Биоморфология *Zizania aquatica* L.

Корневая система *Z. aquatica* – кистевидная, сформирована неветвящимися придаточными корнями (длиной 29,1±5,3 см), образующимися в узлах розеточного участка побега. Молодые корни белого, либо рыжеватого цвета (если растения растут в отложениях, содержащих окисленное железо (Oelke et al., 1973), стареющие корни постепенно приобретают коричневую окраску. Число корней у растений, растущих на глубине более 1 м (а иногда и до 3,0 м (Casper, Krausch, 1980)) и на мелководье и влажном грунте, варьирует. Так, у первых, число придаточных корней в основании розеточного участка побега (к концу июля) достигает 39,1±12,2 шт., в то время как у вторых, в 3–4 раза больше (до 123–150 шт.) за счёт активного кущения материнского побега.

Растения, растущие на мелководье, имеют меньшие размеры, по сравнению с таковыми, растущими в более глубокой воде (Weir, Dale, 1960; Stevenson, Lee, 2011). По нашим данным высота побегов, растущих на глубине до 1,0–1,2 м, достигает 145,1±18,0 см, в то время как на обсохшем грунте или на глубине 0,2–0,3 м – 86,0±16,1 см. Заметим, что по литературным данным, длина побегов *Z. aquatica* может достигать 120,0–160,0 см (Weir, Dale, 1960; de Wet, Oelke, 1978), а иногда до 2,1–2,4 м, что наблюдалось при культивировании этого вида в водоемах Иркутской области (Недзельский, Пастухов, 2010) и в водоемах на востоке США и юго-востоке Канады (de Wet, Oelke, 1978). Указанные значения согласуются с полученными нами при исследовании погруженной формы этого растения в водоемах Ярославской области.

В основании растений располагается розеточный участок (рисунок 3.3а–г), образованный 4–5 метамерами. У *Z. aquatica*, растущей на глубине около 1 м, он достигает в длину 0,8±0,1 см и 0,6±0,1 см в диаметре, в то время как у растений, растущих на обсыхающих мелководьях или на малых глубинах, розеточный участок существенно увеличивается в размерах (в длину до 2,0 см и в диаметре 1,5 см), в том числе за счет развивающихся в побеги обогащения пазушных почек (см. ниже). Нижние листья (2–3), отходящие от узлов розеточного участка побега, как правило, лентовидные, со слабо выраженной срединной жилкой (Weir, Dale, 1960; Tucker et al., 2011). Вслед за ними развиваются плавающие листья (1–2) с хорошо развитой средней жилкой и выраженным утолщением листа (Weir, Dale, 1960; Tucker et al., 2011). В верхней части розеточного побега у полупогруженных форм, развиваются 1–2 воздушных листа (Weir, Dale, 1960; Tucker et al., 2011). Согласно данным C.E. Weir и H.M. Dale (1960) у растений, растущих на влажных грунтах, образуются только листья воздушного типа, что отмечено и нами.

Воздушные листья светло-зеленые, шероховатые с толстой средней жилкой. Они образованы большим голым стеблеобъемлющим влагалищем, переходящим в листовую пластинку с чешуйчатым язычком (0,6–0,8 см) при основании. По нашим данным, у растений,

растущих на глубине, влагалище листа, достигает в длину 46,8±15,1 см, длина и ширина листовой пластинки – 45,0±15,4 см и 1,1±0,3 см, соответственно. У наземных и полупогруженных форм размеры листьев меньше (длина влагалища листа – 24,5±8,2 см, длина листовой пластинки – 32,6±9,4 см), а ширина листовой пластинки больше – 1,8±0,3 см. Заметим, что ширина листовой пластинки исследованных нами образцов растений оказалась больше таковой из р. Вейдинг (штат Нью-Джерси, США), где ширина варьировала от 0,5 до 1,2 см (среднее значение около 0,8 см, Ferren, Good, 1977). Имеются данные, что ширина листовой пластинки у *Z. aquatica* может колебаться от 1 до 5 см (Fassett, 1924 – цит. по: Ferren, Good, 1977).

После образования розеточного участка наблюдается увеличение длины междоузлий стебля (соломины), что способствует выносу соцветия над поверхностью воды. У водных форм стебли сформированы 4–5 метамерами[23], длина которых изменяется по одновершинной кривой, в то время как у наземных и полупогруженных форм – как правило 3 метамерами (таблица 3.1). В последнем случае наблюдается тренд на увеличение длины метамеров снизу-вверх по побегу. При этом, наибольших размеров достигает префлоральное междоузлие. Диаметр стеблей в средней части у водных форм – 0,6±0,1 см, у наземных и полупогруженных – 0,7±0,0 см.

Таблица 3.1 – Изменение длин метамеров стеблей у разных экологических форм *Zizania aquatica*

Экологическая форма	Длина метамеров (см) снизу-вверх по стеблю				
	1	2	3	4	5
1	2	3	4	5	6
Водная	10,6±5,2	18,0±3,8	31,8±3,0	19,2±11,0	20,4±12,2
Наземная и полупогруженная	7,6±4,1	12,3±6,2	35,5±22,5	–	–

Нами, также, как и рядом исследователей (Ferren, Good, 1977), было зафиксировано формирование придаточных корней в узлах стебля, погруженного в воду, что способствует усилению питающей функции монокарпического побега (Беляков и др., 2025а).

В пазухах воздушных листьев, отходящих от узлов стебля (за исключением самого верхнего листа) формируются почки. У наземных и полупогруженных форм (рисунок 3.3А) они не развиваются в побеги обогащения, в то время как у водных (погруженных) форм (рисунок 3.3Б) – пазушные почки, находящиеся в узлах листьев стебля, могут начать свое развитие. Первой, по нашим наблюдениям, может трогаться в рост пазушная почка, располагающаяся в узле третьего (снизу-вверх от базальной части побега) метамера с удлиненным междоузлием (рисунок 3.3В). При обсыхании мелководий и полегании стеблей на грунт происходит их укоренение в узлах и формирование ветвящихся генеративных побегов из пазушных почек (Беляков и др., 2025а) (рисунок 3.3Г). Ранее эта особенность была отмечена у особей *Z. aquatica* растущих в эстуариях

[23] Согласно данным C.E. Weir и H.M. Dale (1960), в том же местообитании, но в более глубокой воде, длина стеблей *Z. aquatica* может возрастать за счет увеличения длины междоузлий.

восточного побережья Северной Америки, стебли с соцветиями которых достигали длины 1,5 м (Ferren, Good, 1977).

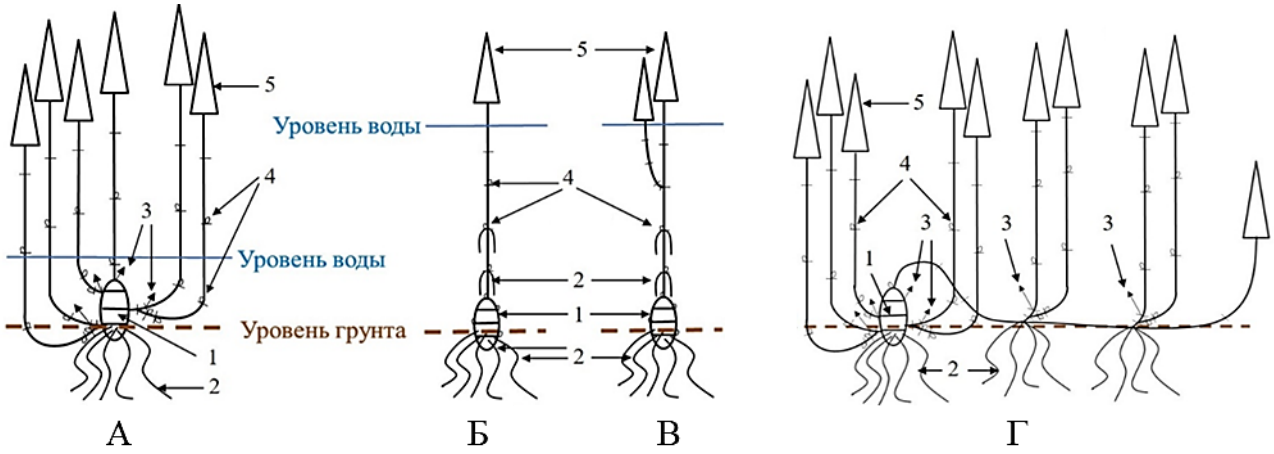


Рисунок 3.3 – Структурные схемы побеговой системы разных экологических форм *Zizania aquatica*: А – полупогруженная или наземная экологическая форма, Б, В – погруженная экологическая форма с возвышающимся над водой соцветием, Г – погруженная экологическая форма в случае ухода воды

Примечание. 1– розеточный участок побега, 2 – придаточные корни, 3– начинающие свое развитие побеги следующего порядка ветвления, 4 – пазушные почки, 5– соцветие; стрелочками на рисунке показана возможность трансформации изначально погруженной экологической формы. Пояснение см. в тесте.

Соцветие – метелка (форма от полусферической до широко конусовидной (Weir, Dale, 1960)). По нашим данным ее длина, в среднем, достигает 36,1±6,1 см. В нижней части метелки (длиной 23,0±3,7 см) развиваются 10,0±2,4 яруса с боковыми веточками (паракладиями), на которых располагаются тычиночные колоски. Длина нижних паракладиев достигает 7,1±1,8 см. В верхней части метелки располагается участок (длиной 16,5±3,6 см), представленный 11,7±1,2 ярусами с боковыми веточками, несущими пестичные колоски. На терминальном конце метелки располагается только один пестичный колосок (Weir, Dale, 1960). При этом, если тычиночные колоски у *Z. aquatica* свисают на раскидистых веточках метелки, то пестичные колоски стоят прямо на жестких восходящих веточках. Наличие в составе метелки однополых пестичных и тычиночных цветков, а также разница во времени их распускания способствует перекрестному опылению (de Wet, Oelke, 1978). При этом, в метелке в месте перехода пестичных в тычиночные веточки могут развиваться гермафродитные колоски (Weir, Dale, 1960).

Как мы указывали ранее, у полупогруженных растений и растений, растущих на влажном грунте, итеративное ветвление материнского побега наблюдается из пазушных почек, располагающихся в узлах розеточного участка побега (зоне кущения – по: Серебрякова, 1971а) (рисунок 3.3А). В результате итеративного ветвления формируется плотный парциальный куст,

в составе которого (что ранее было указано для растений, растущих в озерах на северо-западе штата Миннесота, США) могут развиваться до 25 генеративных побегов разного порядка ветвления (Willson, Ruppel, 1984). Уже до начала развертывания в пазушной почке полностью закладывается весь генеративный побег. Сначала наблюдается развертывание чешуевидного листа хрящеватой консистенции (длиной до 17 см), далее развивается переходный лист, имеющий листовое влагалище длиной 8,7±3,0 см, и узколанцетную либо широколанцетную листовую пластинку длиной 3,0±2,0 см и шириной 1,0±0,7 см. Отметим, что два укороченных метамера с чешуевидным листом и листом переходного типа разрастаются в диаметре до 0,8–1,0 см. Далее длина последующих 3-х метамеров возрастает. Побег завершает терминальное соцветие. Отметим, что уже к концу июля на территории Ярославской области нами было отмечено ветвление материнского побега наземной формы до n+2 порядка.

На основании всего сказанного жизненную форму *Z. aquatica* определяем как травянистый однолетник, монокарпик, у которого, в зависимости от экологических условий местообитания, жизненная форма может изменяться. На мелководье или влажном грунте это растение с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования, вегетативно-подвижное, неявнополицентрическое, с кистевидной корневой системой и метельчатым соцветием. Жизненная форма погруженного в воду на глубину около или >1 м – растение с моноподиальной полурозеточной моделью побегообразования вегетативно-неподвижное, моноцентрическое. Резкое отступление воды способствует полеганию участка побега с длинными метамерами, из узлов которого развиваются корни и розеточные побеги – растение с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования, вегетативно-подвижное, явнополицентрическое.

3.1.2 Биоморфология малолетников вегетативного происхождения

3.1.2.1 Биоморфология *Alisma gramineum* Lej.

Корневая система *Alisma gramineum*, так же, как и *A. plantago-aquatica*, кистевидная из стеблеродных придаточных корней двух типов. Основная их часть располагается в базальной части вальковатого утолщения розеточного побега (называемого А.Г. Лапировым (2015) клубневидным утолщением). У исследованных нами растений число корней достигало 248,1±69,3, что почти в 2,3 раза больше, по сравнению с подобными растениями, развивающимися на мелководьях Рыбинского водохранилища (Лапиров, 2015). Отметим, что число контрактильных корней, за счёт сократительной деятельности которых побег погружается в почву, по сравнению с тонкими, питающими корнями, оказалось почти в 8 раз меньше. Максимальная длина придаточных корней – 21,5±4,9 см.

До момента образования терминального соцветия, вегетативный розеточный побег *A. gramineum*, так же, как и *A. plantago-aquatica*, нарастает ортотропно и моноподиально (Лелекова, 2006; Лапиров, 2000, 2004, 2014а, 2015; Алябышева, 2023). К концу вегетационного сезона емкость верхушечных почек *A. gramineum* достигает 7–8 листовых зачатков (Лапиров, 2015). На следующий год побег переходит в генеративную фазу развития (см. рисунок 3.4). Отметим, что особи генеративного происхождения обеих видов частух могут зацветать уже в первый год жизни (Манохина, 1984; Лапиров, 2014а, 2015).

Нами установлено, что на территории Респ. Калмыкия *A. gramineum* в условиях быстро пересыхающих временных водоемов формирует наземную экологическую форму (до закладки первого цветоноса), которая развивает до 11,0±2,8 листьев, в то время как растения полупогруженной экологической формы образуют 20,5±9,7 листьев (из них 13,6±10,5 – лентовидные). Аналогичные показатели были приведены ранее и H. Glück (1905). После формирования вегетативной сферы развивается терминальное соцветие, описание которого приведено ниже. В момент развития первого соцветия розеточный участок побега (или клубневидное утолщение побега) достигает длины 0,7±0,2 см и диаметра 0,9±0,2 см. Близкие характеристики клубневидного утолщения отмечены и для наземной экологической формы, встречающейся на отмелях Рыбинского водохранилища (Лапиров, 2015). Отметим, что длина клубневидного утолщения у наземной и полупогруженной форм (0,6±0,2 см и 0,7±0,2 см, соответственно) на территории Респ. Калмыкия значимо отличаются между собой (p= 0,03367). Листья на базальном клубневидном утолщении располагаются спирально. У растений, находящихся в условиях нестабильного уровневого режима, особенно у отдельных растений наземной формы, в пазухах 2–3 нижних листьев (находящихся в основании клубневидного утолщения) нами были отмечены спящие боковые почки, длиной 0,2–0,3(0,5) см, емкостью до 7–8(10) листовых зачатков. Подобные почки закладываются в пазухах каждого листа у *A. plantago-aquatica* и в рост не трогаются (Лелекова, 2006; Лапиров, 2014а). Далее на клубневидном утолщении формируются две боковые почки, располагающиеся в узлах предпоследнего (почка, длиной 0,7±0,3 см и емкостью 10–12 зачатков) и последнего листа (почка длиной 1,1±0,5 см с 11–15 зачатками) перед заложившимся терминальным соцветием. Обычно, в рост трогается только самая верхняя почка, расположенная в пазухе самого верхнего листа перед соцветием, образуя побег замещения, который также заканчивается терминальным соцветием (рисунок 3.4). В этот период растение переходит к акросимподиальному нарастанию. Отметим, что каждый последующий побег замещения развивается силлептически. Дальнейшее нарастание побега и его утолщение в базальной части приводит к сдвигу ранее сформированного терминального соцветия, в результате чего создаётся впечатление его пазушного расположения (Лелекова, 2006;

Лапиров, 2008, 2015). При этом граница между отдельными элементарными побегами часто трудноразличима (Лапиров, 2015).

Раскрытие почки начинается с развертывания двухкилевого мембранного профилла длиной 1,4±0,3 см (рисунок 3.4). Профилл не только маркирует переход к симподиальной форме роста, но и разграничивает «кванты роста», представляющие собой отдельные элементарные побеги (Лапиров, 2008). Затем разворачиваются 5 листьев, после чего вновь закладывается терминальное соцветие. В нашем случае, у полупогруженной и водной форм число листьев, до закладки нового терминального цветоноса, также достигало 5, либо 8 (единично). Отметим, что у *A. gramineum* и *A. plantago-aquatica* каждый квант представлен 4–6 метамерами (Савиных, Лелекова, 2006; Лапиров, 2008), у *A. triviale* – 5–6 метамерами (включая мембранный профилл) (Live, 1979); у *A. subcordatum* – 5 метамерами (Kaul, 1985).

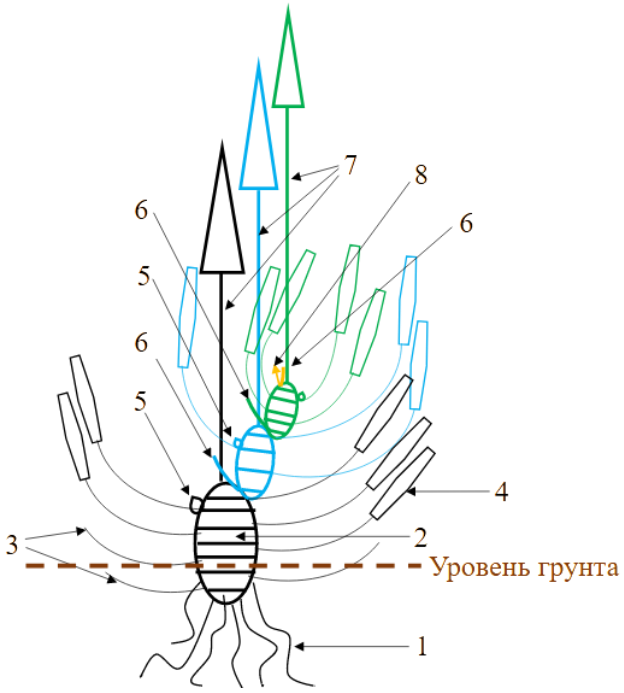


Рисунок 3.4 – Структурная схема побеговой системы *Alisma gramineum*

Примечание. 1– придаточные корни, 2 – розеточный участок побега (клубневидное утолщение), 3 – линейные погруженные или плавающие на поверхности воды листья, 4 – воздушные листья, 5 – пазушная почка, 6 – профилл, 7 – соцветие, 8 – начавший свое развитие побег замещения; разными цветами на рисунке показаны побеги разных порядков ветвления, формирующие симподиально нарастающую побеговую систему растения.

Нами показано, что в пазушной почке (до начала ее развертывания), на базе которой развивается побег замещения, формируется до 3 квантов роста, каждый из которых заканчивается терминальным соцветием. При этом, каждый квант (между соцветиями) достигает, как правило, пяти листьев. В конце текущего вегетационного периода у побега последнего

порядка в пазухе листа верхнего метамера закладывается почка, скрытая влагалищами листьев и содержащая 7–8 листовых зачатков.

К началу июля на территории Респ. Калмыкия растения *A. gramineum* формируют один, реже два цветоноса (в последнем случае формируется 2-х-членный симподий). В наиболее оптимальных условиях на территории Центральной Европы в течение вегетационного сезона на растении за счет итеративного ветвления побега может формироваться до 3 (по: Лапиров, 2008) – 4 (по: Glück, 1905) цветоносов (то есть 3–4-х-членный симподий).

У исследованных нами растений наземной формы при формировании участка побега n+1 порядка с реализованным терминальным соцветием, как правило, нормально разворачивались только 1–2 листа из пяти. Остальные 3–4 – полностью не развивались. Они достигали длины 2,7 см, имели большое мясистое влагалище (длиной до 1,6 см), переходящее в короткий черешок и рано высохшую не развернувшуюся листовую пластинку. Возможно, такая особенность развития представляет собой адаптивный механизм, служащий для уменьшения транспирации в условиях обсыхающего грунта. При этом, как нами установлено, почка, располагающаяся под соцветием, закладывала до 5–6 листовых зачатков + зачаточное соцветие, после которого вновь следовали 12–13 листовых зачатков, по своей структуре похожих на будущие линейные листья. При полном обсыхании местообитания, видимый рост растений прекращается. H. Glück (1905) наблюдал подобное явление у наземной формы, развивающейся в засушливые сезоны. Он объяснял это большей адаптацией *A. gramineum* к водной среде, чем к наземной. При этом он также наблюдал закладку лентовидных листьев в почке, которая обеспечивает акросимподиальное нарастание, объясняя это явление тем, что в период засухи растению становится недостаточно имеющегося запаса питательных веществ и оно так «экономит» пластические вещества. Этим же объясняется и прекращение роста у наземных форм при критическом обсыхании местообитания. При этом как писал H. Glück (1905) развитие побега может быть продолжено после периода дождей.

Для данного вида, как и для *A. plantago-aquatica*, характерна гетерофиллия. У растений наземной экологической формы развивается несколько линейных листьев (порядка трех), за которыми следуют воздушные листья с нормально развитой листовой пластинкой – от овальной до узколанцетной формы. У полупогруженных и погруженных экологических форм листья линейные, лентовидные, уплощенные, слегка бороздчатые, длиной 28,1±9,2 см и шириной 0,6±0,2 см. У погруженной экологической формы листья могут достигать 0,6–0,9, а иногда и 1,0 м в длину и 0,2–1,5 см в ширину (Glück, 1905; Casper, Krausch, 1980; Дубына и др., 1993). Длина влагалищной части таких листьев – 5,6±2,3 см, ширина влагалища при основании – 2,0±0,9 см. Воздушные листья – черешковые (черешок длиной 6,9±3,7 см и шириной 0,23±0,11 см) с хорошо развитым незамкнутым влагалищем (длиной 2,2±0,9 см и шириной в основании – 1,3±0,5 см) и

узколанцетной листовой пластинкой (длиной 4,7±1,6 см и шириной 1,5±0,6 см) сужающейся к черешку. Последнее, в целом, согласуется с данными других исследователей (Glück, 1905; Casper, Krausch, 1980; Лапиров, 2015 и др.). Отметим, что у воздушных листьев наземной и полупогруженной экологической форм (таблица 3.2) нами отмечены значимые различия по таким морфометрическим показателям как длина листовой пластинки ($p \leq 0,05$), длина и ширина черешка ($p = 0,0002468$ и $p \leq 0,05$, соответственно), а также по длине и ширине (при основании) влагалища ($p = 0,0002305$ и $p \leq 0,05$, соответственно).

Таблица 3.2 – Морфометрические характеристики воздушных листьев у наземной и полупогруженной экологической форм *A. gramineum* с территории Респ. Калмыкия.

Экологическая форма	Влагалищная часть листа		Черешок		Листовая пластинка	
	Длина, см	Ширина при основании, см	Длина, см	Ширина, см	Длина, см	Ширина, см
1	2	3	4	5	6	7
Наземная	1,9±0,6	1,1±0,3	5,8±1,9	0,2±0,0	4,2±1,2	1,5±0,6
Полупогруженная	2,5±1,1	1,6±0,5	8,6±4,9	0,3±0,1	5,5±1,7	1,6±0,5

У *A. gramineum*, также, как и *A. plantago-aquatica*, соцветие представляет собой брактеозную разветвленную кисть с главной осью и мутовчато-расположенными на ней веточками (Вислобоков, Кузьмичева, 2022). У исследованных нами растений с территории Респ. Калмыкия, главная ось соцветия образована 4–7 метамерами и достигает длины 28,1±6,6 см и диаметра 0,25±0,1 см. Длина главной оси соцветия исследованных нами растений сравнима с таковой у погруженной экологической формы, встречающейся в Рыбинском водохр. (Лапиров, 2015). Первый метамер цветоноса достигает максимальных размеров (14,0±3,9 см) и служит для выноса соцветия над поверхностью воды. Число веточек в нижних мутовках достигает 7,6±2,0, длина – 7,3±3,4 см. Длина главной оси соцветия у погруженной экологической формы *A. gramineum* может достигать 0,5–1,3 м в длину и иметь до 7 мутовок или ярусов (Glück, 1905; Casper, Krausch, 1980). В условиях перехода от полупогруженной к наземной экологической форме цветонос (при основании) часто дугообразно изогнут (Glück, 1905).

На основе собственных данных и ранее описанного А.Г. Лапировым (2015) онтогенеза показано, что *A. gramineum* существует в виде двух жизненных форм: травянистый однолетник, монокарпик (неотеническая форма) либо, чаще, малолетник вегетативного происхождения, олигокарпик с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования, вегетативно-неподвижный, моноцентрический, с кистевидной корневой системой и брактеозными терминальными тирсовидными соцветиями. Дезинтеграция отсутствует. Отметим, что П.Ю. Жмылев с соавт. (2017) относят этот вид к многолетним партикулирующим растениям. Однако, по данным А.Г. Лапирова (2015), подавляющее число особей *A. gramineum* проходят свой жизненный цикл развития в течение одного года. При этом, лишь отдельные, наиболее

мощные экземпляры способны продолжить свое развитие на второй год (Лапиров, 2015). При исследовании растений из Респ. Калмыкия, лишь у одного экземпляра нами было обнаружено полностью отмершее прошлогоднее клубневидное утолщение. Отнесение этого растения к многолетникам (Лелекова, 2006; ; Байкова, Мальцева, 2012; Лапиров, 2012а; Жмылев и др., 2017 и др.) связано с близостью его морфологии к *A. plantago-aquatica*, у которой побег особи генеративного происхождения способен нарастать в течение 4–5 лет, после чего наблюдается частичная, а затем полная поздняя неспециализированная морфологическая дезинтеграция (Лелекова, 2006; Лапиров, 2014а).

3.1.2.2 Биоморфология *Butomus umbellatus* L.

В зрелом генеративном возрастном состоянии побеговая система *Butomus umbellatus* представлена двумя типами побегов – плагиотропными моноподиально нарастающими вегетативными полициклическими розеточными облиственными побегами и пазушными ортотропными удлиненными моноциклическими однолетними генеративными побегами – стрелками (см. рисунок 3.5А). Последнее ранее отмечалось и другими учеными (Wilder, 1974; Лапиров, Трусов, 2000; Лелекова, 2006; Савиных и др., 2015; Savinykh, Shabalkina, 2021).

Гипогеогенное корневище *B. umbellatus* нарастает моноподиально (Irmisch, 1850; Weber, 1950; Лелекова, 2006; Савиных и др., 2015; Savinykh, Shabalkina, 2021). Верхушечная меристема расположена в верхней части апикального конца корневища. Влагалища развивающихся ассимилирующих листьев всегда расположены кпереди от апикальной меристемы корневища и сильно перекрываются между собой (Weber, 1950; Wilder, 1974) (см. рисунок 3.5А, Б). Корневище по мере своего роста пробуравливает дистальную часть листовых влагалищ, поэтому листья во влагалищной части могут быть «разорваны по середине на две части» (Weber, 1950; Wilder, 1974) (рисунок 3.5А). Почка открытая, на протяжении вегетативного сезона на территории Респ. Калмыкия ее емкость достигает 10–12 листовых зачатков. В лесной зоне, к концу текущего вегетационного периода ее емкость в условиях Кировской области достигает 8–10 листовых зачатков (Лелекова, 2006), в то время как в условиях Ярославской области – 13(14)–15(16) листовых зачатков (Лапиров, Трусов, 2000). Корневище часто *S*-образно изогнуто (Лапиров, Трусов, 2000; Лелекова, 2006). Оно дорсовентральное с листьями и пазушными комплексами, расположенными в двух дорсолатеральных рядах (Weber 1950). По нашим данным к началу июля на территории Респ. Калмыкия корневище достигает длины 5,8±1,6 см и диаметра 1,0±0,2 см. Указанные значения близки к таковому годовому приросту корневищ этого растения на территории Кировской обл. (длиной 6–8 см и диаметром 1,5–2,0 см) (Лелекова, 2006). На территории Ярославской обл. в условиях экспериментальной прудовой базы Сунога у молодых генеративных растений длина корневища достигает 7,6 см и

несет до 22 листьев (Лапиров, Трусов, 2000). Учитывая бóльшую продолжительность вегетационного сезона на территории Респ. Калмыкия, годовой прирост корневища сусака может достигать 10 см. Между тем, по данным H. Weber (1950), корневища *B. umbellatus*, в отдельных случаях, могут достигать длины 30–40 см. Обычно, они короче, так как постоянно отгнивают с базального конца, т.к. для данного растения характерна полная раняя специализированная морфологическая дезинтеграция.

Согласно нашим наблюдениям и данным других исследователей (Отчет…, 1995; Лелекова, 2006; Савиных и др., 2015), годичный побег *B. umbellatus* начинает перегнивать с базального конца уже на второй год. Мы, либо вообще не наблюдали участки корневищ прошлого года, либо их длина не превышала 1–2 см. Последнее указывает на то, что это растение не может относиться к многолетникам (Core, 1941; Смиренский, 1952; Anderson et al., 1974; Cook et al., 1974; Casper, Krausch, 1980; Цвелев, 1982; Дубына и др., 1993 и др.). Поэтому мы, вслед за другими учеными (Лелекова, 2006; Лапиров, 2012а; Савиных и др., 2015), относим сусак зонтичный к малолетникам вегетативного происхождения.

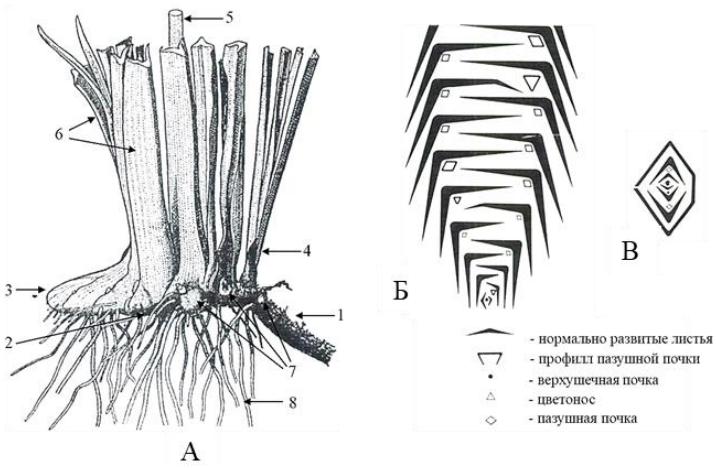


Рисунок 3.5 – Внешний вид корневища *Butomus umbellatus* (по: Weber, 1950) (А), схематическое изображение структуры побеговой системы (терминальный конец корневища внизу) (Б) и структурная организация пазушной почки (В) (по: Lieu, 1979)

Примечание. 1 – прошлогодний участок корневища, 2 – участок корневища нынешнего года, 3 – терминальная почка, 4 – боковой побег n+1 порядка, 5 – цветонос, 6– листья, 7 – пазушная почка, 8 – придаточные корни.

Дорзовентральность корневища подчеркивается наличием на его нижней стороне большого числа стеблеродных придаточных корней, которые хорошо закрепляют растение на поверхности грунта. Корневая система этого растения – бахромчатая. Число корней у побегов, изъятых нами из почвы, достигало 119,3±26,6 шт, длиной до 25–30 см. Подобные данные согласуются с

наблюдениями А.Г. Лапирова и Б.А. Трусова (2000), по данным которых на корневище длиной до 7,6 см за сезон образуется порядка 100 корней, из которых около 23 толстые и 75 тонкие.

По данным А.Г. Лапирова и Б.А. Трусова (2000), переход особей генеративного происхождения в молодое вегетативное состояние наблюдается на 2–3 год развития и сопровождается закладкой генеративных почек на корневище. По нашим данным в условиях Респ. Калмыкия у взрослых генеративных растений генеративные почки закладываются на корневище в узле каждого 8 и 10 укороченных метамеров. Последнее согласуется с данными H. Weber (1950) и Е.В. Лелековой (2006) (рисунок 3.5Б). Однако, согласно другим исследователям, соцветия могут закладываться через каждые 5, 7, 9 или 10 метамеров (Irmisch, 1850; Buchenau, 1857; Lieu, 1979; Лелекова, 2006). Так как на корневище листья расположены в двух дорсолатеральных рядах, то соцветия и пазушные почки всегда располагаются по разные стороны от срединно-продольной оси корневища (Wilder, 1974). Таким образом, если соцветие или пазушная почка на корневище образуется с левой стороны его срединно-продольной оси, то следующее за ним соцветие или почка и будут располагаться с правой стороны, и наоборот (Wilder, 1974). В нашем случае, пазушные почки, обеспечивающие ветвление корневища, располагались в узлах 4–6 метамеров (между соцветиями) (структурную организацию пазушной почки см. на рисунке 3.5В). Е.В. Лелекова (2006) указывает, что все пазушные почки этого растения трогаются в рост. Однако, наши наблюдения и данные А.Г. Лапирова и Б.А. Трусова (2000), свидетельствуют о том, что часть почек все же остаются спящими. Так, число боковых вегетативных почек на приросте нынешнего года может достигать 4–10, а из них трогаются в рост – 2–4 (Лапиров, Трусов, 2000). Заметим, что несмотря на то, что все почки могут тронуться в рост, в нашем случае наиболее активно всегда развивалась вегетативная почка, располагающаяся в узле каждого седьмого листа. К началу развертывания первых чешуевидных листьев, в своем основании пазушные почки имели по несколько стеблеродных придаточных корней. Последнее указывает на высокую вероятность их укоренения и дальнейшего развития в случае отделения от материнского растения.

Отметим, что особенности заложения боковых почек и соцветий указывают на наличие у *B. umbellatus* квантированности роста (Лапиров, 2012а, б).

Начало развития боковых побегов на корневище n-го порядка хорошо описано G.J. Wilder (1974) а также S.M. Lieu (1979) и, в целом, подтверждается нашими наблюдениями. Так сначала развивается адаксильный профил, затем следуют 4–5 кроющих чешуевидных листьев. Однако по данным А.Г. Лапирова и Б.А. Трусова (2000), число чешуевидных листьев в основании бокового побега от 2 до 10. Отметим, что первые два кроющие чешуевидные листа расположены под прямым углом по отношению друг к другу. Последующие листья располагаются двурядно. Между основаниями листовых пластинок расположены

многочисленные бесцветные внутривлагалищные чешуйки с железками, выделяющими вязкую слизь, которая, по-видимому, выполняет защитную функцию (Смиренский, 1952; Wilder, 1974; Цвелёв, 1982). Первая пазушная почка на корневище n+1 порядка по одним данным закладывается в пазухе 7–10 листа (Lieu, 1979), по другим 9–11 листа (Лапиров, Трусов, 2000). В нашем случае до закладки первого цветоноса на побеге n+1 развивалось до 11–13 листьев.

Листья у *B. umbellatus* сидячие, влагалищные, темно-зеленые, линейно-мечевидные, при основании трехгранные, желобчатые, уплощенные в верхней части. В популяциях этого растения на территории Респ. Калмыкия, растущих в обсыхающих придорожных кюветах, листья достигают длины 67,1±9,5 см, ширины 0,4±0,0 см. На больших глубинах (до 1,8–2,0 м), длина листьев может достигать 1,2–1,5 м, ширины 0,3–0,8 см (Glück, 1924 – цит. по: Смиренский, 1952; Casper, Krausch, 1980; Дубына и др., 1993). У погруженных форм листья длинные и гибкие (Jacobs et al., 2011), трехгранные – в нижней части и плоско-лентовидные – в верхней (Гроудова, 1993).

Цветоносы у *B. umbellatus* безлистные, цилиндрические, длиной 66,4±10,6 см, диаметром – 0,4±0,1 см. Однако они могут достигать 1,5 м (Смиренский, 1952; Дубына и др., 1993). Соцветие – с прицветниками, тирсовидное с тремя боковыми дихазиями, которые на более поздних стадиях развития переходят в монохазии (Wilder, 1974; Martínez-Gómez et al., 2022). Согласно G.J. Wilder (1974), ранее одни исследователи относили соцветия сусака к зонтиковидным, в то время как другие, считали это утверждение не верным из-за их цимозной природы. В одном соцветии нами отмечено 28,5±6,8 цветков, располагающихся на цветоножках, длиной 4,8±0,4 см. Согласно ряду исследователей (Смиренский, 1952; Отчет…, 1995; Лелекова, 2006), число цветков в соцветии может достигать 50–59.

Согласно Е.В. Лелековой (2006), число цветоносов, реализующихся на корневище в течение одного вегетационного сезона на территории Кировской обл., достигает 2–3(4); при этом еще 3–6 генеративных почек – не развиваются и отмирают. По данным А.Г. Лапирова (по: Лелекова, 2006), на приросте побега текущего вегетационного сезона может развиваться от 7 до 13 соцветий.

Отметим, что популяции с разным уровнем плоидности используют разные репродуктивные стратегии (Lui et al., 2005). Так диплоидные растения производят большое число жизнеспособных семян, в то время как триплоидные – почти их не производят и размножаются, преимущественно, вегетативным путем (Krahulcova, Jarolímova, 1993; Lui et al., 2005).

В некоторых случаях в соцветиях *B. umbellatus* формируются луковички (Marie-Victorin, 1938; Lohammar, 1954; Countryman, 1970 и др.). Подробнее о морфологии этих структур см. в подглаве 3.2 при рассмотрении явления псевдовивипарии.

По жизненной форме мы определяем *B. umbellatus* как травянистый малолетник вегетативного происхождения, поликарпик с моноподиально нарастающими плагиотропными розеточными побегами и боковыми монокарпическими ортотропными генеративными побегами (стрелками), неявнополицентрический, вегетативно-подвижный, с бахромчатой корневой системой, частичной ранней неспециализированной морфологической дезинтеграцией. Последнее хорошо согласуется с данными Е.В. Лелековой (2006), А.Г. Лапирова (2012а, б) и Н.П. Савиных с соавт. (2015).

3.1.2.3 Биоморфология *Caldesia grandis* Sam.

По немногочисленным сведениям, высота растений *Caldesia grandis* колеблется от 30–60 до 80–120 см (Liu et al., 2002; Gituru et al., 2002; Wang et al., 2010).

По нашим данным, корневая система монокарпического побега *C. grandis* – кистевидная, сформирована 118–150 придаточными корнями (длиной более 30 см), отходящими от базальной части розеточного участка побега.

Монокарпический побег представлен розеточным участком (длиной 2,2–3,0 см и диаметром 2,2 см) со спирально расположенными 6–9-ю черешковыми ассимилирующими листьями с влагалищами. Листья длиной 51,2±4,7 см, представлены черешком, длиной 38,8±10,7 см (с влагалищной частью при основании (длиной 8,5±1,5 см)), переходящим в кожистую листовую пластинку (длиной 8,6±0,7 см и шириной 12,2±0,6 см), сплюснутую по длине, с полуусеченной выемчатой верхушкой и слегка сердцевидным основанием. Заметим, что длина черешка, измеренная нами, также, как и приведенная для данного растения во «Флоре Китая» (Wang et al., 2010), входит в полученный нами диапазон, в отличие от размеров листовой пластики, представленной в литературных источниках (Liu et al., 2002; Wang et al., 2010), которые оказались несколько занижены. В пазухах листьев располагаются почки.

Розеточный участок монокарпического побега *C. grandis* переходит в цветонос с соцветием, длиной 111,2±1,6 см. При этом, длина первого метамера цветоноса (до нижней мутовки соцветия) достигает 61,6±1,5 см, а его диаметр – 0,6±0,1 см. Отметим, что величина цветоносной оси, по данным ряда авторов (Liu et al., 2002; Gituru et al., 2002), может достигать меньших размеров, от 30 до 60 см. В нашем случае, только само соцветие (от нижней мутовки до терминального цветка) достигало длины около 50 см. Соцветие *C. grandis* представляет собой тирс с боковыми частными соцветиями – цимоидами (по три в мутовке) (Liu et al., 2002). При этом в основании каждого цимоида расположена ланцетная остроконечная брактея (Liu et al., 2002; Gituru et al., 2002). Отметим, что на оси соцветия располагается от 5 до 7 мутовок. Причем снизу-вверх по оси соцветия число цимоидов в мутовке уменьшается от 3 до 2-х. Число цветов, сформированных на соцветии, варьирует от 36 до 186 (Gituru et al., 2002). По нашим данным, в завязи цветка

формируется до 13,8±3,7 семян, однако нормально развавается лишь около 60% из них (8,2±4,0 шт.).

В соцветиях *C. grandis* наблюдается явление пролификации, связанное с появлением на ветвях соцветия вместо цветков вегетативных почек – турионов (Glück, 1906; Sculthorpe, 1967; Liu et al., 2002; Gituru et al., 2002; Yue et al., 2012). Аналогичное явление наблюдалось и нами (подробнее см. подглаву 3.4). Заметим, что именно в результате их опадения и прорастания происходит вегетативное размножение, поскольку семена этого вида не прорастали ни в полевых, ни в лабораторных экспериментах (Gituru et al., 2002).

Формирование терминального соцветия у *C. grandis*, приводит к смене типа нарастания побеговой системы с моноподиального на акросимподиальное. Начало цветения главного (материнского) побега способствует развитию пазушной почки самого верхнего метамера (расположенного в пазухе ближнего к соцветию листа), в результате чего формируется побег замещения n+1 порядка (по типу *Alisma gramineum*, подробнее см. рисунок 3.4). Остальные почки, расположенные ниже по розеточному участку побега, как правило, в рост не трогаются, хотя в них может быть заложена как вегетативная, так и генеративная сфера побега. Отметим, что развертывание верхней пазушной почки наблюдается при достижении ей длины 4,0 см. Сначала раскрываются 2 чешуевидных листа длиной 7,0–7,4 см, затем развертываются 4–6 нормально развитых черешковых листьев и цветоносная ось. При этом, по мере разрастания метамеров розеточного участка n+1 порядка в диаметре, наблюдается сдвиг терминального соцветия материнского (побега предыдущего порядка ветвления) в сторону. В результате этого создается впечатление пазушного расположения цветоносной оси на побеге.

Отметим, что в конце сентября розеточный участок n+1 порядка достигал в длину 1,0–1,5 см и 1,5–1,8 см в диаметре, число придаточных корней на нём – 12–16 шт. Средняя длина листьев была несколько ниже таковых материнского участка побега (44,1±2,2 см), в то время как размеры листовой пластинки существенным образом не менялись (длиной 8,1±1,0 см и шириной 11,7±1,0 см). При этом терминальные цветоносы у растений только начинали развертываться.

Учитывая, что цветение *C. grandis* наблюдается с начала июля и длится до конца сентября (пик цветения в августе) (Gituru et al., 2002), мы полагаем, что за один вегетативный сезон растения способны образовать полноценный 2-х-членный симподий, формирование которого завершается к концу августа. Так наличие 2-х-членного симподия на растениях мы наблюдали 23 VIII 2024 г. на заболоченном участке близ ручья, впадающего в озеро, расположенное на территории горного национального лесного парка Мангшань (округ Чжанцзяцзе, провинция Хунань, Китай). По-видимому, 3-членный симподий может образовываться в сентябре, но вряд ли его генеративная сфера сумеет развиться к этому времени.

Розеточные побеги этого растения, по-видимому, живут до двух-трех лет, то есть наличие у данного растения многолетней побеговой системы нами не отмечено, поэтому мы считаем *C. grandis* малолетником.

Заметим, мы, также, как и другие исследователи, не наблюдали у этого вида наличия разных экологических форм. В то время как, например, для *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl. таковые (наземная и водная экологические формы) в литературе ранее были описаны (Vukojicic, Jankovic, 1999; Kashta, Rakaj, 2003).

На основании всего вышесказанного жизненную форму *C. grandis* определяем, как травянистый малолетник вегетативного происхождения, поликарпик с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования, вегетативно-неподвижный, моноцентрический, с кистевидной корневой системой и кистевидным соцветием, с частичной поздней неспециализированной морфологической дезинтеграцией.

3.1.2.4 Биоморфология *Hippuris vulgaris* L.

Побеговая система *Hippuris vulgaris* образована гипогеогенными плагиотропными корневищами (Arber, 1920; McCully, Dale, 1961; Jeune, Cusset, 1971; Rutishauser, 1999; Жмылев и др., 2017), которые могут располагаться на глубине до 10,0 см (Barrat-Segretain et al., 1999). Учитывая, что геофильная часть побеговой системы не долговечна, мы, как и Ю.А. Бобров (2017), рассматриваем ее в качестве столона. Это подтверждается мнением H. Schenck (1889 – цит. по: Arber, 1920), который указывал на то, что растение активно растет с апикального конца, отмирая с базального, и, поэтому, может рассматриваться как находящееся в состоянии вечной молодости, то есть, по сути, как малолетник вегетативного происхождения. По нашим данным и сведениям других ученых (Irmisch, 1854; Arber, 1920; McCully, Dale, 1961; Jeune, Cusset, 1971; Rutishauser, 1999), побеговая система *H. vulgaris* нарастает симподиально. В условиях Иркутской обл. к концу июля симподиальная система столонов формирует до n+7–9 порядков ветвления (рисунок 3.6А, Б). Между надземными ассимилирующими побегами развиваются по одному плагиотропному длинному междоузлию (длиной 5,9±2,3 см и диаметром 0,4±0,1 см). Средние значения длины плагиотропного метамера у растений достигают 7,7±2,2 см (максимально до 10,0–11,5 см (McCully, Dale, 1961)).

В каждом из узлов столона располагаются придаточные узловые корни, их число достигает 10,9±3,3 шт, длиной 9,6±2,7 см. Здесь же, в пазухах 2 или обычно 3 чешуевидных листьев (длиной до 0,35 см), находятся две почки (в пазухе каждого чешуевидного листа по одной – см. рисунок 3.7): первая – силлептически развивается в анизотропный побег следующего порядка, вторая (меньших размеров, длиной до 0,21 см и диаметром 0,07 см, емкостью до 10–15 листовых зачатков) – может оставаться спящей, либо продолжить свое развитие с небольшой задержкой

(по сравнению с предыдущей почкой), то есть, по своей сути, развиваться пролептически или, вообще, тронуться в рост в следующем году. При исследовании гербарных образцов Гербария IBIW, мы не наблюдали развитие самой мелкой почки в побег.

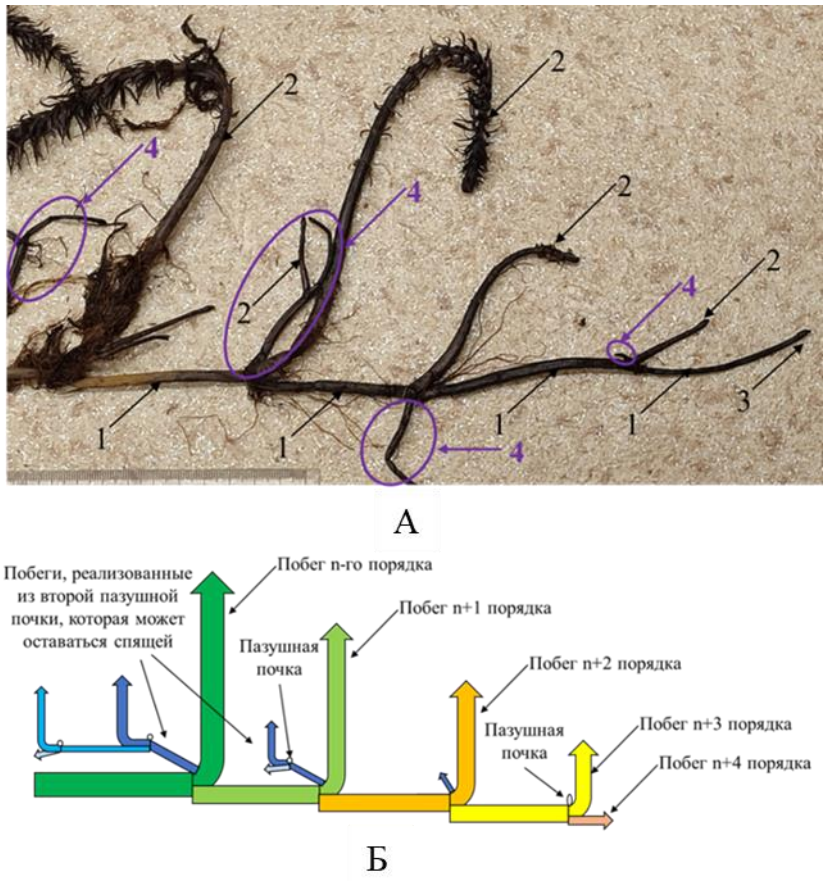


Рисунок 3.6 – Побеговая система *Hippuris vulgaris* (А) и схема побегообразования (Б)

Примечание. 1 – геофильные участки побегов разных порядков ветвления, 2 – надземный ассимилирующий побег в разных фазах своего развития, 3 – конус нарастания, 4 – побеги, реализованные из второй пазушной почки, которая может оставаться спящей.

У исследованных нами растений из Иркутской обл. надземные ассимилирующие побеги прямые, цилиндрические, полые, достигают длины 26,7±6,7 см. Длина надземных ассимилирующих побегов полупогруженной экологической формы на территории Европейской части России – 36,4±10,4 см, погруженной – 62,9±37,5 см. Отметим, что по литературным данным максимальная длина надземных ассимилирующих побегов у погруженной формы может достигать 1,7–1,9 м (Дубына и др., 1993; Краснова, Кузьмичев, 2013; наши данные). Надземные ассимилирующие побеги образованы большим числом метамеров (рисунок 3.6А), длина которых изменяется по одновершинной кривой. Самые нижние из них (до 7–12 см) – как правило, превышают длину 1,0 см. Первые из них, 2–3 нижние метамера, достигают длины 2,1±5,6 см и диаметра 0,55±0,09 см; в средней части побегов их диаметр – 0,41±0,06 см. Отметим, что в узлах

первых 1–3-х метамеров обычно закладываются придаточные корни, длиной 8,3±3,0 см, число которых колеблется от 8,3±3,0 до 4,7±3,1 шт.

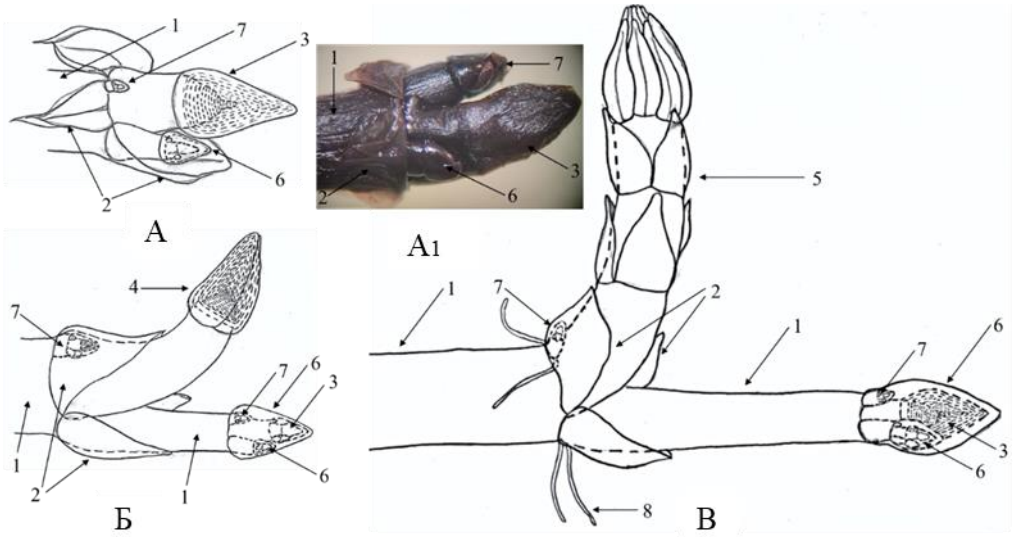


Рисунок 3.7 – Структура верхушечной почки *Hippuris vulgaris*, располагающейся на терминальном конце столона (А и $А_1$), начало ее развертывания (Б) с последующим формированием надземного ассимилирующего побега и продолжением симподиального нарастания (В)

Примечание. 1 – столон, 2 – чешуевидные листья, 3 – почка, на базе которой формируется надземный ассимилирующий побег, 4 – начавший свое развитие вегетативный/вегетативно-генеративный монокарпический моноциклический ассимилирующий побег, проявляющий на данной стадии развития отрицательный геотропизм, 5 – развивающийся надземный вегетативный/вегетативно-генеративный монокарпический моноциклический ассимилирующий побег, 6 – почка, на базе которой развивается новый побег замещения со столоном, 7 – дополнительная почка, на базе которой развивается новый побег замещения со столоном, которая может оставаться спящей, либо обеспечивать ветвление побеговой системы растения, 8 – придаточные узловые корни.

Снизу-вверх по надземному побегу число листьев в мутовках постепенно увеличивается с 3 до 13 шт, что подтверждается и наблюдениями других исследователей (Gałczyńska et al., 2019). Однако, существуют сведения о том, что число листьев в мутовке может достигать 16 (McCully, Dale, 1961; Дубына и др., 1993). Каждый лист мутовки *H. vulgaris* имеет свой собственный след от стелы, либо два соседних листа мутовки имеет общий разветвленный след (Rutishauser, 1999). Листья в нижних мутовках (по 3–4) короткие и широкие, с закругленными кончиками, длиной 0,5–1,5 мм и шириной до 1,0–2,0 мм (McCully, Dale, 1961). Последнее характерно и для исследованных нами экземпляров растений. Выше расположенные листья у наземной формы темно-зеленого цвета, мечевидные или линейно-ланцетные, удлиненные, простые,

цельнокрайние, тупые или островатые, длиной 1,3±0,3 см, шириной 0,13±0,02 см. Близкие размерные характеристики приводят и другие ученые (Дубына и др., 1993; Gałczyńska et al., 2019). У погруженной экологической формы листья более длинные, поникающие, без устьиц (Arber, 1920), длиной до 4,2±1,5 см (максимально до 7,0–10,0 см) и шириной 0,16±0,03 см (максимально до 0,2–0,3 см) (Дубына и др., 1993; Negruț et al., 2018; Gałczyńska et al., 2019). У погруженной формы надземные побеги остаются ассимилирующими в течение всего зимнего периода (Arber, 1920).

В пазухах листьев надземной части монокарпического побега могут закладываться боковые вегетативные почки. Боковые вегетативные почки у исследованных нами растений формировались по одной в узлах 8, 10, 12, 16, 17 и 25-го метамеров надземного побега. Однако, в настоящее время сложно говорить о каких-либо четких закономерностях, характеризующих их расположение. На образцах из Иркутской обл. нам не удалось обнаружить ни одной такой почки, начавшей свое развитие. Все они оставались спящими. Однако, развитие нескольких пазушных почек нам удалось обнаружить у одного из образцов погруженной формы с отломанной верхушкой из Ленинградской обл. Отметим, что о наличии вегетативных пазушных почек на надземных побегах *H. vulgaris* писали ранее B. Jeune и G. Cusset (1971). Наше исследование морфологии пазушных почек, формирующихся в надземной части монокарпического побега, показало, что характер их развития соответствует описанному выше. Как указывают K. Goebel (1908) и B. Jeune и G. Cusset (1971), стимуляция развития таких почек наблюдается при декапитации терминальной меристемы надземной части ассимилирующего побега (рисунок 3.8). После начала развития, побег из такой почки нарастает в течение недели по 1,0–1,5 см (Jeune, Cusset, 1971). В экспериментальных условиях B. Jeune и G. Cusset (1971) удалось дорастить побег такого типа до n+6 порядка ветвления. Таким образом, данная особенность, помимо высокого потенциала регенерации (Barrat-Segretain et al., 1999), способствует увеличению потенциала вегетативного размножения, особенно в случае полегания надземного ассимилирующего побега на грунт.

Цветы *H. vulgaris* занимают пазушное положение в мутовках, по одному в пазухе листа. Генеративные зачатки возникают на самом листовом примордии и их васкуляризация, по-видимому, является простым производным от средней жилки пазушного листа (Jeune, Cusset, 1971). Так по данным R. Rutishauser (1999), при подготовке к цветению все листовые примордии начинают делиться на абаксиальную долю (опускающийся прицветник) и адаксиальную долю (генеративную меристему). Цветки сидячие (длиной 1–2 мм), зеленоватые, ветролюбивые и обоеполые (Дубына и др., 1993; Gałczyńska et al., 2019).

Корневая система, максимальной длиной до 31 см, представлена узловыми придаточными корнями и рассматривается нами как бахромчатая. В процессе развития каждый из придаточных

корней активно ветвится (до n+1 порядка) при основании. Корни имеют внутреннее происхождение и возникают в месте контакта перицикла и эндодермы (Jeune, Cusset, 1971).

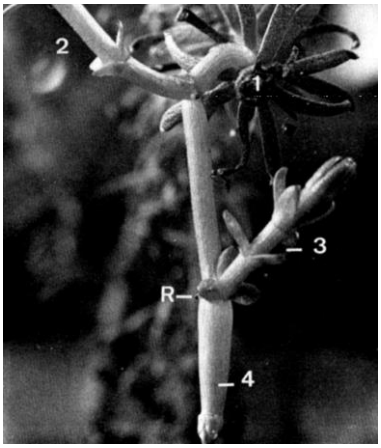


Рисунок 3.8 – Вид сверху на боковой побег *Hippuris vulgaris*, развившейся из пазушной почки, располагающейся в пазухе одного из листьев надземной части монокарпического ассимилирующего побега после декапитации его верхушки (по: Jeune, Cusset, 1971)

Примечание. R – придаточные корни, 1 – место декапитации верхушки надземного ассимилирующего побега, 2, 3 и 4 – порядки ветвления (n+1, n+2 и n+3, соответственно).

На основании сказанного выше определяем жизненную форму *H. vulgaris* как травянистый поликарпик, малолетник вегетативного происхождения, с симподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования, вегетативно подвижный, явнополицентрический, с бахромчатой корневой системой, полной ранней специализированной морфологической дезинтеграцией и интеркалярными соцветиями.

3.1.2.5 Биоморфология *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link

По нашим данным (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а), симподиально нарастающая побеговая сфера *Scolochloa festucacea* образована системой удлинённых безрозеточных моноподиально и анизотропно нарастающих моноциклических монокарпических вегетативно-генеративных побегов и вегетативных побегов с неполным циклом развития, реализованных из пазушных почек побегов предыдущих порядков ветвления.

Корневая система – бахромчатая. Образована стеблеродными придаточными корнями (длиной до 25,5 см), ветвящимися до n+1 – n+2 порядков и отходящими от узлов геофильных участков побегов (по 6–14 шт.) (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а).

Геофильная часть побеговой системы *S. festucacea* представлена анизотропными корневищами (длиной до 13,0±9,0 (иногда до 40,0) см и диаметром 0,5±0,2 см), состоящие из 4–6 (иногда 7–13) метамеров, с чешуевидными листьями (катафиллами) и пазушными почками (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а). Место перехода подземной части побега в надземную (на

дуге побега) не выражено. Отметим, что у *S. festucacea* надземная часть монокарпического побега отмирает в год формирования, а подземная – способна функционировать еще в течение одного–двух лет, после чего корневище отмирает.

Ближе к основанию корневища, в узлах чешуевидных листьев располагаются мелкие почки (длиной 0,5 мм, емкостью 8–9 листовых зачатков), которые обычно остаются спящими (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а). В месте перехода геофильной части побега в надземную (на дуге побега), пазушные почки имеют бóльшие размеры (длина до 0,4–0,5 см, емкость – 10–12 листовых зачатков). Именно на дуге побега наблюдается развитие силлептических боковых побегов замещения (рисунок 3.9). Отметим, что почки, находящиеся в основании дуги побега развиваются экстравагинально и плагиотропно, в то время как другие почки, располагающиеся близко к уровню почвы – интравагинально и апо- (ортотропно) либо косоапогеотропно (рисунок 3.9А–В). Таким образом полученные нами данные (Беляков и др., 2025а) свидетельствуют о том, что для данного растения, как и для других видов злаков (в том числе гелофитов *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Лелекова, 2006)), свойственно смешанное сочетание внутри- и вневлагалищного типов возобновления.

В осенний период вместе с отмиранием надземной части побегов процесс формирования корневищ останавливается (Smith, 1973). При этом на реализованных корневищах остаются спящие пазушные почки, часть из которых будет реализована в начале следующего вегетационного сезона (каталептическое ветвление). Это свидетельствует о сочетании у *S. festucacea* (как и у *Phragmites australis* (Лелекова, 2006)) силлептического и каталептического типов ветвления (Беляков и др., 2025а).

Высота надземной части вегетативно-генеративных монокарпических побегов достигает 128,8 ± 32,6 (до 197,8) см, стебли достигают диаметра 0,5 ± 0,1 см, что укладывается в значения, указанные ранее А.А. Смиренским (1952). Стебли (соломины) округлые, полые, образованы 9–14-ю метамерами (включая префлоральное междоузлие). В узлах вегетативно-генеративных побегов и побегов с неполным циклом развития, погруженных в воду, развиваются от 3 до 9 боковых корней (длиной 7,5±2,8 (иногда до 13,5) см), ветвящихся до n+1 порядка. Аналогичное явление ранее было показано для *Phragmites australis* и *Zizania aquatica* L. (Dore, 1969; Ferren, Good, 1977). Как мы предположили ранее (Беляков и др., 2025а), наличие придаточных корней в погруженной части надземного побега способствует усилению его питающей функции.

От узлов вегетативно-генеративных побегов и вегетативных побегов с неполным циклом развития, располагающихся в нижней (как правило, в погруженной) части стебля, формируются стеблеобъемлющие чешуевидные листья (длиной 9,6±6,6 см). Выше располагаются ассимилирующие листья переходного типа, обладающие развитым расщепленным влагалищем и короткой листовой пластинкой (длиной до 1,7 см). Они сменяются нормально развитыми

листьями – с влагалищем (длиной 11,2±5,1 (до 22,3) см), переходящим в линейную цельнокрайнюю, часто гладкую листовую пластинку (длиной 20,6±8,4 (до 34,6) см) светло-зеленого цвета с перепончатым язычком в основании (Беляков и др., 2025а). В пазухах листьев всех формаций развиваются почки, часть из которых (обычно располагающиеся в средней части надземного побега) трогается в рост интравагинально и апогеотропно, образуя побеги обогащения. При этом, в узлах, погруженных в воду, мы впервые наблюдали пазушные почки, при основании которых начинали развиваться 1–2 придаточных корня (рисунок 3.10). Как нами было ранее отмечено (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а), начало развертывания пазушных почек происходит при закладке 11–13 листовых зачатков. Отметим, что все реализованные побеги обогащения на вегетативно-генеративном монокарпическом побеге *S. festucacea* не зацветают. При этом они способны ветвиться до n+2 порядка.

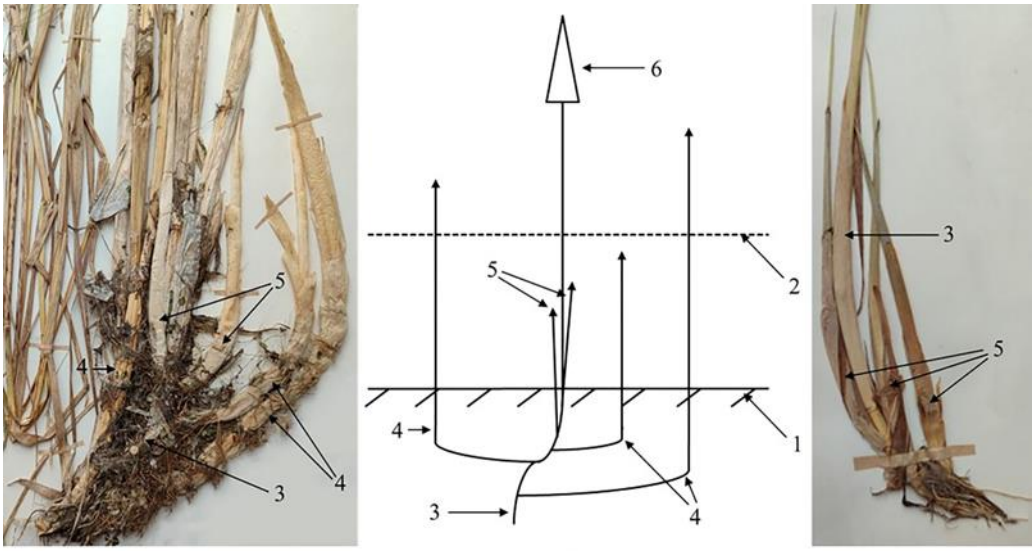


Рисунок 3.9 – Особенности ветвления вегетативно-генеративного монокарпического побега *Scolochloa festucacea* (цит. по: Беляков и др., 2025а): побеговая система вегетативно-генеративного монокарпического побега n-го порядка ветвления (А) и схема её ветвления (Б); участок побега n-го порядка с комплексом побегов n+1-го порядка, развивающихся интравагинально и апогеотропно (В)

Примечание. 1 – уровень грунта; 2 – уровень воды; 3 – побеговая система вегетативно-генеративного монокарпического побега n-го порядка ветвления; 4 – побеги n+1-го порядка, развивающиеся экстравагинально и анизотропно; 5 –побеги n+1-го порядка, развивающиеся интравагинально и апогеотропно; 6 – соцветие – метелка.

Соцветие *S. festucacea* – многоколосковая метелка (Смиренский, 1952; Цвелёв, Пробатова, 2019) длиной 22,2±5,8 см (иногда до 32,5 см), раскидистая снизу и сжатая сверху (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а). Указанные нами размеры соцветия соответствуют

приведенным ранее А.А. Смиренским (1952). При основании соцветия располагается префлоральное междоузлие длиной 23,8±7,3 см (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а). При этом, в пазухе листа метамера, предшествующему префлоральному междоузлию, пазушная почка отсутствует (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а). От узлов метелки отходят шероховатые трехгранные боковые веточки n+1 порядка ветвления (ветвящиеся до n+3 порядка), которые собраны в пучки (ярусы соцветия) – по 3–4 (длиной 10,2±2,9 см) в нижней части соцветия, 2–3 (длиной 7,7±1,9 см) – в средней и 1–2 (длиной 1,9±0,9 см) – в верхней; число ярусов в соцветии достигает 9,2±1,8 (Беляков и др., 2025а).

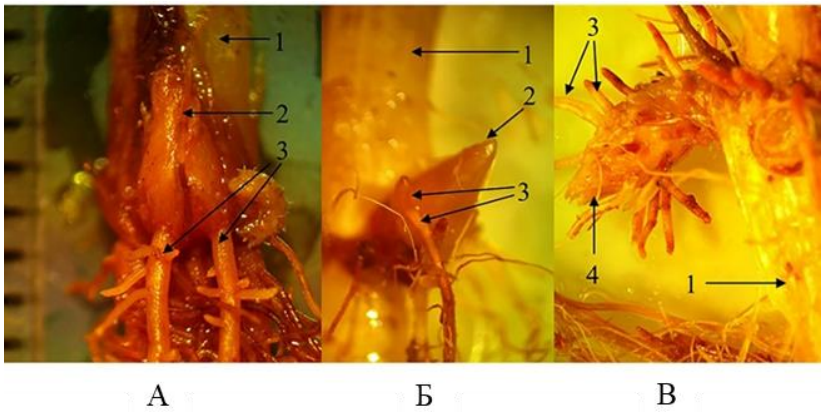


Рисунок 3.10 – Пазушная почка, расположенная в одном из узлов погруженной в воду надземной части вегетативно-генеративного побега *Scolochloa festucacea* (а, б) и развивающийся из почки побег n+1 порядка (в) (цит. по: Беляков и др., 2025а)

Примечание. 1 – вышележащий метамер монокарпического вегетативно-генеративного побега; 2 – пазушная почка; 3 – придаточные корни, располагающиеся в основании почки; 4 – развивающийся побег n+1 порядка.

Таким образом мы (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а) определяем жизненную форму *S. festucacea* как травянистый поликарпик, малолетник вегетативного происхождения, с симподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования, вегетативно подвижный, явнополицентрический, с бахромчатой корневой системой и полной ранней специализированной морфологической дезинтеграцией и метельчатым соцветием. Несколько иной точки зрения на жизненную форму этого растения придерживаются другие ученые (Смиренский, 1952; Жмылев и др., 2017; Бобров, Филиппов, 2024), определяющие его как травянистый многолетник. При этом, П.Ю. Жмылев с соавт. (2017) считают *S. festucacea* корневищным растением, в то время как Ю.А. Бобров с Д.А. Филипповым (2024, с. 109) – подземностолонным, подчёркивая, что данное растение обладает условно многолетней побеговой системой, как правило с частями не старше трёх лет. В этом случае, не совсем понятно, как наличие столонов может свидетельствовать о

многолетности, учитывая, что столоны – это недолговечные образования. Все сказанное выше в полной мере соответствует малолетнику вегетативного происхождения.

3.1.2.6 Биоморфология представителей рода *Sparganium* L.

Геофильные участки монокрпических побегов у представителей рода *Sparganium* развиваются экстравагинально из пазушных почек (при достижении ими емкости 12–13 листовых зачатков), располагающихся в основании вегетативных розеточных или вегетативно-генеративных среднерозеточных монокарпических побегов (Беляков, 2016). Корневища сначала нарастают моноподиально и плагиотропно (в грунте) и лишь при развитии розеточного участка на их конце, направление их роста становится анизотропным. Они образованы 5–8 длинными метамерами, длина которых изменяется по одновершинной кривой (Беляков, 2016). По диаметру корневищ, представители секции *Erecta* (подрод *Sparganium*), значимо не отличаются только от *S. glomeratum* (секц. *Natantia*, подрод *Xanthosparganium*) (см. приложение Б, таблицу Б.1). Такая особенность связана с тем, что у представителей подрода *Sparganium*, диаметр гипогеогенных корневищ значительно (~2,5–3,0(3,2) раза) больше (см. таблицу 3.3). По длине гипогеогенных корневищ у представителей секций *Erecta* и *Natantia* (подрод *Xanthosparganium*) отмечены значимые различия только для нескольких исследованных нами пар видов (между *S. angustifolium* и *S. erectum*, *S. angustifolium* и *S. microcarpum*, а также между *S. angustifolium* и *S. neglectum* ($p= 0,04884$, $p= 0,001749$, $p= 0,000614$, соответственно); между *S. glomeratum* и *S. erectum*, *S. glomeratum* и *S. microcarpum*, а также между *S. glomeratum* и *S. neglectum* ($p\leq0,05$, $p\leq0,05$, $p= 0,003801$, соответственно); между *S. gramineum* и *S. erectum* ($p= 0,001153$)). В то же время, поэтому же параметру для всех видов отмечены значимые различия между представителями секций *Erecta* и *Minima* (подрод *Xanthosparganium*), так как представители последней обладают малыми размерами, по сравнению с представителями двух других секций (см. таблицу 3.3). По длине и диаметру гипогеогенных корневищ, представители секций *Natantia* и *Minima* также проявляют значимые различия (см. таблицу 3.3). Так внутри секции *Natantia* по длине корневищ значимые различия зафиксированы между *S. angustifolium* и всеми другими представителями секции, а также между *S. glomeratum* и *S. fallx*, по диаметру корневищ – между *S. fallax* и всеми остальными исследованными видами секции (см. приложение Б, таблицу Б.1). Внутри секций *Minima* и *Erecta* (по отдельности) как по длине, так и по диаметру корневищ, значимые различия между видами нами не выявлены.

В момент своего развития корневища ломкие, белого цвета, позднее приобретают бурую окраску. В узлах корневищ располагаются по одному незамкнутому влагалищному чешуевидному листу (катафиллу), которые при появлении белые, хрящеватые, разрушающиеся на второй год. В пазухе каждого чешуевидного листа (в небольшом углублении) находится, как

правило, одна латеральная почка. Исключением является *S. erectum* (подрод *Sparganium*) у которого наряду с одиночными пазушными почками нами были обнаружены коллатеральные почки (см. рисунок 3.11А, Б). Последние представлены 2–3 пазушными почками, способными развиваться в комплексы побегов последующих порядков ветвления (рисунок 3.11В). В случае, если подобный комплекс образован тремя почками, то наибольших размеров из них достигает только срединная (по сравнению с боковыми) (см. рисунок 3.11А, Б), емкость которой обычно превышает таковую у боковых (или добавочных) на 2–4 листовых зачатка (Беляков, 2016).

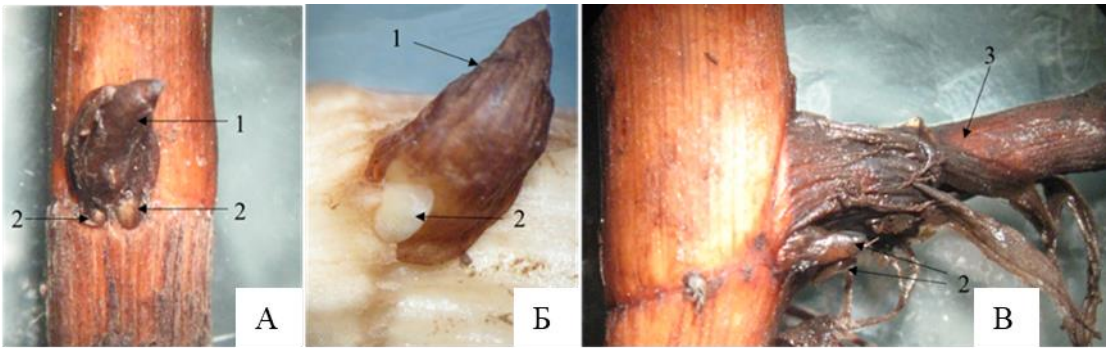


Рисунок 3.11 – Коллатеральные пазушные комплексы *S. erectum* с тремя (А, В) и двумя (Б) почками, расположенными в пазухах чешуевидных листьев (удалены) плагиотропных участков гипогеогенных корневищ

Примечание. 1 – срединная (наиболее крупная) по положению пазушная почка; 2 – добавочная (боковая) почка (по: Серебряков, 1952) по отношению к средней; 3 – развивающийся из средней (наиболее крупной) почки побег n+1 порядка ветвления.

Таблица 3.3 – Длина и диаметр геофильных участков корневищ представителей рода *Sparganium*

Вид	Длина корневищ, см	Диаметр, см
1	2	3
Подрод *Sparganium*, секция *Erecta*		
S. erectum	31,3±9,3 (12,4–59,2)	0,60±0,16 (0,16–1,10)
S. microcarpum	29,5±8,7 (6,6–67,8)	0,56±0,14 (0,23–0,85)
S. neglectum	28,0±7,8 (11,1–51,7)	0,73±0,23 (0,40–1,35)
*S. stoloniferum**	33,4±7,9 (21,8–40,0)	0,85±0,06 (0,80–0,90)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Natantia*		
S. angustifolium	38,6±8,5 (18,4–51,42)	0,24±0,05 (0,12–0,34)
S. emersum	27,6±12,0 (6,7–68,4)	0,33±0,12 (0,18–0,38)
S. fallax	29,7±7,0 (10,5–38,6)	0,64±0,13 (0,25–0,80)
S. glomeratum	21,4±7,7 (9,6–43,7)	0,23±0,05 (0,14–0,35)
S. gramineum	25,1±8,1 (12,2–45,3)	0,24±0,08 (0,1–0,37)
S. rothertii	27,5±9,3 (12,2–43,0)	0,23±0,05 (0,11–0,30)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Minima*		
S. natans	13,4±6,6 (2,8–42,2)	0,11±0,07 (0,05–0,85)
S. hyperboreum	11,9±6,7 (4,9–25,5)	0,10±0,02 (0,06–0,15)

Примечание. «*» – так как данные немногочисленны, указанный вид не включали в статистический анализ; здесь и далее в таблицах в скобках даны минимальные и максимальные значения показателей.

У представителей подрода *Sparganium* (у *S. erectum, S. microcarpum* и *S. neglectum*) в середине-конце августа начинают формироваться специализированные корневища (рисунок 3.12), оканчивающиеся терминальными клубневидными структурами (Лапиров, Беляков, 2011; Беляков, 2016). Подобное явление характерно для большинства представителей данного подрода. На базе этих структур происходит возобновление роста побеговой системы растений в весенний период. У *S. erectum* и *S. microcarpum* длина (в 2,1 и 2,4 раза, соответственно) и диаметр (в 1,4 и 1,2 раза, соответственно) таких корневищ, в среднем, меньше, по сравнению с нормально развивающимися корневищами, формирующими на своем апикальном конце розеточный побег (таблица 3.4). Статистический анализ показал значимые различия между длиной и диаметром корневищ с терминальными клубневидными структурами и без них у *S. erectum* и *S. microcarpum* (в обоих случаях $p \leq 0,05$).

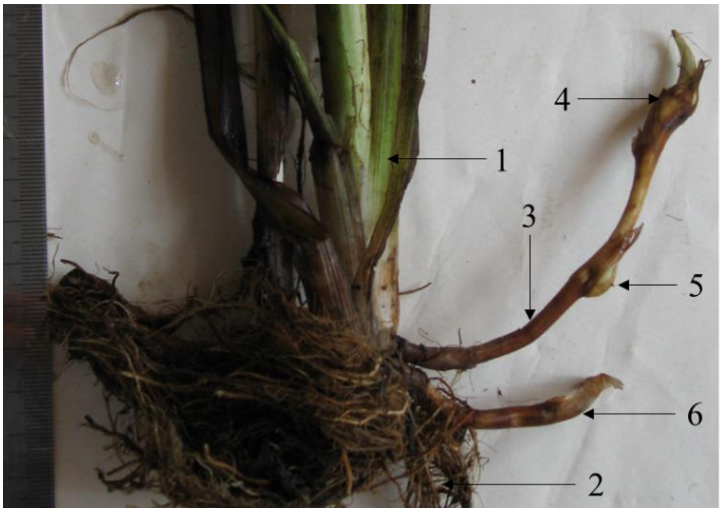


Рисунок 3.12 – Специализированные укороченные гипогеогенные корневища, развивающиеся у *Sparganium microcarpum* к осени с терминальными и пазушными клубневидными структурами

Примечание. 1 – листья розеточного участка побега, 2 – придаточные корни, располагающиеся в основании розеточного участка, 3 – гипогеогенное корневище; 4 – терминальная клубневидная структура, 5 – пазушная клубневидная структура, 6 – оборванное гипогеогенное корневище.

Таблица 3.4 – Длина и диаметр специализированных гипогеогенных корневищ представителей рода *Sparganium*, несущих терминальные клубневидные структуры на своем апикальном конце

Вид	Длина корневищ, см	Диаметр, см
1	2	3
S. erectum	14,5±11,4 (3,6–45,4)	0,42±0,11 (0,25–0,65)
S. microcarpum	12,0±9,3 (1,5–36,4)	0,46±0,12 (0,25–0,60)

Клубневидные структуры могут развиваться и из пазушных почек, находящихся в средней части плагиотропных корневищ (то есть, пролептически). Однако, если у представителей подрода *Sparganium* они имеют значительные размеры и способны формировать в течение следующего вегетационного сезона вегетативные розеточные побеги, то у представителей подрода *Xanthosparganium* – они мелкие, а развивающиеся на их основе розеточные побеги обычно отмирают после начала своего развития (Беляков, 2016).

По своей морфологии клубневидные структуры представителей обоих подродов *Sparganium* однообразны (рисунок 3.13А). Они бурого цвета, образованные 2–3 увеличивающимися в диаметре метамерами (рисунок 3.13А–Д, размерные характеристки см. в таблице 3.5). Их терминальная почка скрыта тремя чешуевидными листьями. В пазухах чешуевидных листьев (длиной до 1,5–2,3 см) метамеров клубневидных структур располагаются почки, которые в рост не трогаются (рисунок 3.13А).

Таблица 3.5 – Морфометрические характеристики клубневидной структуры представителей подродов *Sparganium* и подрода *Xanthosparganium*.

Вид	Длина, в см	Диаметр, в см	Длина терминальной почки, в см	Емкость терминальной почки, лист. зач.
1	2	3	4	5
Подрод *Sparganium*				
*S. erectum**	4,6±2,0	0,8±0,2	3,1±0,8	12,7±0,7
*S. microcarpum**	2,5±0,47	0,8±0,0	2,0±0,4	11,6±0,5
S. neglectum	2,2±0,6	0,8±0,2	2,8±0,2	11,7±1,0
Подрод *Xanthosparganium*				
*S. emersum**	0,3±0,1	0,2±0,04	0,7±0,1	10,3±0,6
S. glomeratum	0,8±0,4	0,2±0,07	0,3±0,05	10,7±1,3
S. gramineum	1,1±0,3	0,2±0,03	0,3±0,05	9,5±1,5

Примечание. «*» – цит. по: Беляков, Лапиров, 2010; Лапиров, Беляков, 2011; Беляков, 2016.

Нами также отмечены случаи, когда клубневидные структуры формировались из обычно остающихся спящими пазушных почек в нижней части цветоноса. Такое явление было однократно отмечено нами для отдельных генеративных побегов *S. natans* и единично у *S. glomeratum*.

На плагиотропных участках корневища *Sparganium* встречаются под-, надузловые и, реже, межузловые придаточные корни. Особенно их число возрастает ближе к розеточному участку побега, формирующемуся на апикальном конце корневища.

Наши наблюдения показывают, что морфологическая и физиологическая связь между розеточными участками, благодаря коммуникационным плагиотропным корневищам, начинает разрушаться лишь на 2 год их существования (Беляков, 2016).

Розеточные участки, формируемые на конце корневищ, нарастают анизотропно и моноподиально до формирования терминальных цветоносов. Длительность нарастания розеточного участка побега зависит от начала периода его формирования. Так если розеточный участок начал формироваться на конце геофильного участка корневища во второй половине вегетационного сезона, то он не зацветает в нынешнем году. Закладка генеративной сферы в терминальной почке розеточного участка побега происходит только весной следующего года. Если розеточный побег начал развиваться в начале-середине нынешнего вегетационного сезона, то он может зацвести в текущем сезоне. Таким образом, в первом случае монокарпический побег развивается в течение двух вегетационных сезонов (побег дициклический), во втором – в течение одного сезона (побег моноциклический).

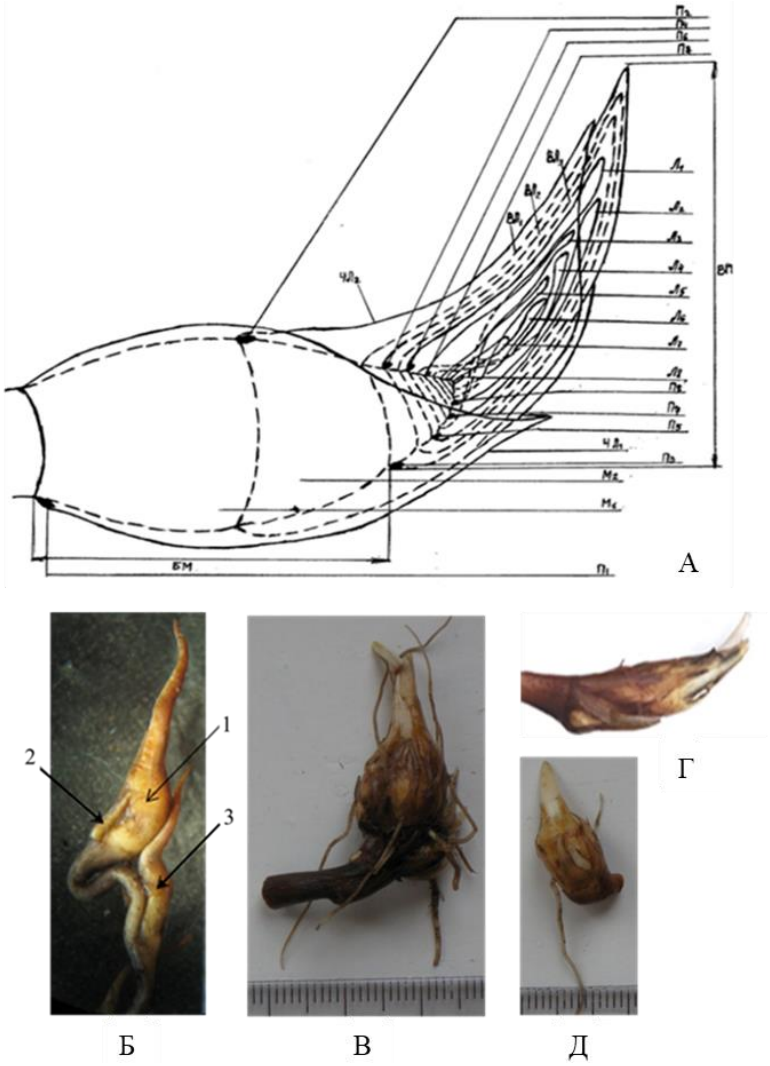


Рисунок 3.13 – Общий план строения клубневидных структур *Sparganium* (по: Беляков, Лапиров, 2010; Беляков, 2016): (А) и клубневидные структуры *S. emersum* и *S. microcarpum* (терминальные (Б, В) и пазушная (Г, Д))

Примечание. Рисунок А: БМ – базальные междоузлия; $М_1$ и $М_2$ – первое и второе междоузлия; $ЧЛ_{1–2}$ – чешуевидные листья; ВП – верхушечная почка; $ВЛ_{1–3}$ – влагалищные листья; $Л_{1–8}$

– зачатки ассимилирующих листьев срединной формации; $П_{1–8}$ – пазушные почки; рисунок Б: 1 – апикальная клубневидная структура на конце корневища n-го порядка, 2 – пазушная почка, 3 – пазушная клубневидная структура, развивающаяся на конце укороченного геофильного побега n+1 порядка ветвления.

Как нами было показано ранее (Лапиров, Беляков, 2010, 2011, 2012; Беляков, 2014, 2016; Беляков и др., 2017, 2019б, 2022; Belyakov, Lapirov, 2018; Беляков, Филиппов, 2018 и др.), побеговая система у представителей подрода *Xanthosparganium* в весенний период развивается на базе терминальной почки прошлогоднего розеточного участка (рисунок 3.14А), в то время как у представителей подрода *Sparganium* – на базе терминальной почки клубневидной структуры, сформированной осенью прошлого года (рисунок 3.14Б). Таким образом, для представителей обоих подродов свойственно наличие дициклических вегетативно-генеративных побегов. Однако, у представителей первого подрода на базе дициклического вегетативно-генеративного побега в результате силлептического ветвления (в течение одного вегетационного сезона) реализуются моноциклические вегетативно-генеративные побеги, n+1, а иногда n+2 и n+3 порядков ветвления. Последнее для представителей подрода *Sparganium* нами не отмечалось. При этом, отрицать появление у видов этого подрода моноциклических побегов мы не можем.

Разница между ди- и моноциклическим вегетативно-генеративными побегами заключается в ритмике их роста. Так если моноциклический вегетативно-генеративный побег формируется в течение одного сезона и состоит из плагиотропного корневища и розеточного участка (морфометричекие характеристики розеточных участков для разных видов *Sparganium* см. таблицу 3.6) с терминальным цветоносом (рисунок 3.15А), то дициклический побег развивается в течение двух сезонов и сформирован тремя побегами ритма (рисунок 3.15Б). В первый год формируется первый побег ритма, представленный плагиотропным участком гипогеогенного корневища, оканчивающимся растущим анизотропно розеточным участком (у представителей секции *Natantia* он достигает длины 1,4±0,7 см и диаметра 0,6±0,3 см, в то время как у представителей секции *Minima* – длины 0,8±0,4 см и диаметра 0,3±0,1 см. В течение зимнего периода рост побега притормаживается, но не останавливается. В этот период на апикальном конце розеточного побега формируются укороченные влагалищные листья (например, у *S. emersum* их число достигает 3–4, длиной 1,5–2,0(3,0) см и шириной – 0,11–0,15 см (Беляков, 2016)), в пазухах которых почки не развиваются. Появляющиеся во время зимнего периода листья не выходят за пределы влагалищ прошлогодних отмерших листьев, сохранившихся на побеге. В результате к весне формируется новый побег ритма, представляющий собой розеточный участок меньшего (по сравнению с предыдущим) диаметра (у представителей секции *Natantia* – длиной 0,7±0,3 см и диаметром 0,4±0,1 см, у представителей секции *Minima* – длиной

0,6±0,5 см и диаметром 0,2±0,0 см). С наступлением благоприятного периода возникает «рост усиления» (Troll, 1937–1939 – цит. по: Серебрякова, 1971а, с. 134) и формируется следующий побег ритма, представленный новым розеточным участком (который заканчивается терминальным цветоносом) с метамерами большего диаметра (по сравнению с участком, сформированным в зимний период). Отметим, что его размеры, в целом, соответствуют таковым у мононоциклического побега (см. таблицу 3.6).

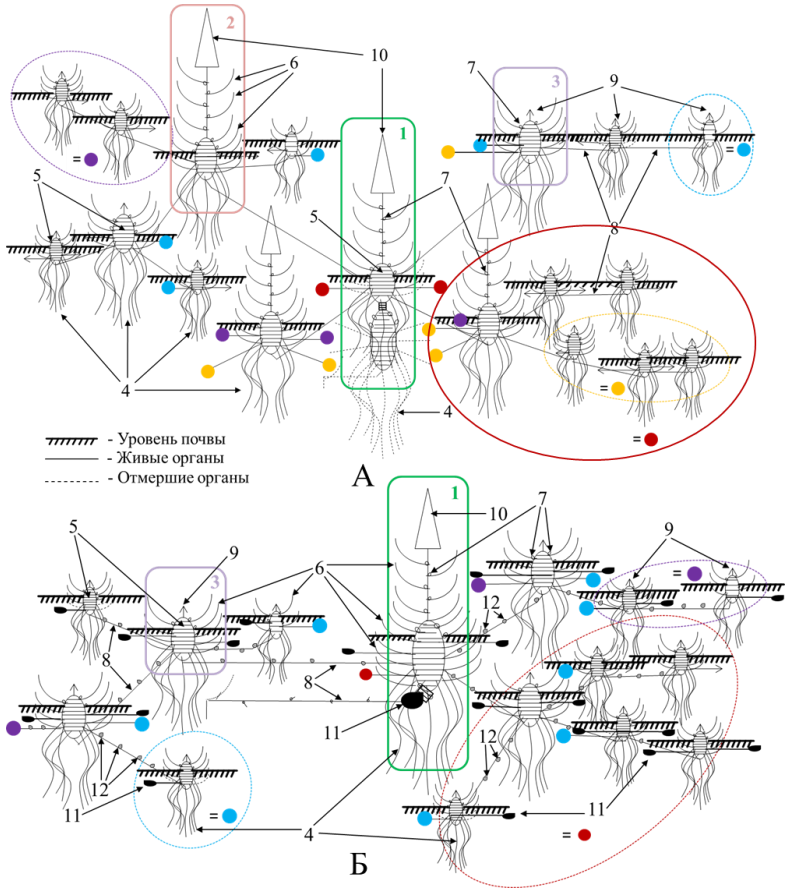


Рисунок 3.14 – Структурная организация побеговой сферы представителей подрода *Xanthosparganium*, развивающейся в течение вегетационного периода на основе дициклического монокарпического вегетативно-генеративного побега (А) и представителей подрода *Sparganium* (Б), развивающейся на основе терминальной клубневидной структуры

Примечание. 1 – дициклический вегетативно-генеративный монокарпический побег, 2 – моноциклический вегетативно-генеративный побег, 3 – моноциклический вегетативный побег, 4 – придаточные корни, 5 – розеточный участок корневища, 6 – листья, 7 – пазушные почки, 8 – гипогеогенные корневища с пазушными почками, 9 – терминальная почка моноциклических вегетативных розеточных побегов, 10 – соцветие, 11 – терминальные клубневидные структуры, 12 – пазушные клубневидные структуры; эллипсами выполненными пунктирными линиями разного цвета указаны группировки побегов, а кругами соответствующего цвета – места их локализации.

Таблица 3.6 – Длина и диаметр розеточных моноциклических монокарпических побегов представителей рода *Sparganium*

Вид	Длина, см	Диаметр, см
1	2	3
Подрод *Sparganium*, секция *Erecta*		
S. erectum	2,7±0,8 (1,5–4,6)	2,2±0,4 (1,20–3,10)
S. microcarpum	2,5±0,8 (1,2–4,6)	1,9±0,4 (0,90–3,00)
S. neglectum	3,0±1,0 (1,5–5,7)	2,4±0,7 (1,70–4,50)
*S. stoloniferum**	3,0±0,7 (2,2–4,5)	2,8±0,8 (2,00–4,50)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Natantia*		
S. angustifolium	1,0±0,2 (0,7–1,7)	0,5±0,1 (0,38–0,70)
S. emersum	1,2±0,4 (0,5–2,6)	0,8±0,2 (0,40–1,60)
S. fallax	2,3±0,6 (1,7–3,2)	1,2±0,8 (1,10–1,30)
S. glomeratum	1,1±0,5 (0,5–2,7)	0,6±0,3 (0,40–1,65)
S. gramineum	1,1±0,4 (0,5–2,2)	0,6±0,1 (0,35–0,80)
S. rothertii	1,0±0,3 (0,6–2,0)	0,7±0,2 (0,40–1,10)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Minima*		
S. natans	0,8±0,4 (0,22–2,20)	0,3±0,1 (0,20–0,70)
S. hyperboreum	1,2±0,5 (0,45–2,7)	0,3±0,1 (0,20–0,50)

Примечание. «*» – так как данные малочисленны, вид не включали в статистический анализ.

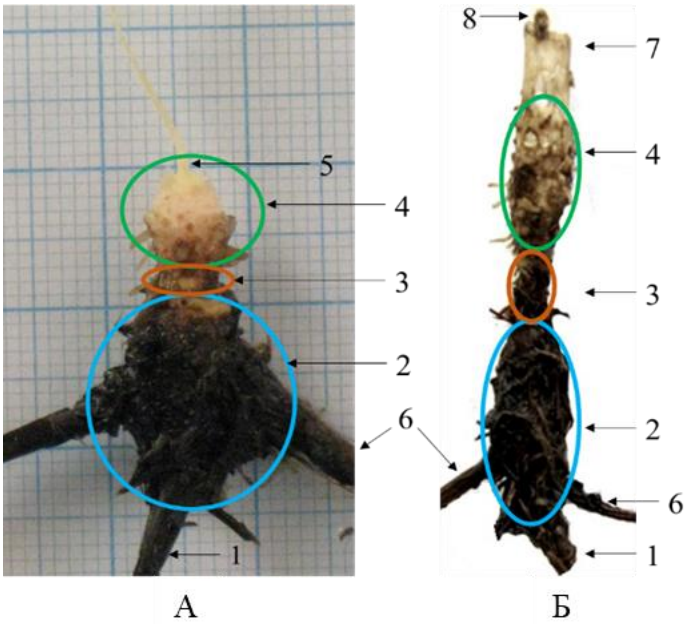


Рисунок 3.15 – Дициклический побег *Sparganium emersum* (подрод *Xanthosparganium*) в скрытогенеративном (А) и генеративном (Б – по: Беляков, 2016) возрастном состоянии

Примечание. 1– апикальный конец плагиотропного участка гипогеогенного корневища n-го порядка ветвления, 2 – розеточный участок прошлого года (побег ритма I); 3 – участок побега, развивающийся в зимний период (побег ритма II), 4 – розеточный участок нынешнего года (побег ритма III), 5 – конус нарастания, 6 – плагиотропные корневища n+1 порядка ветвления, 7 – цветонос; 8 – вегетативная пазушная почка.

Дициклический побег представителей подрода *Sparganium* может быть построен по описанному выше принципу. Однако побеги такого рода чрезвычайно редки в природе. В большинстве случаев верхушечная почка розеточного участка побега представителей данного подрода (в отличие от представителей подрода *Xanthosparganium*) отмирает в зимний период. Часто встречающийся дициклический побег представителей подрода *Sparganium* образован плагиотропным участком гипогеогенного корневища, оканчивающегося клубневидной структурой (развивается в первый год жизни) покоящейся в зимний период. То есть, в данном случае, терминальная почка клубневидной структуры функционирует как почка возобновления. На второй год с наступлением тепла она трогается в рост формируя розеточный участок (длиной до 1,0 см и диаметром 0,6±0,1 см), включающий в себя несколько метамеров, в узлах которого располагаются чешуевидные листья с пазушными почками, которые в рост не трогаются. Далее становится заметен рост усиления, результатом которого является формирование участка розеточного побега с метамерами большего диаметра, размеры которого, соответствуют таковым, указанным в таблице 3.6. Затем происходит закладка терминального соцветия.

Розеточные участки побегов у представителей подрода *Sparganium* эллипсовидной или округло-эллипсовидной формы (рисунок 3.16), в то время как у представителей подрода *Xanthosparganium* – вальковатой. Между секциями нами обнаружены значимые различия как по длине розеточного участка, так и по его диаметру. Однако, по обоим показателям значимых различий у *S. fallax* и всеми остальными исследованными видами не обнаружено (таблица 3.6). Значимые различия по данным показателям между парами видов внутри секций см. в приложении Б, таблице Б.2.

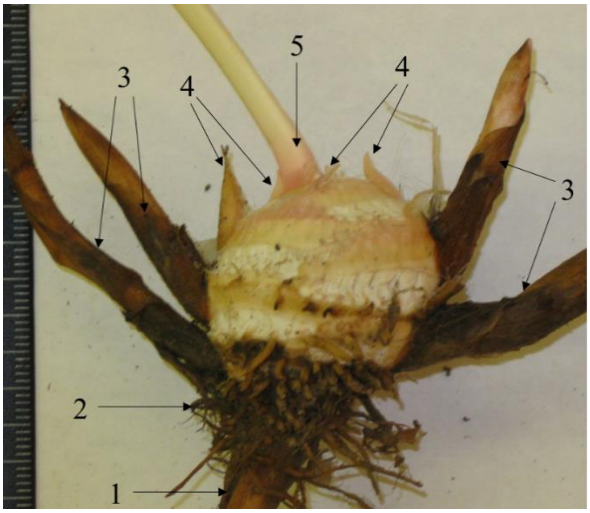


Рисунок 3.16 – Розеточный участок побега *Sparganium erectum*

Примечание. 1 – гипогеогенное корневище n-го порядка ветвления, 2 – придаточные корни, 3 – развивающиеся, на основе почек овальной формы гипогеогенные корневища n+1 порядка ветвления, 4 – почки треугольной в очертании формы, 5 – верхушечная почка.

Число метамеров, на базе которых формируются розеточные участки у разных видов *Sparganium* может сильно различаться, а наличие широкого диапазона варьирования внутри вида, как нам кажется, может быть связано с глубиной и/либо климатическими особенностями места произрастания конкретной популяции. Так, например, розеточный участок вегетативно-генеративного побега *S. erectum* может нести на себе 12,6±3,2 листьев, *S. microcarpum* – 15,5±3,0, *S. neglectum* – 11,7±4,7, *S. angustifolium* – 8,1±1,9, *S. emersum* – 13,2±3,0, *S. glomeratum* – 11,5±2,1, *S. gramineum* – 8,2±1,2, *S. natans* – 10,6±3,4, *S. hyperboreum* – 7,6±1,0. Из всего перечисленного следует, что наиболее низкое число листьев характерно для видов (*S. angustifolium, S. gramineum* и *S. hyperboreum*), встречающихся в наиболее бедных питательными веществами водных объектах и, может быть эволюционно связано с экономией питательных веществ при развитии побеговой сферы.

Особый интерес представляет то, что на розеточных участках побегов представителей подрода *Sparganium*, латеральные почки морфологически разнокачественные (Беляков, 2016; Беляков и др., 2019б). Так, в нижней и средней части розеточного участка они имеют овальную форму, без остроконечия, в то время как в верхней (ближе к апексу) – уплощенные, треугольные в очертании, с остроконечной верхушкой (длиной до 1 см, шириной при основании – 0,5–0,7 см, емкость почки – 12–13 листовых зачатков (Беляков, 2016)). Как мы ранее указывали (Лапиров, Беляков, 2011; Беляков, 2016), из латеральных почек овальной формы развивается до 4–6(8) гипогеогенных корневищ, с вегетативными розеточными побегами на концах, способные давать в течение вегетационного сезона побеги следующего порядка ветвления (описание см. выше). Их развитие происходит силлептически. На базе почек второго типа развиваются укороченные корневища с зимующими клубневидными структурами (описание см. выше). Однако, основная их часть остается спящими. В весенний период они могут функционировать как почки возобновления, развиваясь в течении лета либо в вегетативные, либо вегетативно-генеративные побеги без плагиотропного участка корневища. Если в первом случае такие почки развиваются пролептически, то во втором – как почки возобновления. У представителей подрода *Xanthosparganium* – все почки на розеточном участке побега имеют овальную форму и развиваются силлептически до окончания благоприятного периода для роста и развития.

Для представителей рода *Sparganium* характерно наличие стеблородных придаточных корней на базе которых развивается кистевидная корневая система. Основная масса корней формируется в основании розеточных участков. Наименьшее общее число придаточных корней характерно для представителей секции *Minima* (подрод *Xanthosparganium*) (см. таблицу 3.7). Их число в 2,7–3,6 раз меньше, по сравнению с таковым у представителей секции *Erecta* (подрод *Sparganium*) и в 1,5–2,9 раза (а иногда и в 3,2 раза – по сравнению со *S. fallax*) меньше, по сравнению с представителями секции *Natantia* (подрод *Xanthosparganium*) (см. таблицу 3.7). При

этом, число контрактильных (по отношению к числу питающих) корней у представителей подрода *Sparganium* не превышает 20%, в то время как у представителей подрода *Xanthosparganium* – не превышает 10%.

Таблица 3.7 – Общее число придаточных корней, реализующихся в основании розеточного участка побега у представителей рода *Sparganium*

Вид	Общее число придаточных корней, шт.
1	2
Подрод *Sparganium*, секция *Erecta*	
S. erectum	144,6±37,7 (59–205)
S. microcarpum	120,2±59,6 (41–418)
S. neglectum	138,9±75,2 (25–400)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Natantia*	
S. angustifolium	63,1±15,1 (36–105)
S. emersum	110,7±37,1 (46–210)
S. fallax	124,1±33,0 (61–162)
S. glomeratum	88,5±18,9 (57–115)
S. gramineum	74,3±19,1 (29–112)
S. rothertii	76,1±18,9 (40–102)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Minima*	
S. natans	39,9±12,7 (18–72)
S. hyperboreum	42,9±15,7 (22–89)

Особый интерес представляет то, что по общему числу придаточных корней *S. emersum* и *S. fallax* (подрод *Xanthosparganium*, секция *Natantia*), не имеют значимых различий по сравнению с другими видами из секции *Erecta* (см. приложение Б, таблица Б.3). В то же время по этому показателю *S. glomeratum* (секция *Natantia*) имеет значимые различия (p= 0,02733) только с *S. erectum* (секция *Erecta*).

Как показывают наши исследования, практически у всех видов рода длина придаточных корней достигает 30–35 см, а в некоторых случаях до 42 см (особенно у представителей подрода *Sparganium*) (Лапиров, Беляков, 2010, 2011, 2012; Беляков, 2014, 2016; Belyakov, Lapirov, 2018; Беляков, Филиппов, 2018; Беляков и др., 2019б, 2022 и др.). Сначала, в процессе своего развития корни белые, тонкие; позднее становятся коричневыми. При этом, если у представителей подрода *Sparganium* придаточные корни ветвятся до n+1 порядка (нередко образуя на придаточном корне «щетку», сформированную большим числом боковых корней), то у представителей подрода *Xanthosparganium* ветвление придаточных корней доходит до n+2 порядка. У представителей последнего подрода, боковые корни не образуют скопления на придаточном корне.

Известно, что *Sparganium* весьма пластичны. Это подтверждается тем, что они способны формировать погруженные, плавающие на поверхности воды и воздушные листья, что обеспечивает видам высокую пластичность при формировании широкого диапазона экологических форм (Graebner, 1900; Ротерт, 1913; Glück, 1924; Casper, Krausch, 1980; Cook,

Nicholls, 1986; Беляков, 2016 и др.). Листья сидячие с первоначально замкнутыми влагалищами без язычка, линейные, цельнокрайние, листорасположение на побеге – двурядное. У *Sparganium* распространено явление гетерофиллии (Graebner, 1900; Ротерт, 1913; Glück, 1924; Casper, Krausch, 1980; Cook, Nicholls, 1986; Беляков, 2016 и др.). То есть всю совокупность листьев монокарпического вегетативно-генеративного побега, можно отнести к четырём типам формаций – низовые (катафиллы), располагающиеся на плагиотропных участках корневищ (описаны выше), переходного типа, срединные и верховые (брактеи) (Беляков, 2016).

Переходные листья (3–4, длиной от 1,5 до 32,0 см, в зависимости от конкретного вида) располагаются в основании розеточного побега. Они имеют общие черты сходства с листьями низовой (катафиллами) и срединной формации (Беляков и др., 2016; Беляков, Филиппов, 2018; Belyakov, Lapirov, 2018 и др.). Так, сходство с первыми, прежде всего, связано с наличием плёнчатого влагалища значительных размеров, со вторыми – обусловлена, главным образом, их ассимилирующими функциями и наличием килеватой (в нижней части) рудиментарной коротко-заострённой листовой пластинки.

Листья срединной формации (находящиеся в узлах розеточной части побега) у *Sparganium,* в пределах разных секций имеют свои особенности (Graebner, 1900; Беляков, 2016). Так, у представителей секции *Erecta* (подрод *Sparganium*) они длинные, нередко прямые (как, например, у *S. erectum*), либо слабо дугообразно-изогнуты, в нижней части – с отчётливо выраженным острым крыловидным килем, в верхней – слабо вогнутые, на конце закругленные. По нашим данным, представители данной секции в вегетативном и генеративном состоянии формируют исключительно срединные листья воздушного типа. Даже если под действием потока воды они ложатся на ее поверхность, их внешний облик не претерпевает существенных изменений. У представителей секции подрода *Xanthosparganium* – листья срединной формации, могут быть погруженными или плавающими на поверхности воды, а также воздушными. Первые у представителей обоих подродов лентовидные, нередко просвечивающие, имеют слабо выраженный киль либо не имеют его вообще. Так, если у представителей секции *Natantia* – абаксимальная (нижняя) часть погруженной листовой пластинки чуть выпуклая со слабо заметной килеватостью и ярко выраженной срединной жилкой, то у представителей секции *Minima* – погруженные листья, как правило, плоские, имеют все хорошо заметные продольные и поперечные жилки. Кроме того, у форм с плавающей на поверхности воды листовой пластинкой, ее тыльная сторона нередко зеленовато-фиолетового цвета (Беляков, 2016), что объясняется наличием в клетках эпидермы антоцианов (Михайловская, 1964). Такое явление мы неоднократно наблюдали у *S. gramineum, S. emersum* и *S ×foliosum*. Длина погруженных листьев и листьев с плавающей на поверхности воды частью листовой пластинки у погруженных форм

может достигать значительных размеров (по: Casper, Krausch, 1980): у *S. angustifolium* – до 2,5–3,0 м, у *S. emersum* – до 2,0 м, у *S. natans* – до 0,6 м, у *S. hyperboreum* – до 0,8 м.

Воздушные листья срединной формации у представителей секции *Minima*, как правило, слегка выпуклые с тыльной стороны, более темные и плотные (по сравнению с погруженными). У представителей секции *Natantia* – они зеленого цвета, мясистые, кожистые, с выраженной трехгранностью (на поперечном срезе треугольной формы) на тыльной стороне; сверху – слабо вогнутые. Средние размерные характеристики длины и ширины листьев срединной формации у разных экологических форм представителей рода ежеголовник см. в таблице 3.8. Отметим, что как мы ранее указывали, *S. gramineum* представлен исключительно погруженной формой с плавающими на поверхности воды листьями. По литературным данным их длина может достигать 4,0 м (Casper, Krausch, 1980). Причём, ширина стелющейся по поверхности воды части его листовой пластинки почти в 1,3 раза больше ($p \leq 0,05$) по сравнению с их погруженной частью (см. таблицу 3.8), которую исследователи иногда сравнивают с черешком (Cook, Nicholls, 1986).

Внутри секции *Erecta* (*S. erectum*, *S. microcarpum*, *S. neglectum* и *S. stoloniferum*) по длине листьев у полупогруженных экологических форм значимые различия зафиксированы между всеми парами видов (за исключением пары *S. erectum* – *S. neglectum*), по ширине листа – значимые различия зафиксированы между видами *S. erectum* – *S. neglectum* и *S. microcarpum* – *S. neglectum* (см. таблицу 3.8, приложение Б таблицу Б.4).

Внутри секции *Natantia* по длине листьев полупогруженной экологической формы у разных видов (*S. emersum, S. fallax, S. glomeratum* и *S. rothertii*) значимые различия не зафиксированы только между *S. emersum* и *S. glomeratum*, в то время как по ширине листьев – значимые различия показаны между *S. rothertii* и всеми остальными тремя видами секции (см. таблицу 3.8, приложение Б таблица Б.4). При сравнении по длине и ширине листьев между наземными экологическими формами *S. emersum*, *S. glomeratum* и *S. rothertii* были зафиксированы значимые различия между всеми парами видов (см. таблицу 3.8, приложение Б таблица Б.4). Между погруженными формами с плавающими на поверхности воды листьями (*S. angustifolium, S. emersum* и *S. gramineum*) по длине последних значимые различия зафиксированы только между *S. angustifolium* и *S. gramineum*, по ширине листьев – между *S. emersum* со *S. angustifolium* и *S. gramineum* (см. таблицу 3.8, приложение Б таблица Б.4).

Внутри секции *Minima* (у *S. natans* и *S. hyperboreum*) длина листьев в рамках одной и той же экологической формы значимо различаются (между наземными экологическими формами – $p = 0,002433$ и между погруженными экологическими формами с плавающими листьями – $p = 0,0002651$), в то время как по ширине листа значимые различия зафиксированы только между экологическими формами с плавающими на поверхности воды листьями (см. таблицу 3.8, приложение Б таблица Б.4).

Таблица 3.8 – Размерные морфометрические характеристики листьев разных экологических форм представителей рода *Sparganium*

Вид	Экологическая форма	Длина листа, см	Ширина листа, см
1	2	3	4
Подрод *Sparganium*, секция *Erecta*			
S. erectum	ППФ	119,7±32,8 (39,5–174,2)	1,5±0,95 (1,5–0,5)
S. microcarpum	ППФ	87,4±32,5 (24,5–261,0)	1,6±0,5 (1,1–3,0)
S. neglectum	НФ	58,5±9,9 (46,9–76,3)	1,4±0,2 (1,0–1,5)
	ППФ	114,9±27,8 (46,5–164,6)	1,9±0,4 (1,1–2,9)
S. stoloniferum	ППФ	154,7±18,9 (130,0–194,2)	1,3±0,4 (1,0–2,3)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Natantia*			
S. angustifolium	ПФсПЛ	92,3±19,3 (61,0–137,3)	0,3±0,0 (0,1–0,4)
S. emersum	НФ	26,1±7,1 (14,0–36,5)	0,3±0,16 (0,1–0,7)
	ППФ	52,5±17,4 (7,6–92,4)	0,8±0,2 (0,35–1,5)
	ПФсПЛ	111,0±6,5 (105,0–120,0)	0,5±0,2 (0,25–1,0)
S. fallax	ППФ	95,1±11,2 (78,3–112,8)	0,9±0,2 (0,7–1,4)
S. glomeratum	НФ	38,5±4,2 (31,8–42,8)	0,6±0,1 (0,4–0,75)
	ППФ	58,8±15,3 (34,6–82,3)	0,9±0,2 (0,6–1,4)
S. gramineum	ПФсПЛ	139,5±57,1 (32,5–301,7)	0,3±0,0 (0,14–0,4) (пл.ч.л.п.) 0,2±0,0 (0,1–0,3) (погр.ч.л.п.)
S. rothertii	НФ	21,5±2,2 (19,8–24,6)	0,4±0,1 (0,34–0,5)
	ППФ	35,1±7,0 (19,8–51,0)	0,5±0,2 (0,2–0,8)
*S. subglobosum**	ППФ	45,5±9,1 (25,0–120,0)	0,3±0,0 (0,27–0,5)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Minima*			
S. natans	НФ	15,8±6,8 (4,0–28,0)	0,3±0,1 (0,12–0,6)
	ПФсПЛ	30,2±8,8 (9,0–54,0)	0,4±0,1 (0,18–0,76)
S. hyperboreum	НФ	21,3±5,8 (13,0–31,0)	0,3±0,1 (0,11–0,5)
	ПФсПЛ	39,1±10,6 (15,0–58,0)	0,2±0,0 (0,08–0,27)

Примечание. НФ – наземная экологическая форма, ППФ – полупогруженная экологическая форма, ПФсПЛ – погруженная экологическая форма с плавающими на поверхности воды листьями; «*» – морфометрические характеристики листьев исследованы на гербарном материале (по: Беляков, Зарубина, 2020); пл. ч. л. п. – плавающая на поверхности воды часть листовой пластинки, погр. ч. л. п. – погруженная в воду часть листовой пластинки.

Нами зафиксированы значимые различия по длине и ширине листьев розеточного участка побега у различных экологических форм. Так, например, значимые различия по длине и ширине листа зафиксированы между наземной и полупогруженной экологическими формами у *S. neglectum* ($p \leq 0,05$ и $p = 0,0007562$, соответственно), а также у *S. glomeratum* ($p = 0,004219$ и $p = 0,006504$, соответственно) и *S. rothertii* ($p \leq 0,05$ и $p = 0,001467$, соответственно) (см. таблицу 3.8, приложение Б таблица Б.5). Значимые различия у *S. emersum* зафиксированы по длине листа между полупогруженной и наземной экологической формами, полупогруженной формой и формой с плавающими листьями, наземной экологической формой и формой с

плавающими листьями; по ширине листа – между всеми экологическими формами (наземной, полупогруженной и водной с плавающими листьями) (см. таблицу 3.8, приложение Б таблица Б.5). Аналогичное явление отмечено и для наземной и водной экологических форм *S. natans* ($p \leq 0,05$ и $p=0,006767$) и *S. hyperboreum* ($p \leq 0,05$ по обоим показателям) (см. таблицу 3.8, приложение Б таблица Б.5).

Отметим, что ширина листьев срединной формации может различаться в зависимости от географических условий. Так, например, ширина листьев растений *S. angustifolium*, растущих в Ханты-Мансийской А.О. (0,20±0,06 (0,1–0,3) см) значимо отличается ($p \leq 0,05$) по сравнению с растениями из Европейской части России (0,31±0,06 (0,21–0,45) см)). Для других исследованных нами видов, изменения данного показателя в долготном и широтном градиенте нами не выявлено. При этом, анатомические различия листьев срединной формации из разных географических зон также стабильны (Перлова, 1930).

Заметим, что у полупогруженных форм на розеточном побеге после чешуевидных листьев сначала развиваются лентовидные листья срединной формации и, только затем, воздушные.

Листья верховой формации (брактеи), располагаются в основании верхних пестичных и тычиночных соцветий. Нижние брактеи – зеленого цвета, влагалищные, кожистые, от яйцевидной до узколинейной формы (в зависимости от вида длиной от ~15,0–20,0 до 0,5–1,5 см); в зоне тычиночных головчатых соцветий они бесцветные плёнчатые (длиной 0,1–0,2 см), ближе к терминальному тычиночному головчатому соцветию обычно вообще редуцируются.

Переход вегетативного розеточного побега *Sparganium* в генеративную фазу развития начинается с закладки терминального зачаточного соцветия (Беляков, Лапиров, 2014; Беляков, 2016). Затем длина метамеров цветоносной оси постепенно увеличивается, вынося пестичные и тычиночные соцветия над поверхностью воды. В выносе генеративной части над поверхностью воды участвует, в среднем, 3–5(6) нижних метамеров цветоносной оси. Длина метамеров главной цветоносной оси обычно изменяется по одновершинной, реже по двухвершинной кривой (Беляков, Лапиров, 2014; Беляков, 2016). Размерные характеристики цветоносной оси у разных видов ежеголовников и их экологических форм см. в таблице 3.9.

По длине цветоносной оси у полупогруженных экологических форм внутри секции *Erecta* (*S. erectum, S. microcarpum, S. neglectum* и *S. stoloniferum*) значимые различия зафиксированы между всеми парами видов (за исключением пары *S. erectum – S. neglectum*) (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6). По диаметру цветоноса – значимые различия зафиксированы только между тремя парами видов *S. erectum – S. stoloniferum, S. microcarpum – S. neglectum* и *S. microcarpum – S. stoloniferum* (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6).

Таблица 3.9 – Размерные морфометрические характеристики цветоносных осей разных экологических форм представителей рода *Sparganium*

Вид	Экологическая форма	Длина цветоносной оси, см	Диаметр цветоносной оси, см	Длина участка цветоносной оси с тычиночными головками, см
1	2	3	4	5
Подрод *Sparganium*, секция *Erecta*				
S. erectum	ППФ	95,9±24,9 (50,5–142,7)	0,9±0,2 (0,5–1,3)	9,6±3,1 (4,4–18,9)
S. microcarpum	ППФ	62,0±12,6 (35,6–86,8)	0,8±0,08 (0,65–0,95)	4,5±1,8 (3,4–8,5)
S. neglectum	НФ	56,7±12,8 (28,4–72,6)	0,7±0,1 (0,5–0,9)	8,9±3,2 (3,5–13,4)
	ППФ	95,8±15,9 (64,8–121,3)	1,0±0,3 (0,6–1,7)	12,3±2,4 (7,4–17,3)
S. stoloniferum	ППФ	127,2±17,3 (101,0–162,0)	1,1±0,1 (1,0–1,4)	11,8±2,8 (7,6–16,5)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Natantia*				
S. angustifolium	ПФсПЛ	56,5±17,0 (31,4–86,4)	0,25±0,05 (0,16–0,44)	1,7±0,8 (0,5–4,0)
S. emersum	НФ	23,9±5,5 (16,0–32,3)	0,24±0,09 (0,1–0,55)	5,3±1,3 (3,3–7,8)
	ППФ	46,7±9,3 (27,4–69,8)	0,3±0,07 (0,2–0,5)	5,2±2,2 (1,9–9,3)
	ПФсПЛ	98,9±15,1 (67,1–136,8)	0,25±0,05 (0,15–0,4)	5,0±2,0 (2,7–9,5)
S. fallax	ППФ	73,3±5,0 (67,8–81,0)	0,5±0,07 (0,45–0,6)	10,4±1,3 (9,0–12,5)
S. glomeratum	НФ	27,4±3,9 (22,4–33,3)	0,3±0,05 (0,25–0,4)	0,56±0,3 (0,2–1,0)
	ППФ	36,7±10,5 (19,9–51,6)	0,5±0,1 (0,3–0,65)	0,9±0,4 (0,4–1,7)
S. gramineum	ПФсПЛ	92,5±30,4 (35,0–161,5)	0,2±0,06 (0,15–0,38)	1,6±0,9 (0,3–3,5)
S. rothertii	НФ	25,2±2,1 (22,2–29,4)	0,3±0,1 (0,2–0,6)	5,0±2,3 (2,5–8,6)
	ППФ	40,9±5,4 (32,4–50,0)	0,5±0,1 (0,35–0,7)	6,6±1,7 (4,0–9,0)
*S. subglobosum**	ППФ	42,4±2,6 (16,0–130,0)	–	4,4±0,7
S. ×foliosum	ПФсПЛ	66,7±33,0 (26,0–162,0)	0,4±0,1 (0,12–0,65)	3,0±1,7 (0,7–7,0)
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Minima*				
S. natans	НФ	15,7±4,2 (8,6–26,9)	0,13±0,04 (0,08–0,23)	1,3±0,5 (0,2–3,0)
	ПФсПЛ	37,7±12,4 (13,5–64,9)	0,2±0,04 (0,08–0,29)	1,4±0,5 (0,4–2,5)
S. hyperboreum	НФ	0,12±0,03 (0,07–0,21)	0,2±0,07 (0,08–0,33)	0,7±0,4 (0,1–1,5)
	ПФсПЛ	32,3±11,8 (20,0–56,1)	0,2±0,0 (0,08–0,27)	0,6±0,4 (0,1–2,0)

По длине цветоноса у полупогруженных экологических форм внутри секции *Natantia* (*S. emersum, S. fallax, S. glomeratum* и *S. rothertii*) значимые различия не зафиксированы только между двумя парами видов – *S. emersum – S. rothertii* и *S. glomeratum – S. rothertii*, по диаметру цветоноса – значимые различия зафиксированы между *S. emersum* и тремя другими видами (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6). По длине цветоноса у наземной экологической формы (*S. emersum, S. glomeratum* и *S. rothertii*) значимые различия между видами замечены не были (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6), по диаметру цветоноса – различия отмечены только между *S. emersum* и *S. rothertii* (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6). По длине цветоноса у погруженной экологической формы с плавающими на поверхности воды листьями (*S. angustifolium, S. emersum* и *S. gramineum*) значимые различия отсутствовали только между *S. emersum* и *S. gramineum* (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6); по диаметру цветоноса – значимые различия между видами не зафиксированы.

Внутри секции *Minima* (между *S. natans* и *S. hyperboreum*) по длине и диаметру цветоносной оси, виды, относящиеся к одной и той же экологической форме (исследованы наземная экологическая форма и погруженная экологическая форма с плавающими листьями) значимо различаются (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6).

Заметим, что в генеративной сфере значимые различия выявлены также между разными экологическими формами одного и того же вида (как и в случае с листьями срединной формации). Так, например, по длине, так и диаметру цветоносной оси значимые различия были выявлены нами между наземной и полупогруженной формами *S. neglectum* (см. таблицу 3.9, приложение Б таблица Б.7). У *S. emersum* значимые различия по длине цветоносной оси зафиксированы между экологической формой с плавающими листьями с наземной и полупогруженной экологической формами, а также между наземной и полупогруженной экологической формами (см. таблицу 3.9, приложение Б таблица Б.7). По диаметру цветоносной оси – значимые различия отмечены между полупогруженной экологической формой с погруженной экологической формой с плавающими листьями и наземной (см. таблицу 3.9, приложение Б таблица Б.7). У *S. glomeratum* значимые различия зафиксированы только по диаметру цветоносной оси, в то время как у *S. rothertii, S. natans* и *S. hyperboreum* значимые различия зафиксированы по длине и диаметру цветоносной оси между всеми двумя исследованными экологическими формами (см. таблицу 3.9, приложение Б таблица Б.7).

Главная цветоносная ось у *Sparganium* округлая в сечении, олиственная. Листья, располагающиеся в её узлах, постепенно уменьшаются по длине и ширине, и, по своей морфологии, в целом, соответствуют листьям срединной формации. В их пазухах (снизу-вверх – с 1 по 3(4) лист) располагаются сначала вегетативные почки (ёмкостью 12–13 листовых зачатков, из них 7 – колпачковые), которые, как правило, в рост не трогаются. Хотя, например, у

S. emersum, S. gramineum и *S. natans* 2–3 нижние почки могут формировать в осенний период укороченные гипогеогенные корневища, оканчивающиеся терминальными клубневидными утолщениями на конце. На оз. Зоазерье (Ярославская обл.) и оз. Высоковское (Ивановская обл.) у *S. ×foliosum* мы наблюдали активное развитие из пазушных почек цветоносной оси ветвящихся корневищ, оканчивающихся розеточными побегами (Беляков и да., 2017). Выше по цветоносу в узлах 3–4(5) метамеров находятся либо зачаточные (не развившиеся) генеративные одиночные пестичные головки на ножках (обычно у представителей подрода *Xanthosparganium*), либо неразвившиеся генеративные оси (парокладии) с комплексом из пестичных и тычиночных головок (обычно у представителей подрода *Sparganium*). Для некоторых видов, например, *S. gramineum* и *S. subglobosum* – это обычное явление, для других – например, *S. emersum* и *S. glomeratum* – чрезвычайно редкое. Отметим, что у некоторых представителей подрода *Xanthosparganium* нами неоднократно отмечались неразвившиеся парокладии. Возможно, такая особенность может служить в качестве «дублирующей» генеративной оси на случай повреждения реализованного соцветия, либо это явление может представлять собой напоминание о предках, в качестве которых признаются виды с разветвлёнными соцветиями. Выше по главной цветоносной оси непосредственно располагается соцветие с листья срединной формации (обычно до 3-х), постепенно переходящими в брактеи.

Соцветие *Sparganium* – фрондозно-фрондулозно-брактеозное (Лелекова, 2006; Беляков, Лапиров, 2014; Беляков, 2016, 2025), организованное по типу однородной сложной кисти (de Carvalho, de Araujo Mariath, 2019), с флоральными единицами – пазушными головчатыми соцветиями из однополых цветков. Разнообразие организации структуры соцветия у представителей разных секций показано на рисунках 3.17–3.19.

Рядом исследователей (Cook, Nicholls, 1986, 1987; Bobrov et al., 2023) считается, что одним из важных показателей для описания структуры соцветия ежеголовников является отношение длины нижнего кроющего листа соцветия к длине самого соцветия. Наши данные показывают, что, исходя из средних значений исследованных показателей, у большинства видов *Sparganium* нижний кроющий лист соцветия превышает длину соцветия (таблица 3.10). Исключением является *S. glomeranum* и, как правило, *S gramineum*, даже несмотря на то, что, у последнего, минимальное значение отношения длины кроющего листа к длине соцветия составляет 0,6 (единичный случай). Однако диапазон отношения длины нижнего кроющего листа соцветия к длине последнего у большинства видов чрезвычайно широк (таблица 3.10). Последнее можно объяснить тем, что длина кроющего соцветие листа зависит от места расположения нижней пестичной головки. Так, чем ниже на побеге располагается первое (снизу) пестичное соцветие, тем кроющий лист – длиннее.

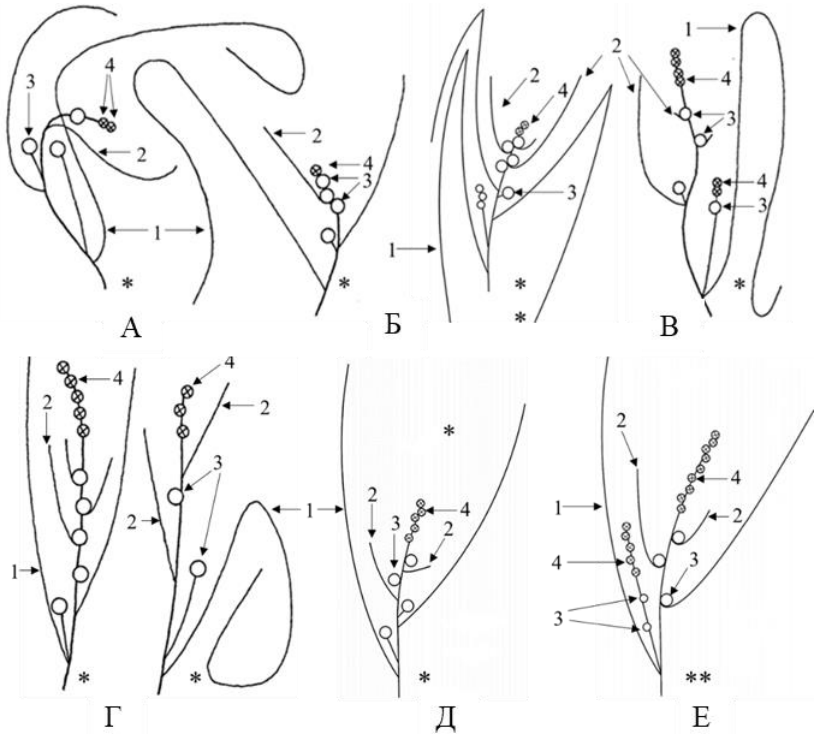


Рисунок 3.17 – Структурное разнообразие соцветий представителей подрода *Xanthosparganium* секции *Natantia* (А – *S. angustifolium*, Б – *S. glomeratum*, В – *S. gramineum*, Г – *S. emersum*, Д – *S. rothertii*, Е – *S. subglobosum*)

Примечание. «*» – схема по: C.D.K. Cook и M.S. Nicholls (1986), «**» – схема из приложения (Bobrov et al., 2023, https://ars.els-cdn.com/content/image/1-s2.0-S1433831923000306-mmc1.pdf); 1 – нижний прицветный лист, 2 – брактея, 3 – пестичное головчатое соцветие, 4 – тычиночное головчатое соцветие.

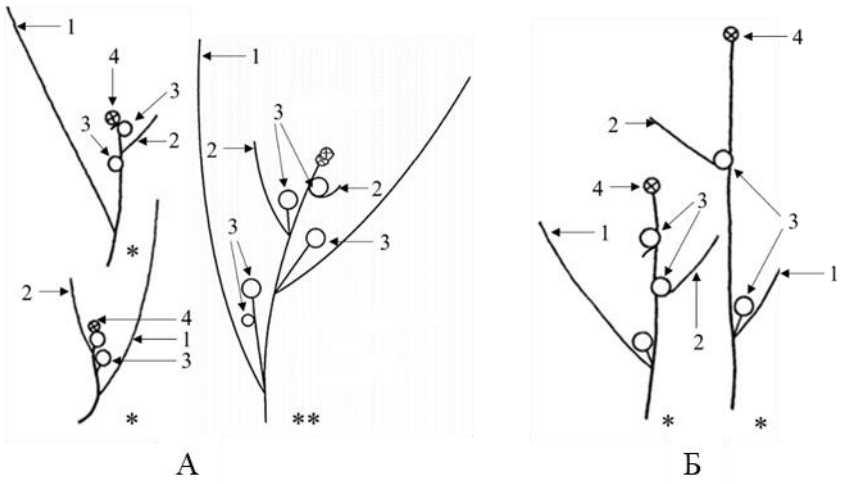


Рисунок 3.18 – Структурное разнообразие соцветий представителей подрода *Xanthosparganium* секции *Minima* (*S. hyperboreum* (А) и *S. natans* (Б))

Примечание. «*» – схема по: C.D.K. Cook и M.S. Nicholls (1986), «**» – схема из приложения (Bobrov et al., 2023, https://ars.els-cdn.com/content/image/1-s2.0-S1433831923000306-mmc1.pdf). Обозначения те же, что и на рисунке 3.17.

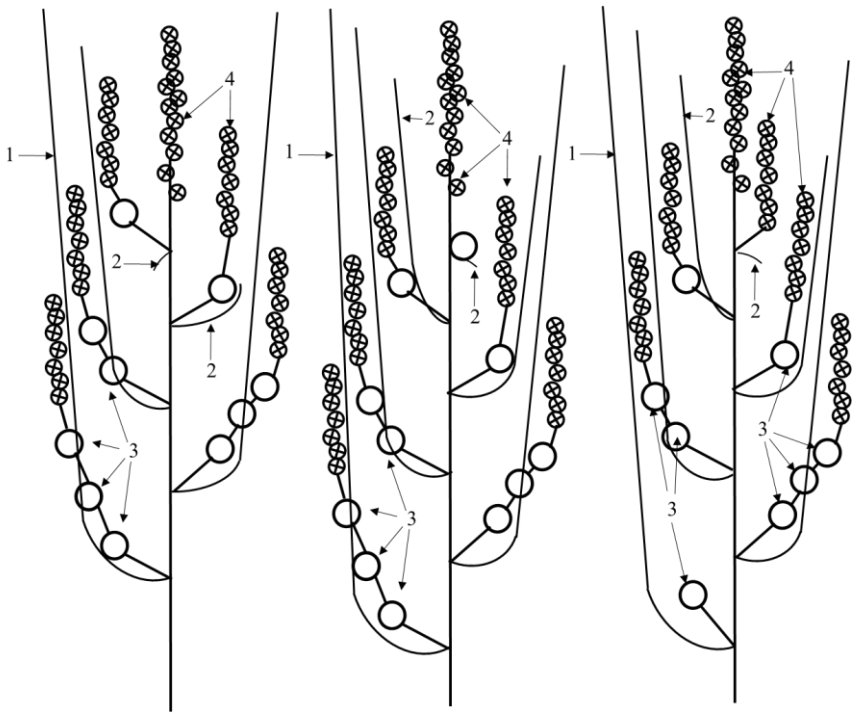


Рисунок 3.19 – Структурное разнообразие соцветий представителей подрода *Sparganium* секции *Erecta*

Примечание. Обозначения те же, что и на рисунке 3.17.

У представителей секции *Erecta* соцветия разветвлённые, несущие в пазухах листьев, переходящих в брактеи, от 3–4 до 6–7(8) парокладиев, несущих 1–3(4) пестичных и от 3 до 20(27) тычиночных головок (средние морфологические показатели парокладиев см. в таблице 3.11). Отметим, что в рамках секции *Erecta* число тычиночных головчатых соцветий на парокладиях изменяется в ряду видов – *S. microcarpum* (3–13(21) шт.) → *S. stoloniferum* (3–18 шт.) → *S. erectum* (3–21 шт.) → *S. neglectum* (4–27 шт.). Кроме того, в ряде случаев один самый нижний, либо самый верхний парокладий в соцветии может нести только тычиночные головки. Кроме того, у некоторых видов (например, у *S. microcarpum*) парокладии (1–2), располагающиеся в нижней части соцветия, могут оканчиваться единичными пестичными головчатыми соцветиями. Образование таких осей, по-видимому, может быть связано с какими-либо ранними повреждениями парокладиев в зачаточном состоянии.

У представителей подрода *Xanthosparganium* (*S. angustifolium*, *S. emersum*, *S. fallax*, *S. glomeratum*, *S. rothertii*), в пазухах листьев главной оси соцветия, вместо парокладиев, развиваются 2–3 пестичных головки на ножках (нижние) и 1–3 (расположенные выше) в пазухах брактей. Подобное явление отмечено и для *S. natans* с *S. hyperboreum*. Исключением в рамках данного подрода являются два вида – *S. gramineum* и *S. subglobosum*, у которых, в нижней части соцветия, обычно развиваются 1–2(3) парокладия (по типу представителей подрода *Sparganium*) (Беляков, 2016; Belyakov, Lapirov, 2018; Беляков, Зарубина, 2020). Так, например, средняя длина

парокладиев *S. gramineum* достигает 5,2±3,5 см (максимально до 16,4 см), длина участка парокладия с 1–3 пестичными головками – 5,5±3,4 см (максимально до 16,0 см), длина участка парокладия с 1–3 тычиночными головками – 0,6±0,5 см (максимально до 2,3 см). Выше по соцветию у этого вида 1 пестичная головка может быть на ножке (1,2±0,5 см), далее – 2–3 пестичные головки находятся в пазухах брактей. В единичных случаях парокладии (не более одного в нижней части соцветия) были отмечены у *S. glomeratum* и *S. hyperboreum* (наши наблюдения; Bobrov et al., 2023).

Таблица 3.10 – Длины кроющего листа соцветия и самого соцветия и их соотношение у *Sparganium*

Вид	Длина кроющего листа соцветия, см	Длина соцветия, см	Отношение длины кроющего листа к длине соцветия
1	2	3	4
Подрод *Sparganium*, секция *Erecta*			
S. erectum	50,5±16,2 (19,6–96,0)	40,8±11,1 (23,4–74,4)	1,2±0,2 (0,7–1,7)
	p= 0,003693		
S. microcarpum	37,2±8,7 (24,5–56,0)	22,0±6,2 (12,7–38,9)	1,7±0,3 (1,2–2,3)
	p≤ 0,05		
S. neglectum	43,3±17,7 (20,8–90,0)	36,0±11,4 (12,2–67,2)	1,2±0,4 (0,6–3,0)
	–		
S. stoloniferum	33,8±13,4 (8,4–49,1)	41,3±15,1 (11,4–63,0)	0,8±0,2 (0,5–1,3)
	–		
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Natantia*			
S. angustifolium	18,7±8,7 (4,5–39,5)	9,7±3,4 (2,3–18,7)	1,9±0,6 (0,6–3,5)
	p≤ 0,05		
S. emersum	21,6±9,7 (5,5–51,5)	18,4±7,3 (5,7–40,0)	1,2±0,4 (0,6–3,0)
	p= 0,03587		
S. fallax	33,2±7,0 (22,0–41,2)	25,5±3,9 (18,3–30,4)	1,3±0,3 (0,9–1,6)
	p= 0,04069		
S. glomeratum	30,7±5,7 (18,5–42,0)	11,7±3,8 (6,4–19,8)	2,8±0,9 (1,7–5,0)
	p≤ 0,05		
S. gramineum	40,1±24,0 (8,0–104,3)	20,7±6,6 (10,1–38,2)	1,8±0,7 (0,6–4,3)
	p≤ 0,05		
S. rothertii	23,9±9,8 (6,2–41,3)	19,7±7,0 (8,2–35,8)	1,2±0,2 (0,7–1,7)
	–		
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Minima*			
S. natans	4,2±1,7 (1,0–8,4)	3,9±1,8 (1,2–10,2)	1,1±0,4 (0,5–2,4)
	–		
S. hyperboreum	5,1±2,7 (0,7–13,0)	3,7±1,7 (1,1–7,8)	1,4±0,4 (0,4–2,1)
	p= 0,02382		

Примечание. p – значимость различий между длиной кроющего листа и длиной соцветия. – различия отсутствуют.

Для большинства представителей подрода *Xanthosparganium* в пределах соцветия характерно наличие конкаулесценции. Так ножки, на которых располагаются единичные

пестичные головки (самые нижние в пестичной части соцветия) могут быть не сросшиеся с главной осью соцветия, частично (в нижней части) с ней сросшиеся, либо сросшиеся с ней полностью. При этом, только у *S. glomeratum* длина сросшейся с главной осью соцветия ножки (с пестичным соцветием) может превышать вышележащее междоузлие, что является результатом скученности пестичных головок в соцветиях.

Таблица 3.11 – Морфометрические характеристики паракладиев разных видов секции *Erecta*

Морфометрический показатель	Вид			
	S. erectum	*S. microcarpum*	*S. neglectum*	*S. stoloniferum*
1	2	3	4	5
Средняя длина паракладиев, см	15,0±5,0 (7,2–26,0)	8,9±3,4 (2,7–17,3)	15,8±5,1 (4,9–25,8)	14,3±4,0 (7,1–20,7)
Средняя длина пестичной части оси паракладиев, см	6,8±2,9 (3,0–14,4)	4,0±2,2 (1,1–11,8)	5,8±2,3 (1,5–11,2)	8,8±2,7 (4,4–14,2)
Средняя длина тычиночной части оси паракладиев, см	8,9±2,5 (4,9–13,6)	6,3±2,1 (2,7–13,0)	10,6±3,3 (2,8–16,9)	6,9±2,9 (3,5–12,3)
Среднее число пестичных соцветий на паракладиях, шт.	1,7±0,4 (1,0–3,0)	1,6±0,6 (1,0–3,6)	1,5±0,8 (1,0–4,7)	1,3±0,3 (1,0–1,75)
Среднее число тычиночных соцветий на паракладиях, шт.	11,8±2,1 (7,7–17,0)	8,0±2,4 (4,0–14,8)	14,3±3,9 (6,7–21,8)	10,1±3,6 (4,0–15,2)

В верхней части участка с пестичными соцветиями у *Sparganium*, в пазухах брактей обычно могут располагаться 1–4 сидячие пестичные головки. Далее (выше) следует участок соцветия с тычиночными головками (таблица 3.9). По-видимому, длина этого участка, зависит от числа расположенных на нем тычиночных головок. Так, для представителей секции *Erecta*, число тычиночных головок на терминальном конце главной цветоносной оси колеблется в пределах от 6–7 до 13–28 (*S. microcarpum* (9,7±1,7 (7–13) шт.), *S. erectum* (12,9±3,7 (6–19(23) шт.), *S. stoloniferum* (16,5±6,2 (6–28) шт.), *S. neglectum* (17,6±5,1 (7–28) шт.). У представителей подрода *Xanthosparganium* число тычиночных соцветий на терминальном конце главной цветоносной оси изменяется от вида к виду. Так, внутри секции *Natantia*, у одних представителей число тычиночных головок на главной оси может достигать 3–8 (*S. gramineum, S. emersum* и *S. rothertii*), а, иногда, и до 4–7 и 10 (*S. subglobosum*), у других – 2–3 (*S. angustifolium*), либо 1–2 (*S. glomeratum*). Не более 1–2 скученных тычиночных соцветий на главной оси (по типу *S. glomeratum*) несут и представители секции *Minima* (*S. natans* и *S. hyperboreum*).

У некоторых видов самые нижние (1–3) тычиночные головки на терминальном конце главной оси могут не располагаться в пазухе брактеи (Беляков, 2016). Так, например, в случае с *S. emersum* и *S. fallax*, нами было отмечено срастание их коротких ножек (несущих терминальную

тычиночную головку) с главной осью соцветия. Иногда нижнее тычиночное соцветие, располагающееся на главной цветоносной оси у *S. subglobosum*, может быть на ножке, не срастающейся с главной осью соцветия (Беляков, Зарубина, 2020).

Статистический анализ длины участка с тычиночными соцветиями внутри секции *Erecta* (*S. erectum*, *S. microcarpum*, *S. neglectum* и *S. stoloniferum*) по длине цветоносной оси у полупогруженных экологических форм показал, что значимые различия не были обнаружены только у пары видов *S. erectum* – *S. stoloniferum*. По длине участка цветоносной оси с тычиночными головками внутри секции *Natantia* у разных видов (*S. emersum*, *S. fallax*, *S. glomeratum* и *S. rothertii*) полупогруженной экологической формы, значимые различия не были зафиксированы только между *S. emersum* и *S. rothertii* (см. таблицу 3.9, приложение Б таблица Б.6). У растений, способных формировать наземную форму (*S. emersum*, *S. glomeratum* и *S. rothertii*) значимые различия не были зафиксированы только между двумя парами видов – *S. emersum* и *S. glomeratum*, а также *S. glomeratum* и *S. rothertii* (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6). У погруженной экологической формы с плавающими на поверхности воды листьями (*S. angustifolium*, *S. emersum* и *S. gramineum*) значимые различия не отмечены между *S. angustifolium* и *S. gramineum* (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6). Внутри секции *Minima* установлено, что *S. natans* и *S. hyperboreum* относящиеся к одной и той же экологической форме (исследованы наземная и погруженная экологическая форма с плавающими листьями) значимо различаются по данному показателю (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.6).

Анализ разных экологических форм одного и того же вида по длине участка цветоносной оси с тычиночными головками, показал значимые различия только между наземной и полупогруженной формами *S. neglectum* (таблица 3.9, приложение Б таблица Б.7).

На основании сказанного выше жизненную форму всех исследованных нами видов *Sparganium* (Беляков, 2016) характеризуем травянистые поликарпики, малолетники вегетативного происхождения, длиннокорневищные (с клубневидными структурами) с симподиальной среднерозеточной моделью побегообразования, вегетативно подвижные, явнополицентрические, с кистевидной корневой системой, полной ранней специализированной морфологической дезинтеграцией и кистевидным соцветием.

3.1.3 Биоморфология многолетних гелофитов

3.1.3.1 Биоморфология *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla

Побеговая система особей *Schoenoplectus lacustris* в зрелом генеративном возрастном состоянии образована двумя качественно различными типами побегов – полициклическими

плагиотропными моноподиально нарастающими с чешуевидными листьями и ортотропными полурозеточными моноциклическими монокарпическими побегами – стрелками (рисунок 3.20).

В степной зоне (Респ. Калмыкия) плагиотропные побеги, нередко образованы междоузлиями, длина которых приблизительно равна диаметру (длиной 0,9±0,2 см и диаметром 0,9±0,2 см), либо их длина может несколько превышать диаметр (длиной 1,1–2,5 см и диаметром 1,1–1,5 см). В развитии плагиотропных побегов хорошо выражена строгая ритмичность или «квантированность» роста. Сначала формируются 4 метамера с чешуевидными листьями (длиной 3,1±0,8 см), в пазухах которых почки не образуются. В узле пятого метамера из пазушной почки формируется однолетний моноциклический ортотропный полурозеточный генеративный (иногда вегетативный) побег – стрелка (рисунок 3.20А). Длина участка плагиотропного побега, реализованного за один квант роста (который, в целом, соответствует терм. «побег ритма» или «элементарный побег», терм. по: Грудзинская, 1960), в степной зоне, в среднем, достигает 4,5±2,1 см. Отметим, что максимальный диаметр корневищ растений из степной зоны, судя по литературным данным, равен таковому у растений из лесной зоны Европейской части России (Смиренский, 1952; Лелекова, 2006). Е.В. Лелекова (2006) полагает, что длина метамеров эпигеогенных корневищ камыша озерного может определяться интенсивностью ветвления побегов и типом грунтов. Емкость терминальной почки плагиотропных побегов достигает трех циклов роста, включающих 14–16 листовых зачатков.

Для *S. lacustris* характерна бахромчатая корневая система. По всей длине нижней части каждого из метамеров плагиотропного корневища отходят 23,9±15,3 корней, надежно закрепляющих побеговую систему растения в грунте.

Ортотропные полурозеточные монокарпические побеги камыша озерного образуются, как мы ранее указывали, из латеральных почек, формирующихся в узле каждого пятого метамера корневища (рисунок 3.20А, Б). В основании они несут 4–5 (иногда до 7 (Лелекова, 2006)) листьев, отходящих от узлов укороченных метамеров. Отметим, что нижний лист, как правило, пленчатый, чешуевидный. Остальные, особенно у наземной формы, плохо развиты и, представлены красновато-бурыми влагалищами, плотно охватывающими основание цветоноса (стрелки). Стрелки – однолетние, ассимилирующие, часто темно-зеленые, цилиндрические, гладкие, длиной 103,6±33,2 см, диаметром при основании –1,0±0,3 (до 1,2–1,7) см и диаметром в средней части – 0,5±0,1 см. По наблюдениям других исследователей, длина цветоносов камыша озёрного в лесной зоне может достигать 3–4 м, а диаметр – до 1,5–3,0 см (Смиренский, 1952; Casper, Krausch, 1980; Дубына и др., 1993). На терминальном конце стрелка несет ложнобоковое полителическое соцветие, имеющее главный колосок и зону, образованную первичными паракладиями, одна часть из которых редуцирована до одного терминального колоска, другая часть – паракладии, ветвящиеся до пятого порядка (Vegetti, 2003). Колоски красновато-бурого

цвета (в нашем случае – 31,3±30,8 шт.), их число в соцветии может достигать 100 шт. (Casper, Krausch, 1980). Нижний из двух приветных листьев, ассимилирующий, бороздчатый при основании и цилиндрический в верхней части, длиной 2,6±1,7 см. Отметим, что нижний прицветный лист обычно равен или близок длине соцветия (Смиренский, 1952; Casper, Krausch, 1980; Дубына и др., 1993).

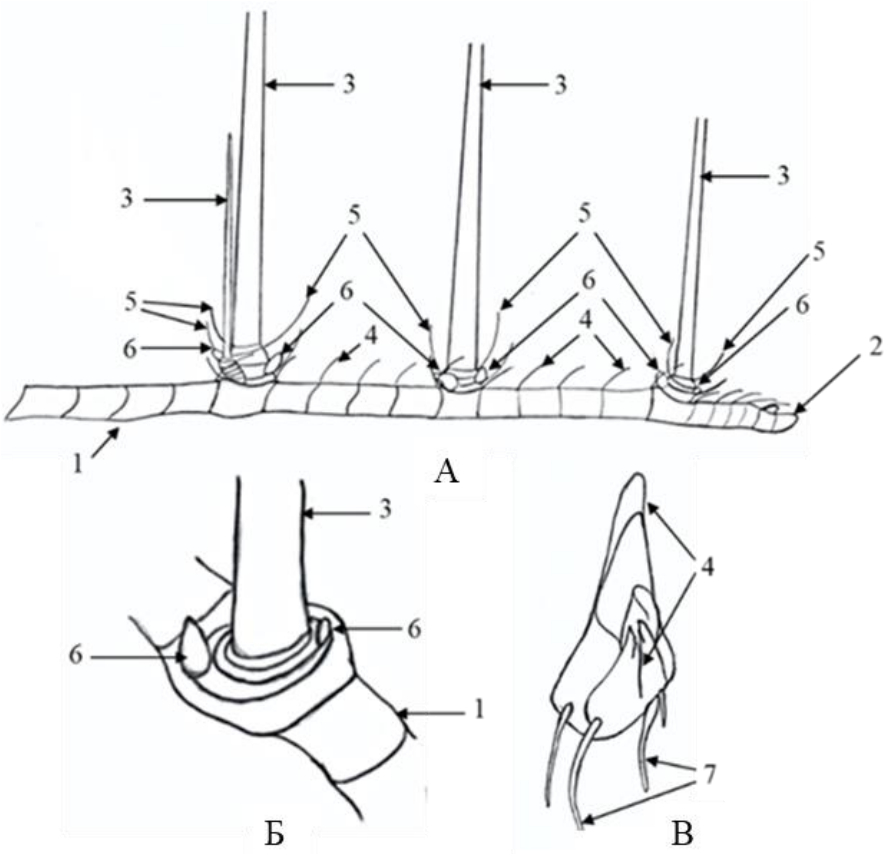


Рисунок 3.20 – Схематическое изображение побеговой сисемы *Schoenoplectus lacustris* (А), придаточные корни убраны; узел корневища с отходящим от него ортотропным вегетативно-генеративным побегом-стрелкой со следами от удаленных чешуевидных и погруженных в воду листьев, а также пазушными почками (Б); пазушная почка (В)

Примечание. 1 – многолетний плагиотропный участок побега, 2 – верхушечная почка плагиотропного корневища, 3 – ортотропный побег-стрелка, 4 – чешуевидные листья, 5 – погруженные лентовидные листья, 6 – пазушная почка, 7 – придаточные корни.

У полупогруженной формы *S. lacustris* листья ассимилирующие, влагалищные, шиловидные, с бороздчатым рудиментом листовой пластинки, (в ½ раза длиннее влагалища), длиной от 4,7±0,9 см до 18,7±5,6 см. Отметим, величина максимально развитого листа (самого верхнего), в нашем случае, в два раза больше, чем у растений, развивающихся в нормальных условиях в водоемах лесной зоны Европейской части России (Смиренский, 1952; Лелекова, 2006). У погруженных форм и растений, встречающихся на течении, листья

влагалищные, ассимилирующие, узколинейные, длиной до 0,8–1,1(2,0–2,6) м и шириной 3,0–6,0 мм (Смиренский, 1952; Casper, Krausch, 1980; Лелекова, 2006). У растений, встречающихся в Италии, длина таких листьев может достигать 0,5–1,0 м, шириной – 0,2–0,8 см (Pignotti, 2003).

S. lacustris ветвится силлептически, боковые побеги образуются из пазушных почек, располагающихся в основании первых (нижних) 1–2(3) листьев ортотропных побегов (рисунок 3.20В). Почки трогаются в рост в базипетальной последовательности, после накопления 8–10 листовых зачатков. Развертывание пазушных почек происходит по типу терминальной почки материнского плагиотропного полициклического моноподиально нарастающего побега. Не исключено, что отдельные пазушные почки на корневище могут быть спящими.

Отметим, что ко времени достижения латеральными почками максимальной емкости, в ее основании могут быть сформированы до 4-х придаточных корней. Таким образом, уже на этом этапе, почка напоминает клубневидную гибернакулу (турион). При отделении почки от материнского растения она, по-видимому, способна к самостоятельному развитию.

Благодаря силлептическому рассеянному ветвлению и интенсивному моноподиальному нарастанию долгоживущих эпигеогенно-гипогеогенных (смешанных) корневищ (до 0,5 м и более (Дубына и др., 1993; Лелекова, 2006)), популяции камыша озерного за 9 лет способны увеличиваться в диаметре до 12 м (Aario, 1933).

Отметим, что подобный характер развития отмечен нами у восточноазиатского вида *S. triangulatus* (Roxb.) Soják., встреченного нами в провинции Хунань (Китайская Народная Респ., округ Чжанцзяцзе, на заболоченном участке близ ручья, впадающего в озеро, расположенное на территории горного национального лесного парка Мангшань, 23 VIII 2024 г.). Однако, у этого вида ортотропный побег – стрелка (треугольной формы в сечении, длиной 60,0–71,5 см, диаметром 0,7–0,8 см), развивается из пазушной почки, формирующейся в пазухе чешуевидного листа каждого четвертого метамера плагиотропного корневища. При этом, при основании ортотропного побега, образуется только одна вегетативная почка, располагающаяся в пазухе нижнего чешуевидного листа. Развитие длинных листьев в основании ортотропного побега нами не отмечено. Кроме того, так как метамеры плагиотропного корневища сильно укорочены, данный вид следует относить к короткокорневищным.

На основании всего сказанного жизненную форму *S. lacustris* определяем, как травянистый поликарпик, многолетник, длиннокорневищный (длина метамеров обычно превышает их диаметр), с моноподиально нарастающими полициклическими плагиотропными побегами и монокарпическими ортотропными олиственными при основании генеративными монокарпическими побегами (стрелками) с метельчатыми соцветиями, вегетативно подвижный, неявнополицентрический, с бахромчатой корневой системой, частичной поздней неспециализированной морфологической дезинтеграцией. Отметим, что Е.В. Лелекова (2006) и

П.Ю. Жмылев с соавт. (2017) также относят его к многолетним растениям. Однако, П.Ю. Жмылев с соавт. (2017) указывают его как короткокорневищное растение, отмечая при этом, что у данного вида могут развиваться корневища с удлинёнными междоузлиями, что, в целом, не противоречит нашим наблюдениям.

3.2 Специфика вегетативных диаспор

Многими исследователями неоднократно отмечалось, что неоднородность водной среды является важным фактором, оказывающим селективное влияние на водные растения, отражающиеся в специфических изменениях не только в структуре и функциях их органов, но и форм роста (Sculthorpe, 1967; Barrett et al., 1993; Santamaría, 2002; Kameyama, Ohara, 2006; Eckert et al., 2016). Так, не случайно C.G. Eckert et al. (2016) полагают, что разнообразие механизмов вегетативного размножения характерных для водных растений, в полной мере связано с экологическим отбором, обусловленным специфическими условиями среды. Ряд ученых давно указывают на более важную роль вегетативного размножения у растений вод, по сравнению с наземными растениями (Schulthorpe, 1967; Hutchinson, 1975; Thompson, Eckert, 2004; Kameyama, Ohara, 2006; Лапиров, 2014б; Eckert et al., 2016 и др.), и, даже отчасти, на сдерживание ими генеративного воспроизведения (Arber, 1920; Лапиров, 2014б). Этому способствует более стабильная водная среда (по сравнению с наземной), в которой пригодных условий для развития вегетативных диаспор значительно больше, чем для прорастания семян (Schulthorpe, 1967; Лапиров, 2014б; Eckert et al., 2016). Еще S.C.H. Barrett et al., (1993) указывал на обособление растений вод от наземных, резюмируя это тем, что водные растения обладают специфическими признаками, являющимися либо уникальными, либо достигающими высокой степени специализации. Еще одним доводом в пользу превалирования вегетативного размножения над генеративным является то, что именно вегетативное размножение способствует разделению совокупного репродуктивного усилия между многочисленными раметами (как, например, у целого ряда гелофитов – представителей *Sparganium, Typha, Nelumbo, Equisetum fluviatile, Glyceria maxima* и др.), каждая из которых способна выступать в качестве источника производства и рассеивания семян (Šerá, Šerý, 2004; Thompson, Eckert, 2004; Eckert et al., 2016).

Корневища гелофитов с пазушными почками, представляют собой значительный потенциал, как для переживания неблагоприятных условий, так и для вегетативного размножения (Sculthorpe, 1967; Eckert et al., 2016). Вегетативное размножение при помощи корневищ можно наблюдать, прежде всего, на примере длиннокорневищных гелофитов (*Sparganium* spp., *Typha, Phragmites australis, Glyceria maxima, Equisetum fluviatile* и др.). Так, моноподиальные розеточные побеги этих растений, уже на ранних стадиях своего развития,

обладают самостоятельностью за счет образования мочки придаточных корней. В результате отрыва от корневищ основного (материнского) растения, они способны укореняться и продолжать свое дальнейшее развитие (Barrat-Segretain et al., 1998). Аналогичное явление характерно и для короткокорневищных гелофитов, у которых молодые побеги, развивающиеся из пазушных почек также способны быстро обособляться от материнского растения (например, у *Butomus umbellatus* (Thompson, Eckert, 2004)). Кроме того, вегетативные фрагменты корневищ и столонов гелофитов обладают тотипотентностью, то есть на их основе может быть сформировано растение, обладающее всеми свойствами и характеристиками материнского. Так, например, фрагменты столонов *Hippuris vulgaris* и корневищ *Sparganium emersum*, образованные несколькими сохранившимися метамерами, способны укореняться (хоть и в очень малом числе случаев) (Barrat-Segretain et al., 1998).

Клубнеобразующие растения – это особая группа, в которую входят как наземные, так и водные и прибрежно-водные таксоны (Савиных, 2009). Потенциальная важность клубней для размножения и воспроизведения уже не раз подчеркивалась. Клубни легче переносят холод, засуху, и, кроме того, имеют минимальные риски быть съеденными животными, так как нередко располагаются на значительных глубинах в грунте (Marburger, 2006; Masuda et al., 2006). Среди гелофитов зимующие клубни хорошо выражены у представителей рода *Sagittaria* L. (*Sagittaria sagittifolia*, *S. latifolia* Willd и *S. platyphylla* (Engelm.) J.G. Sm.), *Nelumbo nucifera* (Masuda et al., 2006) с *N. komarovii* (Хроленко и др., 2019). Клубни нередки и у гидрофитов (*Stuckenia pectinata* (L.) Börner, *S. macrocarpa* (Dobrochot) Tzvelev и *S. chakassiensis* (Kaschina) Klinkova (Лапиров, 1995; Лапиров, Киприянова, 2015), *Hydrilla verticillata* (L., fil.) Royle (Ефремов и др., 2020).

Клубни у *Sagittaria sagittifolia* развиваются на терминальных концах столонов (состоящих из 4–6 метамеров, длиной 20,0–60,0 см (Arber, 1920; Алябышева, Жукова, 2000; Коровкин, 2005; Лелекова, 2006) а иногда и до 97,4 см (наши данные), образующихся из пазушных почек, располагающихся в зоне возобновления (на розеточном участке) монокарпических побегов. Так по нашим данным на территории Ярославской обл., число столонов, производимых одним растением за сезон, может достигать 8–10, что не противоречит данным А.Г. Лукиной (2000). При этом, столоны стрелолиста способны ветвиться акропетально, формируя побеги n+1 порядка (длина до 16,0–22,0 см и диаметр 0,3–0,2 см), которые также, как и основные столоны, оканчиваются клубнями. Число клубней, производимых растением *Sagittaria sagittifolia*, по разным данным, от 2–3 (редко до 4–5) (Коровкин, 2005), а иногда и до 9–10 клубней (Arber, 1920; Кривохарченко, Жмылев, 1996; Алябышева, Жукова, 2000). В культуре число сформированных клубней может достигать 15 (Кривохарченко, Жмылев, 1996). При этом одно растение другого гелофита – *Sagittaria latifolia*, способно формировать до 40 клубней за сезон (Yeo, 1966). Клубни

Sagittaria образованы двумя метамерами с короткими паренхиматизированными междоузлиями и бесцветными чешуевидными листьями, оканчиваются они защищенной чещуевидными листьями терминальной почкой. Подробно морфометрические характеристики клубней *S. sagittifolia* изложены в значительном числе работ (Кривохарченко, Жмылев, 1996; Алябышева, Жукова, 2000; Лукина, 2000; Коровкин, 2005; Лелекова, 2006; Marburger, 2006; Лапиров, 2012б).

У гелофита *Nelumbo komarovii* клубневидные структуры образованы одним разросшимся метамером оси (длиной до 3–5 см и диаметром 1,5–1,8 см) последовательного плагиотропного участка столона (Хроленко и др., 2019). В данном случае, уже ярко прослеживается близость данного растения к гидрофитам, так как пазушная почка, расположенная в основании разросшегося метамера, способна сформировать дочернюю клубневидную структуру (Хроленко и др., 2019), то есть способна к израстанию (как, например, у что у гидрофита *Stuckenia* (Лапиров, Киприянова, 2015)). У стрелолиста этого явления не наблюдается (Коровкин, 2005). Отметим, что для представителей рода *Sparganium* также характерно наличие клубневидных структур (подробнее см. в прдразделе 3.1.2.6).

Для некоторых растений вод свойственно явление псевдовивипарии (Лапиров, Беляков, 2026). В большинстве случаев псевдовивипария выступает реакцией растения на стрессовые воздействия, возникающие в резко меняющихся или суровых условиях окружающей среды (Енущенко, Пробатова, 2017), которые снижают возможность завязывания семян, их дальнейшее прорастание и выживание проростков (Coelho et al., 2006). Псевдовивипария широко распространена среди арктических и высокогорных растений (Lo Medico et al., 2018; Lombello et al., 2020; Кайбелева и др., 2020), где число псевдовивипарных видов достигает 10%, а в некоторых случаях 25% (Sarapultsev, 2001). Отрицательным эффектом псевдовивипарии является отсутствие полового размножения, которое имеет большее значение в приобретении новых адаптационных механизмов к изменениям окружающей среды (Gordon-Gray et al., 2009). По нашим данным псевдовивипария отмечена у 74 видов цветковых растений вод и заболоченных участков, принадлежащих к 31 роду из 13 семейств (Лапиров, Беляков, 2026). Среди гелофитов это явление отмечено не более чем у 16% таксонов.

Среди гелофитов образование вегетативных почек в соцветиях, было упомянуто и для *Baldellia ranunculoides* (L.) Parl. (Kozlowski et al., 2008). Пролиферация у перечисленных растений наблюдается в результате возникновения придаточных почек из латеральной меристематической ткани в пазухах ветвей соцветия, прицветников (Glück, 1905 – цит. по Vuille, 1988; Gordon-Gray et al., 2009; Zona, Howard, 2022). Отметим, что у одних видов *Baldellia* на одну мутовку может формироваться две почки (например, *Baldellia ranunculoides* (L.) Parl.), а у других – чаще одна (например, *B. alpestris* (Coss.) Vasc.) (Vuille, 1988). У некоторых видов (например, у *Schoenoplectus corymbosus*, *Cyperus marginatus* Thunb.), развивающиеся в результате

пролиферации соцветия молодые вегетативные побеги способны зацвести на материнском растении еще до укоренения в грунте (Jiménez-Mejías et al., 2007; Gordon-Gray et al., 2009; Zona, Howard, 2022). По мере отмирания стебель материнского побега наклоняется, а затем и полегает на субстрат, после чего происходит укоренение молодых ramet (Gordon-Gray et al., 2009). Согласно K.D. Gordon-Gray et al. (2009), если учитывать то, что цветоносы у растений часто больше по размерам, чем подземные корневища, то при полегании они содействуют рассредоточению в пространстве молодых ramet. Последнее способствует гораздо более быстрому и надежному распространению вегетативных зачатков (Gordon-Gray et al., 2009).

У *Butomus umbellatus* (сем. Butomaceae Mirb.) неоднократно описывалась способность к образованию луковичек (основываясь на современных представлениях о воздушных диаспорах (Zona, Howard, 2022) мы считаем наиболее правильным называть данные структуры клубнелуковицами) в соцветиях (Luther, 1951; Lohammar, 1954; Hroudova et al., 1996). При этом многие исследователи указывают на нерегулярность и редкость этого явления у *B. umbellatus* (Luther, 1951; Lohammar, 1954; Hroudova et al., 1996). В 1991–1992 гг. А.Г. Лапирову удалось обнаружить клубнелуковицы в соцветиях *B. umbellatus* (рисунок 3.21А, Б) растущих на обсохшем мелководье р. Волга (окрестности с. Глебово Ярославской обл. (Рыбинский р-н)) (Лапиров, Беляков, 2022, 2026). Число цветков в соцветиях с клубнелуковицами достигало 35,1±3,7 шт., а число самих клубнелуковиц при основании соцветия – 8,1±1,5 шт. (Лапиров, Беляков, 2022, 2026). Сведения по морфометрическим характеристикам клубнелуковиц в литературе отсутствуют. По нашим данным (Лапиров, Беляков, 2022, 2026) длина клубнелуковиц *B. umbellatus* (включая терминальную почку), достигает 10,5±1,3 мм, диаметр – от 5 до 7 мм (рисунок 3.21Б). Основание клубнелуковицы представлено одним разросшимся в диаметре метамером (основание луковички длиной 2,6±0,7 мм) (Лапиров, Беляков, 2022, 2026). В основании данного метамера находится узел с открытой пленчатой чешуей (длиной 3,0±1,2 мм), с хорошо выраженными жилками и килем (Лапиров, Беляков, 2022, 2026). Здесь же может быть инициировано развитие нескольких межузловых молодых корней, длиной до 0,5 мм. Нами отмечено (Лапиров, Беляков, 2022, 2026), что в основании вышележащего узла, располагается замкнутая, либо полураскрытая пленчатая чешуя (подобная по своей структуре предыдущей), которая скрывает терминальную почку длиной 2,3±0,7 мм и емкостью 9,4±1,2 шт. (из них 2 пленчатых чешуевидных, остальные зачатки листьев срединной формации). Отметим, что в пазухах листьев клубнелуковиц (в том числе и чешуевидных) нами (Лапиров, Беляков, 2022, 2026) были обнаружены пазушные почки, располагавшиеся в пазухах 1 и 3 либо 2 и 4 листьев (на что ранее также указывал G. Lohammar (1954)): емкость первой (самой нижней) пазушной почки достигала 6–8 листовых зачатков, в то время емкость второй – 3–4 листовых зачатков (Лапиров, Беляков, 2022, 2026).

G. Lohammar (1954) указывает, что если поместить клубнелуковицы летом в теплую воду – то они начнут свое развитие, а если поместить луковички осенью в холодную воду – то они остаются в состоянии покоя до весны. В любом случае, в литературе нет сведений об успешном выращивании растений *B. umbellatus* из клубнелуковиц. Это не удалось сделать и нам. Поэтому мы поддерживаем точку зрения ряда исследователей (Ballesteros et al., 2005; Hroudova et al., 1996), что размножение *B. umbellatus* клубнелуковицами является факультативным, не столь важным для сохранения популяций явлением (Лапиров, Беляков, 2022, 2026). Тем более что их роль в расселении вида (по сравнению с генеративными зачатками) чрезвычайно мала (Лапиров, Беляков, 2022, 2026). Последнее обусловлено тем, что клубнелуковицы не опадают по отдельности с материнского растения, а полегают осенью на грунт вместе с отмирающим соцветием (Lohammar, 1954; Лапиров, Беляков, 2022, 2026).

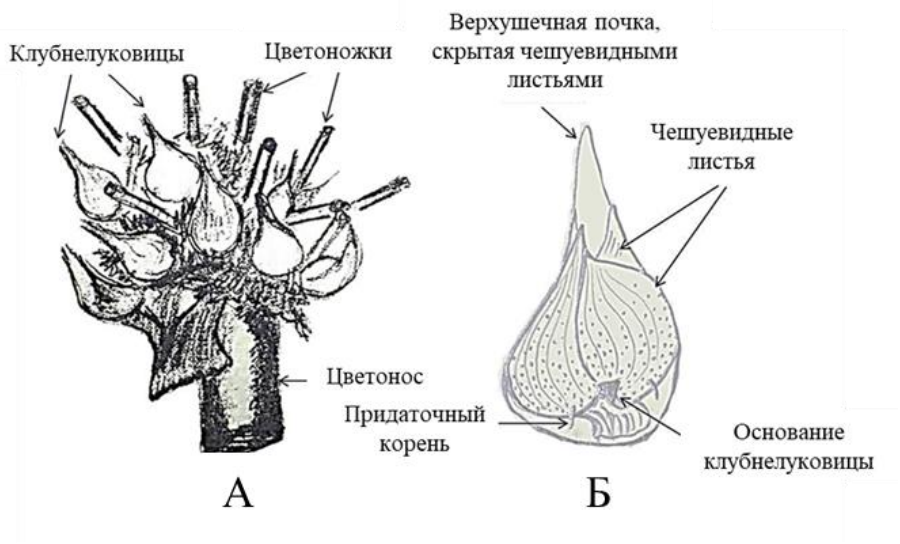


Рисунок 3.21 – Псевдовивипария у *Butomus umbellatus* (по: Лапиров, Беляков, 2022, 2026): А – клубнелуковицы в соцветии; Б – внешний вид клубнелуковицы.

У *Caldesia reniformis* (D. Don) Makino, *C. parnassifolia* (L.) Parl., *C. grandis* Sam. также наблюдается явление пролификации, связанное с появлением в соцветии вегетативных почек, которые многие исследователи в своих работах называют турионами (Glück, 1906; Banerji, 1952; Sculthorpe, 1967; Casper, Krausch, 1980; Liu et al., 2002; Gituru et al., 2002; Kashta, Rakaj, 2003; Adamec, 2008, 2018; Yue et al., 2012). Согласно H. Glück (1906) явление пролиферации в соцветии у *Caldesia* может быть обусловлено нахождением растений на глубине, что способствует трансформации соцветия в вегетативную структуру. Подобные турионы (рисунки 3.22А и Б) мы наблюдали у растений *C. grandis*, растущих в заболоченной части берега ручья при впадении его в горное озеро Национального лесного парка Маншань (Mangshan National Forest Park) в провинции Хунань (Китай) 22 VIII 2024 г.

Длина у исследованных нами турионов *C. grandis* достигает 1,2±0,2 см, ширина – 0,4±0,0 см (рисунок 3.22Б(а)). Как и в случае с *C. reniformis*, турионы *C. grandis* образованы осью с супротивно располагающимися на ней сильно уплотненными листьями. Первые три нижние листа пленчатые чешуевидные с коротким остроконечием (рисунок 3.22Б(б)). При этом длина самого маленького (нижнего) из них, примерно, равна чашелистику (до 2 мм); длина последующих чешуевидных листьев постепенно увеличивается до 6,5–7 мм. Затем следуют 3–4 ассимилирующих листа. Все они по своей форме сходны с чешуевидными (образованы только влагалищной частью, длиной до 6–8 мм), но отличаются от них большей толщиной и плотностью (рисунок 3.22Б(в)). Емкость верхушечной почки турионов (рисунок 3.22Б(г)) – 6±1 листовых зачатков. Подобного рода турионы формируются и у *C. parnassifolia* (Buchenau, 1871). Отметим, что турионы *Caldesia* способны развиваться даже когда они еще прикреплены к главной цветоносной оси, причем, как правило, в таких условиях корни у них развиваются поздно (Buchenau, 1871; Banerji, 1952; Adamec, 2018). После отделения от материнского растения погруженные на дно турионы способны оставаться в жизнеспособном состоянии до 8–12 месяцев (Adamec, 2018). На дне водоема (при более низкой температуре и слабой освещенности) они прорастают и укореняются (Adamec, 2008, 2018). Как полагает L. Adamec (2008, 2018) эти неблагоприятные для роста и развития условия компенсируются способностью поглощать минеральные питательные вещества быстро развивающимися корнями.

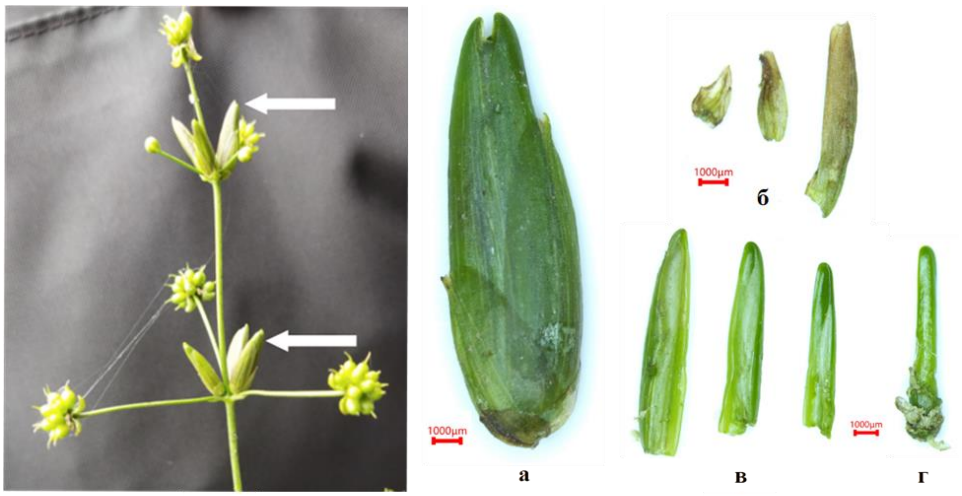


Рисунок 3.22 – Участок соцветия *Caldesia grandis* с незрелыми семенами и турионами (показаны стрелками) (А) а также турион и его морфологическая структура (Б): а – внешний вид; б – три нижних пленчатых чешуевидных листа; в – три последующих листа (похожи на чешуевидные, но более толстые и хрящеватой консистенции); г – конус нарастания (все по: Лапиров, Беляков, 2026). Пояснения см. в тексте.

В процессе развертывания турионов *Caldesia* мы наблюдали раскрытие (приблизительно, под углом 45°) 3-х пленчатых чешуевидных листьев и последующих 3–4 листьев более толстых и мясистых. При этом, метамеры между последними 2–3 листьями увеличиваются в длине. По мере дальнейшего развития наблюдается формирование линейных листьев, которые позже сменяются на листья с плавающей листовой пластинкой и далее, на воздушные черешковые листья. Отметим, что в процессе развёртывания листьев наблюдается формирование придаточных корней и базального участка розеточного побега.

В условиях Научно-исследовательского института технологий и индустрии водных растенииий провинции Хубей (Китай, август 2024 г.) мы также наблюдали пролиферации в соцветии у видов рода *Aquarius* Christenh. & Byng (сем. Alismataceae), растущих в тропических и субтропических районах Южной и Центральной Америки (Жданов, 1987; Фомин, 2012) – *Aquarius grisebachii* (Small) Christenh. & Byng, *Aquarius cordifolius* (L.) Christenh. & Byng и *A. macrophyllus* (Kunth) Christenh. & Byng. У указанных видов *Aquarius* в пазухах мутовок соцветия мы, как и ряд других исследователей (Жданов, 1987; Lehtonen, 2007; Фомин, 2012), наблюдали развитие одного (двух) сформированных молодых растений (рисунок 3.23). При этом, В.С. Жданов (1987) не наблюдал пролиферации у *A. macrophyllus*.

Формирование вегетативных пролиферaций у *Aquarius* увеличивается в том случае, если растение способно формировать длинные соцветия, которые могут изгибаться под своей тяжестью и погружаться в воду. При этом, количество молодых растений, формирующихся в соцветии, по-видимому, может сильно варьировать на уровне популяции (Lehtenen, 2007). Описания молодых дочерних растений в литературных источниках отсутствует.

По нашим данным, молодые растения сформированные в мутовках соцветия *Aquarius macrophyllus* достигали длины 4,0 см (рисунок 3.23), в то время как у *A. grisebachii* – 3,2±0,2 см (рисунок 3.24). В обоих случаях, в основании молодых растений располагались до 5 спирально расположенных отмерших пленчатых чешуевидных листьев (приблизительно, длиной до 1 см). Далее располагались нормально развитые спирально расположенные листья (размерные характеристики см. в таблице 3.12), число которых у *A. macrophyllus* достигало 5–6, а у *A. grisebachii* – 14,2±1,2 (при этом половина листьев (7,5±1,0) были отмершими). Они черешковые с влагалищем (для *A. macrophyllus* характерна фиолетовая окраска этих частей). Листовая пластинка у исследованных видов узко- или широколанцетная.

Таблица 3.12 – Морфологические характеристики нормально развитиых листьев молодых растений *Aquarius grisebachii* и *A. macrophyllus*, развивающихся в мутовках соцветия

Вид	Длина черешка, см	Диаметр черешка, см	Длина листовой пластинки, см	Ширина листовой пластинки, см
1	2	3	4	5

A. grisebachii	0,6±0,1	0,3±0,1	1,7±0,6	0,3±0,1
A. macrophyllus	1,1±0,3	0,2±0,0	2,2±0,4	1,2±0,4

К середине августа сформированные базальные участки молодых растений у обоих видов имели длину 0,45±0,06 см и диаметр 0,45±0,06 см, а емкость их верхушечных почек достигала 11,0±1,1 листовых зачатков. Отметим, что у растений, находящихся на соцветиях в воздушной среде, придаточные корни отсутствовали. Однако, при опускании основания этих молодых растений (вместе с соцветием материнского экземпляра) в воду, они быстро развивали придаточные корни, не отделяясь при этом от материнского растения. Дальнейшего развития этих молодых растений мы не наблюдали.

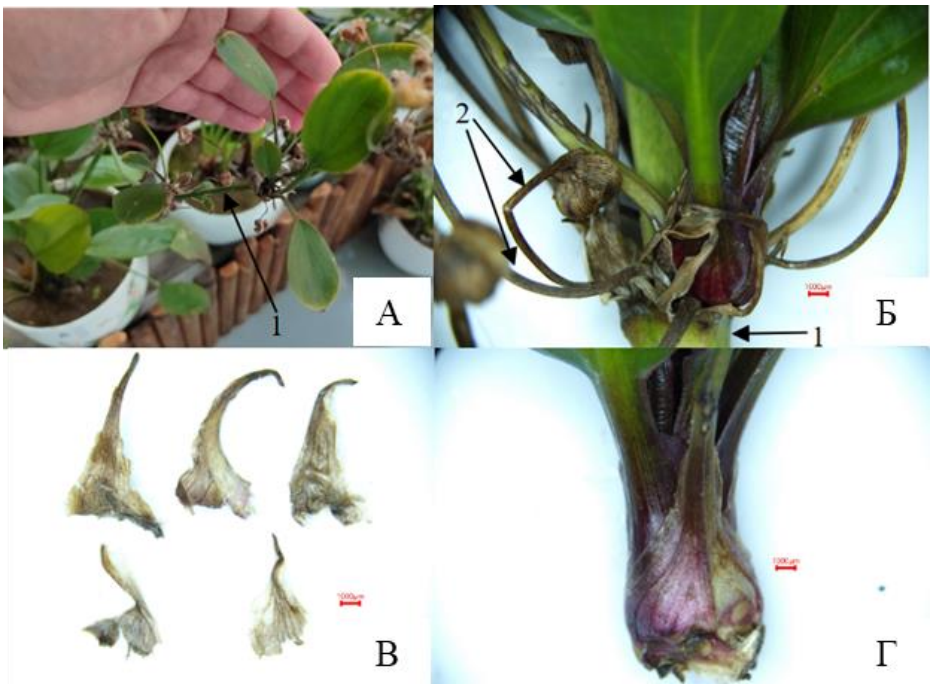


Рисунок 3.23 – Молодые растения, образованные в мутовках оси соцветия *Aquarius macrophyllus* (по: Лапиров, Беляков, 2026): А – внешний вид молодых растений, образованных в результате пролиферации соцветия, Б – основание розеточной части молодого растения, прикрепленного к мутовке оси соцветия, В – чешуевидные листья, располагающиеся в основании розеточной части растения, Г – основание молодого растения с удаленными отмершими чешуевидными листьями

Примечание. 1 – ось соцветия, 2– цветоножки с плодами – коробочками.

Явление псевдовивипарии в головчатых соцветиях мы (Лапиров, Беляков, 2022, 2026) наблюдали и у *Sparganium* ×*foliosum*. Последнее, по нашему мнению, (Лапиров, Беляков, 2022, 2026), может быть обусловлено не сколько условиями среды обитания, сколько гибридным происхождением этого таксона, тем более что большинство популяций его стерильны. Отметим, что предположение о том, что псевдовивипария может быть следствием гибридизации (Лапиров,

Беляков, 2022, 2026) и последующей стерильности, ранее высказывали и зарубежные ученые (Flovik, 1938; Gordon-Gray et al., 2009). Так в 2018 г. на оз. Заозерье (Ростовский р-н, Ярославской обл.) в составе головчатых соцветий гибрида мы (Лапиров, Беляков, 2022, 2026) обнаружили как пестичные и тычиночные терратные цветки, так и молодые, слабо развитые вегетативные розеточные побеги (рисунок 3.25). Приведем их описание (по: Лапиров, Беляков, 2022, 2026). В основании этих слабо развитых вегетативных розеточных побегов располагаются 3–4 пленчатых, лопатчато-расширенных образования (длиной до 3,1±0,4 мм, шириной – 1,1±0,4 мм). По своей форме они подобны прицветникам. Затем следовали пленчатые ассимилирующие листья, с большим влагалищем и коротким острием в верхней части (листья переходного типа – от чешуевидных к нормально развитым). Как и в первом случае, их число достигало 3–5(5), длина –3,0±0,6 мм, ширина – 1,0±0,3 мм. Следующие 1–2 листа – линейные, ассимилирующие (с пленчатым влагалищем на 2/3 листа), длиной 7,0±4,2 мм и шириной 0,3±0,1 мм. Емкость верхушечной почки таких розеток достигает 3,0±0,7 листовых зачатков. Длина основания розеточного побега – 0,5±0,1 мм, диаметр – 0,5±0,2 мм, пазушные почки отсутствуют.



А Б

Рисунок 3.24 – Молодые растения, образованные в мутовках оси соцветия *Aquarius grisebachii*: А – внешний вид растения, Б – молодые растения в мутовках оси соцветия (по: Лапиров, Беляков, 2026)

Примечание. 1 – ось соцветия, 2 – цветоножки с коробочками, 3 – молодые растения, образованные в результате пролиферации соцветия.

Близкие по структуре побеги в соцветиях *S.* ×*foliosum* ранее наблюдались и у другого гелофита – *Glyceria maxima* (Экзерцева, 1976а, б; Булохов и др., 2020). Однако, в отличие от *S.* ×*foliosum*, у *G. maxima* в процессе пролиферации цветка, цветковые чешуи и тычинки

значительных изменений не претерпевают (Экзерцева, 1976а, б; Лапиров, Беляков, 2022, 2026). По-видимому, это характерно и для других наземных злаков. Отметим, что вивипарные побеги *G. maxima*, находящиеся еще на материнском растении, могут достигать длины 8–10 см, проходить начальные фазы кущения (Экзерцева, 1976а, б). По данным А.Д. Булохова с соавт. (2020) после укоренения в почве вивипарные побеги этого растения интенсивно развиваются и к осени формируют корневище с терминальной розеткой из 3–4 листьев, которая зимует.

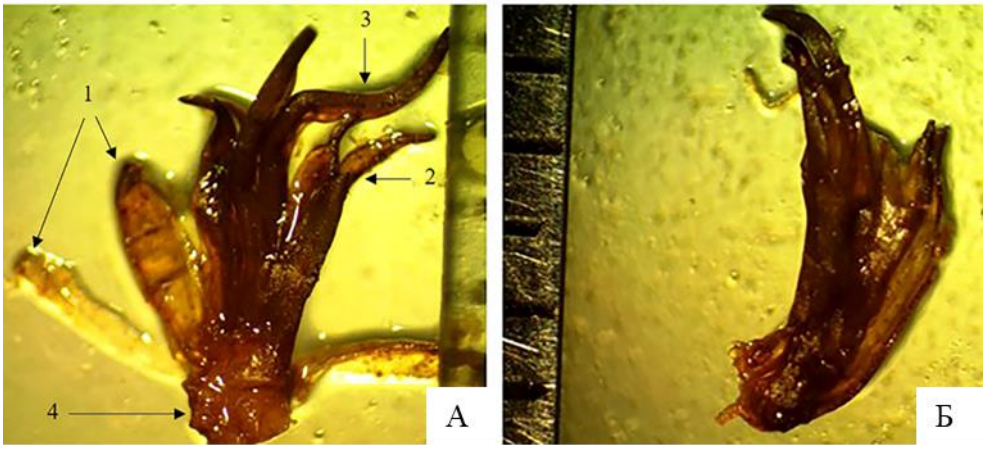


Рисунок 3.25 – Внешний вид молодых розеточных побегов (А и Б), возникающих в головчатых соцветиях *Sparganium* ×*foliosum* (рисунок по: Лапиров, Беляков, 2026)

Примечание. 1 – пленчатые, лопатчато-расширенные структуры, подобные прицветникам; 2 – пленчатые ассимилирующие листья, с большим влагалищем и коротким острием в верхней части; 3 – ассимилирующий линейный лист с большим пленчатым влагалищем; 4 – основание розеточного побега и место его прикрепления к основанию соцветия.

Из всего сказанного следует, что гелофиты обладают целым рядом высокоспециализированных структур вегетативного размножения и расселения, к которым можно отнести клубни, корневища, пазушные почки и псевдовивипарные образования в соцветиях (например, клубнелуковицы, турионы и розеточные побеги).

3.3 Модели побегообразования и строение гелофитов с позиции модульной и структурно-функциональной организации

3.3.1 Модели побегообразования

Рассмотрим принадлежность основных видов гелофитов в рамках четырех ранее выделенных Т.И. Серебряковой (1977, 1981) моделей побегообразования и сравним их с таковыми у гидрофитов и гигрогелофитов.

Симподиальная полурозеточная модель широко распространена среди гелофитов. Так непосредственно симподиальная полурозеточная модель показана для видов рода *Alisma* L., *Caldesia* Parl. и *Zizania aquatica* L.; среднерозеточная – для представителей изученных нами родов *Sparganium* L. (Беляков, 2016), *Typha* L., *Sagittaria* L., а также видов *Nelumbo komarovii* Grossh. (Хроленко и др., 2019), *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. и *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.). Эта же модель побегообразования широко распространена как среди гидрофитов (полурозеточная модель – у *Lobelia dortmanna* L. (Лапиров и др., 2017а), верхнерозеточная модель – у *Stratiotes aloides* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Петухова, 2008) и *Hottonia palustris* L. (Мазеина, Савиных, 2008)), так и среди гигрогелофитов (полурозеточная модель распространена у *Acorus calamus* L., *Rorippa palustris* (L.) Besser, *Cicuta virosa* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (Мальцева, 2006, 2009), *Sium latifolium* L. (Негодина, Шабалкина, 2018), *Calla palustris* L. (Вишницкая, 2008; Мальцева, Савиных, 2008) и др.).

Симподиальная длиннопобеговая модель отмечена у таких гелофитов как *Equisetum fluviatile* L. (Лапиров, Беляков, 2019), *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Лелекова, 2006; Беляков Лапиров, 2025) и *Monochoria vaginalis* (Burm.f.) C. Presl ex Kunth и *M. korsakowii* Regel et Maack.

Касаясь исследованных нами представителей *Monochoria*, считаем важны дать пояснение, почему мы отнесли эти растения к симподиальной длиннопобеговой модели. Это объясняется тем, что модель побегообразования данного растения, скорее симподиальная вторично-длиннопобеговая или вторично-безрозеточная (терм. Серебрякова, 1971б), чем полурозеточная. Согласно Т.И. Серебряковой (1971б), такая модель побегообразования формируется в следствие ранней закладки в конусе нарастания генеративной структуры, в результате чего междоузлия розеточного участка могут вытянуться, а розеточная фаза развития – выпасть. Мнения о том, что для данного растения характерна длиннопобеговая модель побегообразования придерживаются и D.J.L. de Sousa et al. (2016), которые на основе анализа морфологии побеговых систем представителей сем. Pontederiaceae относят *M. vaginalis* и *M. korsakowii* к группе видов с длинными стеблевыми междоузлиями и очередными черешковыми листьями.

Эта же модель побегообразования отмечена у гидрофитов, представителей родов *Potamogeton* L., *Myriophyllum* L., видов – *Hydrilla verticillata* (L., fil.) Royle (Ефремов и др., 2020), *Ranunculus circinatus* Sibth., *R. trichophyllus* Chaix, *R. kauffmannii* (Clerc) V.I. Krecz., *R. aquatile* (L.) Dumort. и *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre. У гигрогелофитов модель показана для *Ranunculus lingua* L., *Lythrum salicaria* L., *Lysimachia thyrsiflora* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L.

Моноподиальная длиннопобеговая модель показана для немногочисленных видов гелофитов – представителей рода *Schoenoplectus* (Rchb.) Palla (*Schoenoplectus lacustris* и

Schoenoplectus litoralis (Schrad.) Palla). Отнесение этих видов к данной модели связано с тем, что длина метамеров корневища у него, как правило больше, чем их диаметр. Среди гидрофитов эта модель побегообразования отмечена у *Salvinia natans* (L.) All., *Elodea canadensis* Michx., *Ceratophyllum demersum* L., *Utricularia vulgaris* L., представителей родов *Najas* L. *Zannichellia* P. Micheli ex L., *Ruppia* L. Среди гигрогелофитов – у *Thelypteris palustris* Schott, *Marsilea quadrifolia* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult. (Михайлова, Савиных, 2016), *E. acicularis* (L.) Roem. & Schult., и *Veronica anagallis-aquatica* L. с *V. beccabunga* L. (Савиных, 2006)).

Моноподиальная розеточная модель отмечена только у представителей рода *Butomus* L. (*Butomus umbellatus* L. и *B. junceus* Turcz.). Среди гидрофитов данная модель отмечена у видов родов *Isoëtes* L., *Nymphaea* L., *Nuphar* Sm., *Subularia aquatica* L. Отметим, что у *Callitriche palustris* L. модель побегообразования моноподиальная верхнерозеточная, ранее описанная Е.В. Лелековой (2006, 2008). Аналогичная структура побега характерна и для *Trapa natans* L. Среди гигрогелофитов она показана для монокарпиков с ортотропными побегами – *Ranunculus sceleratus* L. и *Oenanthe aquatica* (Мальцева, 2006).

Как показывает проведенный нами анализ, наиболее распространенными для растений вод являются модели побегообразования с симподиальным характером нарастания. У гелофитов широко представлена симподиальная полурозеточная модель побегообразования, в рамках которой выделены как собственно полурозеточная, так и среднерозеточная. Полурозеточная модель характерна для вегетативно неподвижных моноцентрических однолетников (*Zizania aquatica* L.), короткокорневищных малолетников (*Alisma gramineum* Lej.) и многолетников (*Alisma plantago-aquatica*) с кистевидной корневой системой и ортотропными полурозеточными монокарпическими побегами. Среднерозеточная модель свойственна для явнополицентрических столонно-клубневых (например, *Sagittaria sagittifolia* L.) и длиннокорневищных (например, представители родов *Sparganium* L., *Typha* L. и т.д.) малолетников вегетативного происхождения (с сохранением тенденций развития многолетних трав (Лелекова, 2006)). Симподиальная длиннопобеговая модель характерна для вегетативно подвижных явнополицентрических многолетников с удлиненными анизотропными монокарпическими побегами – *Equisetum fluviatile, Scolochloa festucacea* и *Phragmites australis* – способных формировать обширные заросли. Моноподиальная длиннопобеговая и розеточная модели характерны лишь для гелофитов, относящихся к неявнополицентрическим длиннокорневищным многолетникам (*Schoenoplectus lacustris*) и короткокорневищным малолетникам вегетативного происхождения (*Butomus umbellatus*).

Таким образом, гелофиты входят в состав всех четырех моделей побегообразования, предложенных Т.И. Серебряковой (1977, 1981). Наиболее распространенная среди них – симподиальная полурозеточная модель.

3.3.2 Структурные особенности побеговых систем с позиции модульной и структурно-функциональной организации

В разделе представлен анализ разнообразия элементарных модулей (ЭМ), на базе которых формируются побеги различных видов гелофитов, рассмотрено разнообразие их структурно-функциональной организации, сделана попытка соотнести полученные результаты с различными видами, относящимися к представителям других экологических групп растений водоемов и водотоков – гидрофитами и гигрогелофитами.

3.3.2.1 Количественное разнообразие элементрарных модулей в структуре побегового тела

Как показывают наши исследования и немногочисленные литературные данные, у различных видов растений вод число элементарных модулей (ЭМ), слагающих одноосный монокарпический побег или побег ритма, широко варьирует, в среднем, от 3 до 10. Однако зачастую представленные в литературе данные по числу ЭМ не совсем корректны, что, отчасти может быть связано с субъективным восприятием объекта исследования. Так, например, в составе монокарпического побега гелофита *Phragmites australis* уже было выделено порядка 8 различных ЭМ (Лелекова, 2006). Три первые из них были основаны на трех составных элементах – длинный метамер, узел с чешуевидным листом и пазушной почкой. По мнению Е.В. Лелековой (2006), сама пазушная почка может выступать «триггером» разнообразия ЭМ. На базе этого подхода она выделила следующие ЭМ: «…узел с чешуевидным листом и спящей пазушной почкой; узел с чешуевидным листом и почкой возобновления; узел с чешуевидным листом и почкой обогащения…» (Лелекова, 2006, с. 78). В данном случае спящая пазушная почка и почка возобновления, по своей сути, являются одной и той же морфологической структурой. Причем стоит отметить и то, что почка обогащения, находящаяся в составе побегового тела монокарпического побега, не может находиться под землей! По нашему мнению, все эти 3 ЭМ, можно свести к одному – первому ЭМ – *узел с чешуевидным листом и спящей пазушной почкой* (по: Лелекова, 2006)! Таким образом, мы, основываясь на данных Е.В. Лелековой (2006), в нашей редакции, выделяем для *Phragmites australis* следующие 7 ЭМ: 1) *длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом, пазушной почкой и придаточными корнями*; 2) *длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом, боковым побегом и придаточными корнями*; 3) *длинное междоузлие, узел с листом переходного типа (между типичным чешуевидным и ассимилирующим), пазушной*

почкой, придаточными корнями или без них; 4) *длинное междоузлие, узел с листом переходного типа (между типичным чешуевидным и ассимилирующим), боковым побегом, придаточными корнями или без них*; 5) *длинное междоузлие, узел с ассимилирующим листом, пазушной почкой, придаточными корнями или без них*; 6) *длинное междоузлие, узел с ассимилирующим листом и побегом обогащения (способным формировать терминальное метельчатое соцветие)*; 7) *длинное междоузлие, узел с боковыми веточками сложного соцветия или колосками в пазухах недоразвитых брактей*.

Аналогичное число и структура ЭМ, перечисленных для *Phragmites australis* характерно и для другого злака – *Scolochloa festucacea* (Беляков и др., 2025а). Те же самые ЭМ (за исключением ЭМ № 6) характерны и для *Glyceria maxima*. Однако, для последнего вида свойственно наличие дициклических и озимых побегов, которые формируют розеточный участок побега (Экзерцева, 1976а), у которого в пазухах листьев срединной формации обнаружены как спящие почки, так и побеги возобновления (обычно с неполным циклом развития). Таким образом, число ЭМ у симподиального полу- или среднерозеточного гелофита *Glyceria maxima* выше (на 2 ЭМ), по сравнению с длиннопобеговыми гелофитами *Phragmites australis* и *Scolochloa festucacea* (Беляков и др., 2025а). Подобное явление, связанное с увеличением числа ЭМ, характерно и для других злаков (например, для симподиального нарастающего среднерозеточного гелофита *Zizania latifolia*). Подробнее проиллюстрируем это на примере представителей рода *Sparganium* в составе побеговых систем которых нами выделено 20 вариантов ЭМ:

Вегетативная часть побега: 1) *Длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом и пазушной почкой, придаточными корнями, либо без них*; 2) *Длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом и 2–3-я коллатеральными пазушными почками, придаточными корнями, либо без них*; 3) *Длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом, вегетативным побегом, с придаточными корнями, либо без них*; 4) *Длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом, 2-3–я вегетативными побегами, придаточными корнями, либо без них*; 5) *Длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом, пазушной клубневидной структурой, придаточными корнями, либо без них*; 6) *Короткое междоузлие, узел с листом переходного типа, пазушной почкой, и с системой стеблородных межузловых придаточных корней*; 7) *Короткое междоузлие, узел с листом переходного типа, вегетативным побегом, и системой стеблородных межузловых придаточных корней*; 8) *Короткое междоузлие, узел с листом переходного типа, вегетативно-генеративным побегом, и с системой стеблородных межузловых придаточных корней*; 9) *Короткое междоузлие, узел с листом срединной формации, пазушной почкой, и с системой стеблородных межузловых придаточных корней*; 10) *Короткое междоузлие, узел с листом срединной формации, вегетативным побегом, и с системой стеблородных межузловых придаточных*

корней; 11) *Короткое междоузлие, узел с листом срединной формации, вегетативным побегом с терминальной клубневидной структурой на конце*; 12) *Длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и пазушной почкой*; 13) *Длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и вегетативным побегом*. Генеративная часть побега: 14) *Длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и не реализованным пестичным головчатым соцветием на ножке (иногда частично или полностью сросшейся с вышележащим междоузлием)*; 15) *Длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и не реализованной цветоносной осью второго порядка (парокладием) из пестичных (в нижней части) и тычиночных (в верхней части) либо только тычиночных головчатых соцветий*; 16) *Длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и пестичным головчатым соцветием на ножке (при основании, частично (на 1/3, на 1/2, более чем на 1/2), либо полностью приросшей к расположенному выше метамеру главной оси цветоноса)*; 17) *Длинное междоузлие, узел с листом верховой формации (брактеей) и, как правило сидячим, пестичным головчатым соцветием*; 18) *Длинное междоузлие, узел с листом срединной формации и цветоносной осью второго порядка (парокладием) из пестичных (в нижней части) и тычиночных (в верхней части) либо только тычиночных головчатых соцветий*; 19) *Длинное междоузлие, узел с листом верховой формации (брактеей) и цветоносной осью второго порядка (парокладием) из пестичных (в нижней части) и тычиночных (в верхней части) либо только тычиночных головчатых соцветий*; 20) *Укороченное междоузлие, верхушечное тычиночное головчатое соцветие со слабозаметным пленчатым листом верховой формации (брактеей) при основании.*

Заметим, что некоторые типы перечисленных ЭМ могут иметь различные варианты. Так, например, ЭМ № 16 характеризуются широким набором вариантов, обусловленных не только характером прирастания ножки пестичного головчатого соцветия к вышележащему междоузлию, но и типом листа срединной формации (с плавающим на поверхности воды или воздушным) (см. рисунок 3.26).

ЭМ № 18 (как и № 19) также имеют широкий набор вариантов, разнообразие которых обусловлено: 1) *редукцией участка с тычиночными соцветиями на боковой цветоносной оси в результате повреждения (например, насекомыми) при сохранении 1 или 2 пестичных соцветий*; 2) *наличием комплекса из тычиночных соцветий на боковой цветоносной оси при отсутствии участка с пестичными соцветиями*; 3) *различным числом пестичных и тычиночных головчатых соцветий на боковой оси*; 4) *наличием листа срединной формации (с плавающим на поверхности воды или воздушным листом) или брактеи в узле с боковой цветоносной осью*.

Анализ показывает, что разнообразие типов ЭМ, слагающих монокарпический побег модельных видов *Sparganium*, различается – от 14 (представители секции *Minima*) до 18. У представителей подрода *Xanthosparganium* с простым (неразветвленным) соцветием (как у

S. emersum) число ЭМ достигает 15, с разветвленным соцветием (как у *S. gramineum* и *S. subglobosum*) – 18. У представителей секции *Erecta* число ЭМ, как правило, не превышает 17.

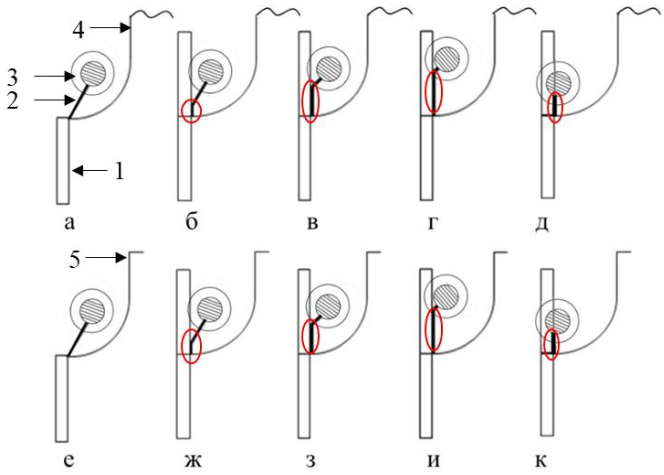


Рисунок 3.26 – Разнообразие пазушных генеративных структур 16 элементарного модуля (по: Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016)

Примечание. 1 – метамер главной оси соцветия, 2 – боковая ось n+1 порядка, 3 – пестичное головчатое соцветие, 4 – лист срединной формации с плавающей на поверхности воды верхней частью, 5 – воздушный лист срединной формации, красными эллипсами обозначена степень срастание боковой оси n+1 порядка с вышележащим метамером главной оси соцветия; а, е – ножка с терминальным пестичным головчатым соцветием не прирастает к выше расположенному метамеру; б, ж – прирастает на 1/3; в, з – прирастает на 1/2; г, и – прирастает более чем на 1/2; д, к – срастается полностью.

Внешние факторы среды регулируют тип и число ЭМ, то есть в определенных условиях формируются лишь тот состав ЭМ, который обеспечит програму развития вида в конкретных экологических условиях. Так, отличия в разнообразии ЭМ между различными экологическими формами (наземная, полупогруженная и погруженная формы) конкретных видов *Sparganium* связано не сколько с количественными, сколько с качественными изменениями (модификациями) отдельных типов ЭМ (Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016). Последнее имеет приспособительное значение (благодаря чему вид может формировать различные экологические формы) в специфических условиях водной среды. Эту особенность для растений отмечал еще А.П. Хохряков (1988).

Сходным с *Phragmites australis* не только по числу ЭМ, но и по характеру побеговой системы (длиннопобеговая модель побегообразования) является *Equisetum fluviatile* L., у которого ЭМ также представлены удлиненным метамером, узлом с мутовчато-расположенными листовыми влагалищами и почками (меристематическими зонами) (Лапиров, Беляков, 2019). Последние могут либо оставаться спящими, либо трогаться в рост, формируя побеги

возобновления следующего порядка или стерильные либо спороносные веточки с терминальными стробилами, по типу побегов обогащения у цветковых растений (Лапиров, Беляков, 2019). Для *Equisetum fluviatile* нами (Лапиров, Беляков, 2019) было выделено 8 ЭМ: 1) *длинное междоузлие с листьями, меристематическими зонами и корнями* (рисунок 3.27А); 2) *длинное междоузлие с листьями, меристематическими зонами, реализованным боковым побегом(ами) и корнями* (рисунок 3.27Б); 3) *длинное междоузлие с листьями, меристематическими зонами* (рисунок 3.27В); 4) *длинное междоузлие с листьями, меристематическими зонами и боковой(ыми) стерильной(ыми) веточкой(ами)* (рисунок 3.27Г); 5) *длинное междоузлие с листьями и боковыми веточками* (рисунок 3.27Д); 6) *длинное междоузлие с листьями, меристематическими зонами и боковой(ыми) веточкой(ами) со стробилом* (рисунок 3.27Е); 7) *длинное междоузлие с листьями и боковыми веточками со стробилами* (рисунок 3.27Ж); 8) *длинное междоузлие с листьями и главным (терминальным) стробилом* (рисунок 3.27З).

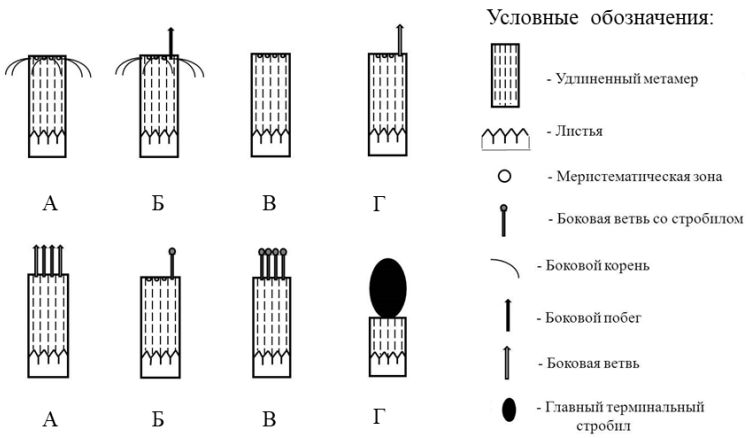


Рисунок 3.27 – Элементарные модули *Equisetum fluviatile* и условные обозначения к ним (по: Лапиров, Беляков, 2019) (пояснение см. в тексте)

Отметим, что близкое по числу количество ЭМ, показанное для симподиальных длиннопобеговых гелофитов, характерно и для гигрогелофитов (например, *Menyanthes trifoliata* и *Comarum palustris* (7 и 9 ЭМ, соответственно (Вишницкая, 2009а)). Между тем, у симподиально нарастающих длиннопобеговых гидрофитов, в отличие от гелофитов и гигрогелофитов, число ЭМ может сильно разниться – от 4 (например, у *Myriophyllum verticillatum*), 6 (у *Ranunculus circinatus, R. trichophyllus, R. kaufmannii* (Мовергоз, Бобров, 2016)) и до 9 (у *Potamogeton lucens* (Лелекова, 2006)).

Особый интрес, по нашему мнению, вызывает модульная организация *Hippuris vulgaris*, так как терминальная почка монокарпического побега этого растения имеет недетерминированный рост. Так, если у наземной и полупогруженной экологической формы этого растения монокарпические побеги моноцикличны, то у погруженных форм зимой они не

отмирают и могут продолжать свое развитие, то есть могут быть, дициклическими. Для этого растения нами выделено 8 ЭМ: 1) *длинное междоузлие с мутовкой из 2–3-х пленчатых влагалищных листьев, двух пазушных почек и узловыми придаточными корнями*; 2) *длинное междоузлие с мутовкой из 2–3-х пленчатых влагалищных листьев, одной пазушной почки, побегом (представленным участком столона, переходящим в раздземный побег) и узловыми придаточными корнями*; 3) *длинное междоузлие с мутовкой из 2–3-х пленчатых влагалищных листьев, двумя развитыми побегами (оба представлены участком столона, переходящим в раздземный побег) и узловыми придаточными корнями*; 4) *длинное междоузлие с мутовкой из 2–4-х пленчатых влагалищных листьев и узловыми придаточными корнями*; 5) *длинное междоузлие с мутовкой из 2–4-х пленчатых влагалищных листьев, боковым побегом и узловыми придаточными корнями*; 6) *удлиненное междоузлие с мутовкой из 12–16-и нормально развитых листьев без пазушных элементов*; 7) *удлиненное междоузлие с мутовкой из 12–16-и нормально развитых листьев, как правило с одной пазушной почкой*; 8) *удлиненное междоузлие с мутовкой из 12–16-и нормально развитых листьев и пазушными цветками*.

Столь малое число ЭМ связано, прежде всего, с тем, что это длиннопобеговое растение. Вегетативные пазушные почки в надземной части побега расположены диффузно и, как правило, редко трогаются в рост без абортации терминальной почки.

Некоторые многолетние длиннокорневищные (*Schoenoplectus lacustris*) и малолетние короткокорневищные (*Butomus umbellatus*) моноподиально нарастающие гелофиты, как и, например, многолетний короткокорневищный гидрофит *Nuphar lutea* и длиннокорневищный моноподиально нарастающий гигрогелофит *Eleocharis palustris*, устроены несколько сложнее. Их побеговая система образована двумя, качественно различными типами побегов – полициклическими плагиотропными олиственными (они, согласно Е.В. Лелековой (2006), являются основными конструктивными элементами особи) и однолетними ортотропными пазушными генеративными побегами (Лелекова, 2006). Но и среди этих растений наблюдаются различия в числе ЭМ. Так разнообразие ЭМ *Butomus umbellatus*, на первый взгляд, ограничивается четырьмя. В рамках основного полициклического плагиотропного олиственного побега нами выделено 4 ЭМ, причем последний ЭМ, представлен ортотропным пазушным генеративным побегом – стрелкой: 1) *короткое междоузлие, узел с листом срединной формации без пазушной почки и боковыми корнями*; 2) *короткое междоузлие, узел с листом срединной формации, спящей пазушной почкой и боковыми корнями*; 3) *короткое междоузлие, узел с листом срединной формации, латеральным побегом и боковыми корнями*; 4) *короткое междоузлие, узел с листом срединной формации и пазушным соцветием (с прицветниками) – стрелкой и боковыми корнями*.

Заметим, что все рассмотренные ЭМ *Butomus umbellatus* мы можем обнаружить, исследуя главный (материнский) полициклический плагиотропный олиственный побег. Однако если мы изучим морфологию боковых полициклических плагиотропных олиственных побегов n+1 порядка ветвления, то число ЭМ заметно возрастет. Последнее связано с тем, что развитие бокового побега сопровождается развертыванием серии из 4–7–9 чешуевидных и переходных (от чешуевидных к нормальным ассимилирующим листьям) листьев, за которыми следует серия нормально развитых ассимилирующих листьев. Таким образом, к ранее описанным ЭМ мы можем прибавить еще несколько: 1) *короткое междоузлие, узел с чешуевидным листом без пазушной почки, с или без боковых корней*; 2) *короткое междоузлие, узел с чешуевидным листом и пазушной почкой, с или без боковых корней*; 3) *короткое междоузлие, узел с листом переходного типа без пазушной почки, с или без боковых корней*; 4) *короткое междоузлие, узел с листом переходного типа, пазушной почкой, с или без боковых корней*. Отметим, что аналогичное число ЭМ (8) было указано Е.В. Лелековой (2006) для гидрофита *Nuphar lutea.*

Как показывают наши исследования по морфологии симподиально нарастающего длиннокорневищного гелофита *Schoenoplectus lacustris* и результаты работы, представленные Е.А. Михайловой и Н.П. Савиных (2016) по моноподиально нарастающему длиннокорневищному гигрогелофиту *Eleocharis palustris*, число ЭМ у этих двух видов окажется равным из-за структурного сходства организации их побеговых систем. Причем, ЭМ у этих видов будут различаться на уровне размерных характеристик (например, короткое или длинное междоузлие основной моноподиально нарастающей оси) и места развития боковых придаточных корней (межузловые или узловые). Рассмотрим *Schoenoplectus lacustris*, полициклические плагиотропные олиственные побеги которого представлены тремя вариантами ЭМ: 1) *длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом без пазушной почки и придаточными корнями*; 2) *длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом, спящей пазушной почкой и придаточными корнями*; 3) *длинное междоузлие, узел с чешуевидным листом, вегетативно-генеративным боковым ортотропным побегом и придаточными корнями*.

Последний ЭМ представляет собой однолетний, ортотропный пазушный генеративный побег – стрелку, который, также можно разделить на ряд ЭМ (подобное, как мы выше указывали было ранее сделано для *Eleocharis palustris* (Михайлова, Савиных, 2016)): 1) *короткое междоузлие, узел с чешуевидным листом без пазушной почки*; 2) *короткое междоузлие, узел с чешуевидным листом с пазушной почкой*; 3) *короткое междоузлие, узел с чешуевидным листом и боковым вегетативным побегом*; 4) *короткое междоузлие, узел с ассимилирующим шиловидным (переходным) или линейным листом без пазушной почки*; 5) *короткое междоузлие, узел с ассимилирующим шиловидным или линейным листом и генеративным побегом – стрелкой*.

Сравнивая полурозеточные (например, *Alisma plantago-aquatica*, *A. gramineum* и *Caldesia grandis*) и среднерозеточные (например, *Sagittaria sagittifolia*) гелофиты с акросимподиальным нарастанием, можно заметить, что число ЭМ, слагающих их побеговое тело, различается. Это можно объяснить наличием в подземной части среднерозеточных гелофитов столона (как у *Sagittaria sagittifolia*) или корневища (как у представителей рода *Sparganium*) с длинными метамерами. Так для *Alisma plantago-aquatica* Е.В. Лелекова (2006) приводит 8 ЭМ, в то время как для *Sagittaria sagittifolia* – 12 ЭМ. Отметим, что порядка 7 ЭМ выявлено нами для *Alisma gramineum* и порядка 8 ЭМ – для *Caldesia grandis*. Практически все ЭМ, приведенные ранее Е.В. Лелековой (2006) для *Alisma plantago-aquatica*, характерны для этих видов. При этом для *Alisma gramineum* и *Caldesia grandis* нет данных о наличии у них листьев с развитой листовой пластинкой плавающей на поверхности воды. Что касается возможности формирования не реализующейся пазушной почки в нижней части розеточного участка побега, то у *Alisma gramineum* такая особенность обнаружена нами только у растений рано обсыхающих местообитаний на территории Респ. Калмыкия (если пазушные почки, располагающиеся ближе к основанию розеточного участка побега и, формируются, то только в пазухах самых нижних летновидных или воздушных листьев). У *Caldesia grandis* почки на этом участке корневища нами не были обнаружены. При этом, у *C. grandis* узлы, расположенные в пределах соцветия, несущие брактеи с боковыми цветоносными осями, могут содержать еще и турионы, либо исключительно только турионы (!), что не характерно для *Alisma plantago-aquatica* и *A. gramineum*.

Относительно небольшое разнообразие ЭМ, по сравнению с полурозеточными гелофитами, отмечено и у полурозеточных гигрогелофитов, например, у *Cicuta virosa* – 6 ЭМ, *Oenanthe aquatica* – 7 ЭМ (Мальцева, 2009), *Sium latifolia* – 7 ЭМ (Негодина, Шабалкина, 2018) и *Caltha palustris* – 9 ЭМ (Мальцева, 2009). В эти же пределы вписывается и число ЭМ, слагающих одноосный монокарпический побег полурозеточного гидрофита *Lobelia dortmanna* (Лапиров и др., 2017). У последнего их число достигает 8[24].

3.3.2.2 Структурно-функциональное разнообразие организации побегов

В связи с ростом интереса к изучению жизненных форм водных и прибрежно-водных растений, мы проанализировали особенности структурно-функциональной организации побеговой сферы гелофитов и сравнили разнообразие их моделей с таковым у гидрофитов и

[24] Отметим, что ранее для *Lobelia dortmanna* мы приводили 10 элементарных модулей (Лапиров и др., 2017), объясняя это одновременным наличием на цветоносе коробочек с семенами, цветков и бутонов. В настоящее время мы считаем наиболее правильным объединить три последних элементарных модуля в один – длинное междоузлие, узел с брактеей и цветок/плод.

гигрогелофитов. Отметим, что важность таких работ, по мнению О.Ф. Щербаковой и М.С. Калистой (2013) проявляется в возможности инвентаризации разнообразия типов строения, что дает возможность выявить корреляции зональной структуры побега с темпами его роста, цикличностью и ритмикой развития. Для анализа использовали сочетание различных структурно-функциональных зон монокарпических (для трав с симподиальным нарастанием) и элементарных (для трав с моноподиальным нарастанием) побегов.

Анализ структурно-функциональной организации побеговой системы гелофитов позволил нам выделить 12 типов (расшифровку структурно-функциональных зон см. в примечаниях к рисункам 3.28, 3.29):

Растения с симподиальным типом нарастания побегов:

I тип: НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗО→ВЗТ→ГС или **ГС.** Этот тип характерен нескольких видов гелофитов – *Equisetum fluviatile* (рисунок 3.28А, Б), *Scolochloa festucacea* (рисунок 3.29А) и *Phragmites australis* (рисунок 3.30А). У *Equisetum fluviatile* в рамках этого типа можно выделить 2 варианта: в первом варианте зона обогащения побега представлена вегетативными веточками второго порядка (рисунок 3.28А), во втором – часть веточек на своем апикальном конце несет терминальные стробилы (рисунок 3.28Б). Однако четкой границы между этими вариантами нет. Побег заканчивается зоной главного стробила (ЗГС) выделенной нами (Лапиров, Беляков, 2019).

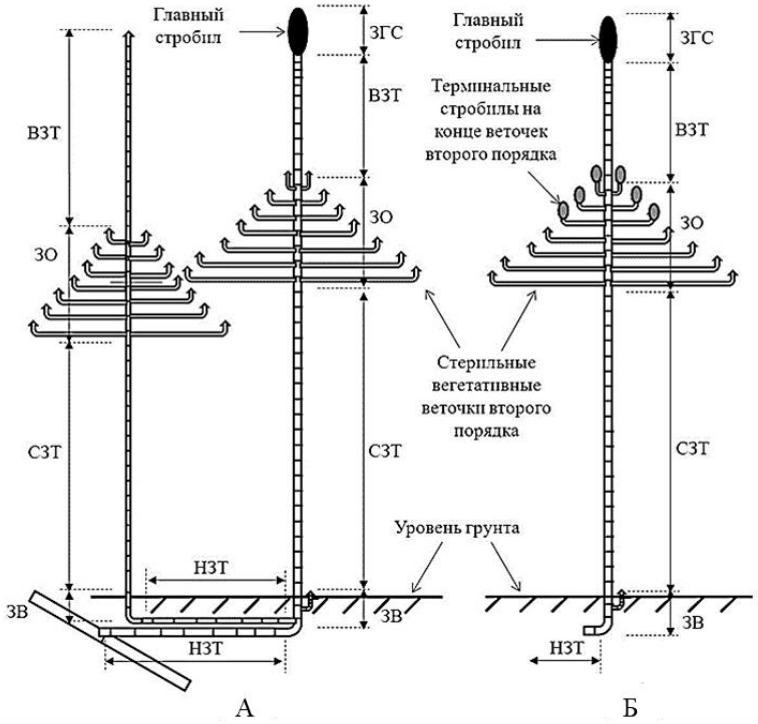


Рисунок 3.28 – Структурно-функциональная организация *Equisetum fluviatile* (по: Лапиров, Беляков, 2019, пояснения см. в тексте).

Примечание. НЗТ, СЗТ и ВЗТ – нижняя, средняя и верхняя зоны торможения, соответственно, ЗВ – зона возобновления, ЗО – зона обогащения, ЗГС – зона главного стробила.

Этот же тип структурно-функциональной организации отмечен нами у монокарпических побегов *Phragmites australis* (рисунок 3.29А), с той лишь разницей, что вместо ЗГС, у цветковых растений побег заканчивается зоной главного соцветия (ГС). У *Equisetum fluviatile* и *Phragmites australis* ЗО представлена 1–2 паракладиями, развитие которых из пазушных почек представляет собой редкое явление. У *Scolochloa festucacea* ЗО охватывает большее число метамеров монокарпического побега (рисунок 3.30А).

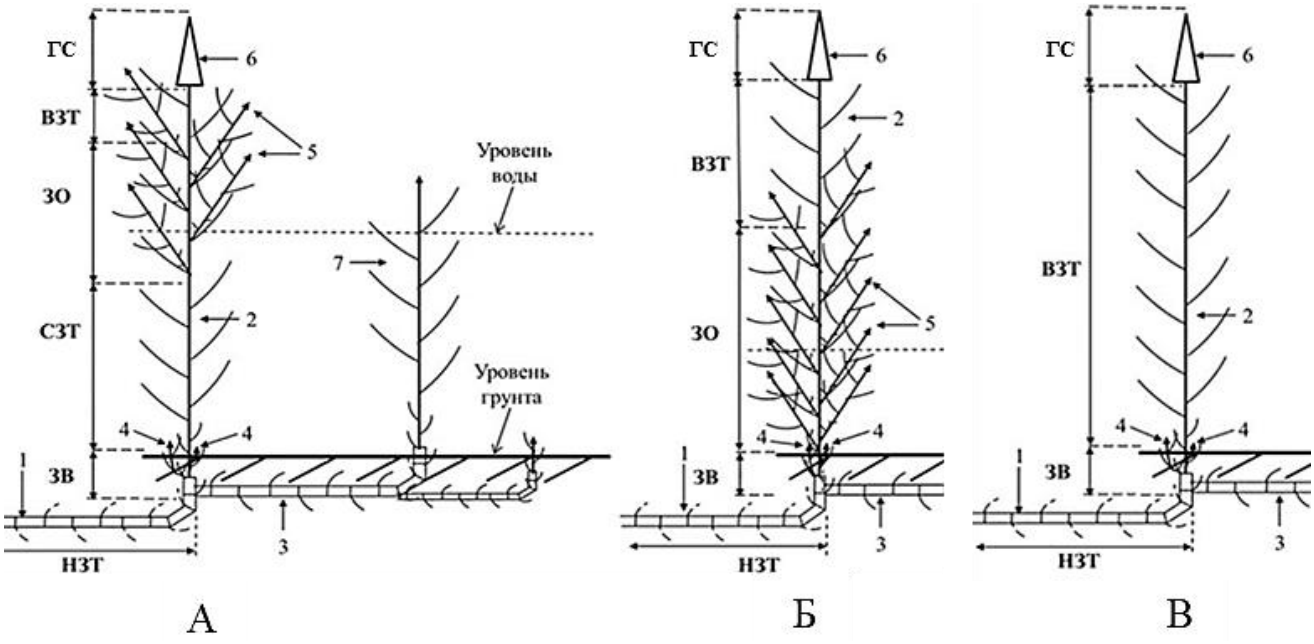


Рисунок 3.29 – Структурно-функциональная организация монокарпического побега *Scolochloa festucaceae* (цит. по: Беляков и др., 2025а)

Примечание. 1 – геофильная часть вегетативно-генеративного монокарпического побега n-порядка; 2 – надземная часть вегетативно-генеративного монокарпического побега n-го порядка ветвления; 3 – геофильное корневище побега n+1 порядка ветвления, развившееся экстравагинально и плагиотропно; 4 – побеги n+1 порядка ветвления, развивающиеся интравагинально и апогеотропно; 5 – побеги обогащения; 6 – соцветие; 7 – надземная часть побега n+1 порядка ветвления с неполным циклом развития. Расшифровку сокращения структурно-функциональных зон см. на рисунках 3.28, ГС – главное соцветие.

II тип: НЗТ→ЗО→ГС. Самый малочисленный по числу структурно-функциональных зон тип; характерен для видов рода *Alisma*. Е.В. Лелековой (2006) в составе структурно-функциональных зон побега *Alisma plantago-aquatica* вместо ЗО показана ЗВ (рисунок 3.31). Между тем, ЗВ у монокарпического побега должна располагаться ниже уровня грунта. В нашем случае почка, на базе которой развивается побег следующего порядка ветвления, располагается в верхней части розеточного участка побега, то есть над поверхностью грунта. В связи с этим, наиболее корректно называть этот участок ЗО, тем более что основными функциями этой зоны

является фотосинтез и репродукция. ЗО представляет собой верхний метамер розеточного участка побега с пазушной почкой, развивающейся в вегетативно-генеративный побег замещения с неполным циклом развития (Лелекова, 2006; Савиных и др., 2015). В течение вегетационного сезона, на базе побега n-го порядка развивается более трех однотипных побегов замещения, формируя трех- либо четырехчленную акросимподиально нарастающую побеговую ось (Кривохарченко, Жмылев, 1996; Лелекова, 2006; Савиных и др., 2015). Отметим, что постепенное погружение в почву (в течение вегетационного сезона) основания каждого последующего побега замещения (за счет наличия контрактильных корней) дает возможность говорить, по меньшей мере, о сочетании ЗО (в летний период) функций ЗВ (в весенний период).

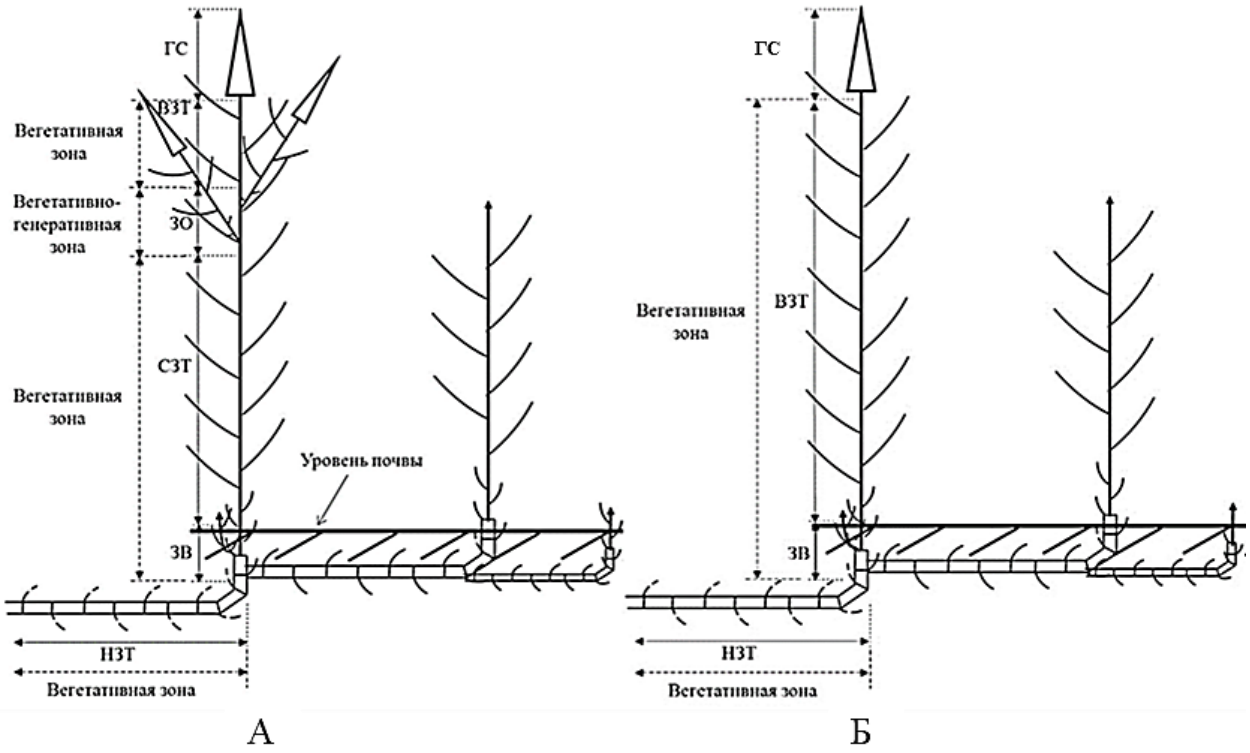


Рисунок 3.30 – Структурно-функциональная организация *Phragmites australis* (по: Лелекова, 2006, с изменениями).

Примечание. Обозначения элементов побеговой системы те же, что и на рисунке 3.29; расшифровку сокращения структурно-функциональных зон см. на рисунках 3.28 и 3.29.

III тип: НЗТ→ЗВ→ВЗТ→ЗО→ГС. Тип отмечен для *Sagittaria sagittifolia* (рисунок 3.32). Нижняя зона торможения в этом случае состоит из 3-х элементов: участок столона материнского побега (НЗТ-1), клубень (НЗТ-2) и участок побега с длинными междоузлиями (НЗТ-3), служащий для выноса терминальной почки на поверхность грунта. Зона возобновления располагается в базальной части розеточного побега. На базе пазушных почек, располагающихся в составе ЗВ, развиваются столоны с терминальными клубнями, функциями которых является возобновление, размножение и расселение (Лелекова, 2006). ВЗТ представлена метамерами розеточного участка

побега, пазушные почки которых в рост не трогаются. У *S. sagittifolia* ЗО аналогична и ритмологически сходна с таковой у *Alisma plantago-aquatica* (Лелекова, 2006) и при погружении в грунт может также сочетать в себе функции ЗВ.

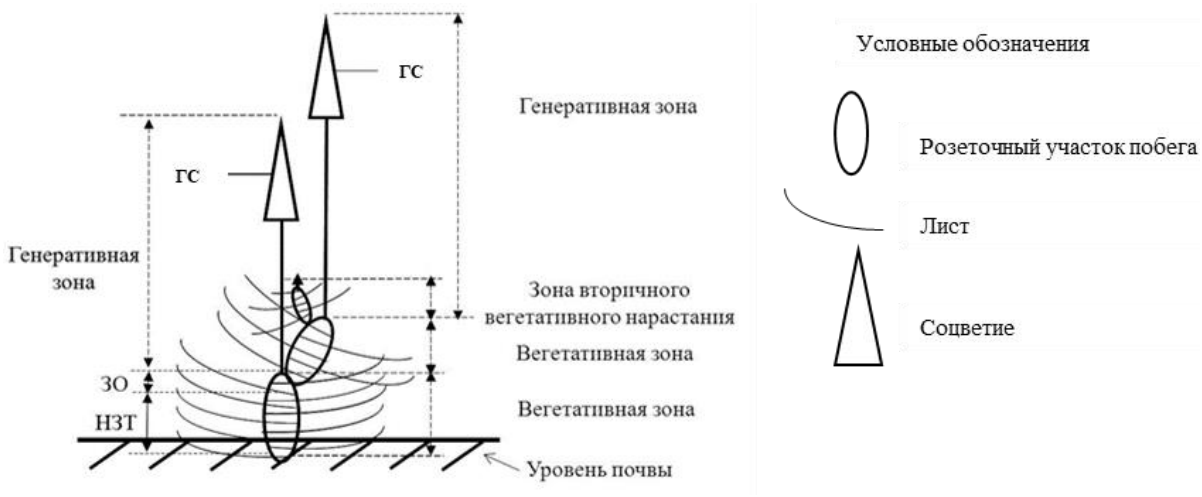


Рисунок 3.31 – Структурно-функциональная организация *Alisma plantago-aquatica* (по: Лелекова, 2006, с дополнениями и изменениями)

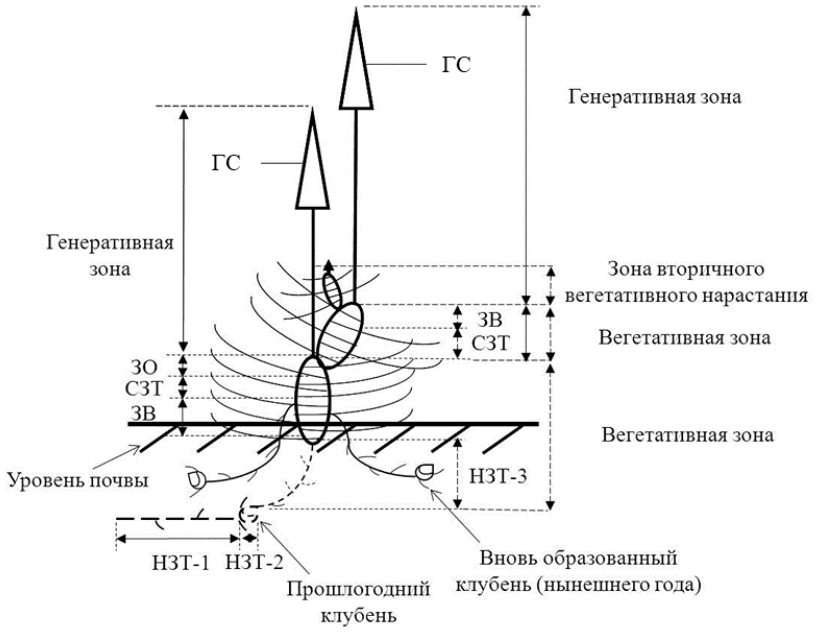


Рисунок 3.32 – Структурно-функциональная организация *Sagittaria sagittifolia* (по: Лелекова, 2006, с изменениями).

Примечание. Условные обозначения те же, что и на рисунке 3.31.

Аналогичная структурно-функциональная организация монокарпического побега характерна и для моноциклических вегетативно-генеративных побегов представителей рода *Sparganium* с разветвленным соцветием (например, *S. gramineum* и *S. subglobosum* (подробнее см. ниже по тексту)) с той лишь разницей, что у последних нами (Беляков, Лапиров, 2015; Беляков,

2016) показано наличие скрыто-генеративной зоны (СГЗ) (терм. по: Савиных, 1999), которая, по своей сути, входит в состав ВЗТ. Кроме того, важно понимать, что ЗО у указанных видов *Sparganium* (в отличие от *S. sagittifolia*), представляет собой участок соцветия с паракладиями и, таким ообразом, никак не может сочетать в себе функции ЗВ. Отметим, что к данному типу можно отнести целый ряд наземных растений, например, *Achillea filipendulina* Lam., *Salvia sclarea* L., *Valeriana ficariifolia* Boiss. и др. (Борисова, Попова, 1990).

IV тип: НЗТ→ЗВ→ВЗТ→ГС. Наиболее богатый по числу видов гелофитов тип. Отмечен для моноциклических вегетативно-генеративных побегов рода *Sparganium* не имеющих разветвленного соцветия (подрод *Xanthosparganium*: *Sparganium emersum*, *S. natans* и др. (подробнее см. ниже по тексту), а также для представителей родов *Typha* L., *Scolochloa festucacea* (рисунок 3.29В), *Phragmites australis* (рисунок 3.30Б), *Glyceria maxima*, *Zizania latifolia*. Среди наземных растений к этому типу относятся, например, представители родов *Agrostis* и *Poa*, а также *Dactylis glomerata* L. и др. (Борисова, Попова, 1990; Курченко, 2010).

V тип: НЗТ→ЗВ→ЗО→ВЗТ→ГС. Тип характерен для злаков, например, *Scolochloa festucacea* (рисунок 3.29Б). Отличается от типа IV наличием ЗО. Побеги, формирующиеся в рамках этой зоны, образуются в узлах, располагающихся выше уровня грунта, что отличает ее от ЗВ. Отметим, что данный тип побеговой системы, как показано Е.В. Лелековой (2006), может быть характерен и для *Glyceria maxima*.

VI тип: НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗВ→ВЗТ→ЗО→ГС. Модель побегообразования характерна для дициклических побегов *Sparganium* с разветвленным соцветием (подробнее см. ниже по тексту работы).

VII тип: НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗВ→ВЗТ→ГС. Модель побегообразования характерна для дициклических побегов *Sparganium* с неразветвленным соцветием (подробнее см. ниже по тексту работы).

VIII тип: НЗТ→ЗО→ВЗТ→ГС. Такой тип модели характерен лишь для однолетних видов гелофитов – *Zizania aquatica* (рисунок 3.33) и *Monochoria vaginalis*, развивающихся в условиях обсыхающего грунта или низкого уровня воды. Растения формируют монокарпические побеги, которые в полной мере можно разделить на соответствующие структурно-функциональные зоны (Troll, 1964). Отметим, что зона обогащения здесь соответствует зоне кущения злаков (Серебрякова, 1971а) в розеточной части побега. Среди наземных растений к этому типу принадлежат *Cousinia radians* Bunge и *Tragopogon krascheninnikovii* S.A. Nikitin (Борисова, Попова, 1990).

IX тип: НЗТ→ЗО→СЗТ→ЗО→ВЗТ→ГС. Характерен лишь для *Zizania aquatica*, с полегающим на грунт побегом (образованным длинными метамерами) (см. рисунок 3.3Г).

X тип: НЗТ→ВЗТ→ГС. Характерен только для глубоководной экологической формы *Zizania aquatica*, у которой, как правило, пазушные почки в рост не трогаются (см. рисунок 3.3.Б).

XI тип: ЗВ→СЗТ→ЗО→ЗВВН. Принципмально новая модель побегообразования, являющаяся результатом сочетания структурно-функциональных зон, выделенных для побегов с симподиальным и моноподиальным нарастанием (монокарпических и элементарных побегов, соответственно). Модель описана нами на примере гелофита *Hippuris vulgaris*. Особенности модели заключаются в том, подземный участок монокарпического побега (при развитии в условиях климата с ярко выраженной сезонностью) образован только одним метамером с тремя пазушными почками, из которых силлептически развиваться может одна, две, или все три. Поэтому геофильную часть побега относим к ЗВ. Надземный участок побега: – имеет пазушные цветки и диффузно расположенные вегетативные пазушные почки (последние, обычно, трогаются в рост после абортирования терминальной почки материнского побега), данную зону относим к зоне обогащения; – способен длительное время нарастать моноподиально за счет терминальной меристемы с недетерминированным ростом, поэтому в структурно-функциональной организации монокарпического побега появляется зона вторичного вегетативного нарастания (ЗВВН). Ветвление побеговой системы происходит симподиально.

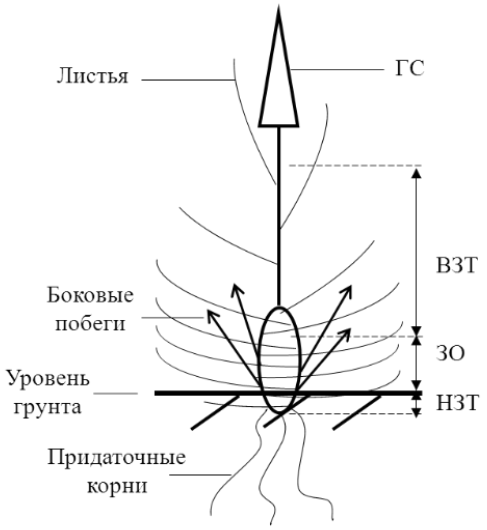


Рисунок 3.33 – Структурно-функциональная организация *Zizania aquatica*.

Анализируя показанное выше разнообразие типов структурно-функциональной организации различных видов гелофитов с симподиальным типом нарастания побегов можно заметить, что, например, виды рода *Sparganium* входят в III, IV, VI и VII типы структурно-функциональной организации. Причем, к III типу принадлежат *Sparganium* с моноциклическими побегами развития с разветвленным соцветием, а к IV типу – *Sparganium* моноциклические побеги с неразветвленным соцветием. VI и VII типы отличаются от предыдущих двух типов

наличием СЗТ у дициклических побегов с разветвленным и неразветвленным соцветием, соответственно. Таким образом, в зависимости от цикличности роста монокарпического побега, а также наличия или отсутствия паракладием в составе соцветия (рисунки 3.34 и 3.35), мы можем наблюдать изменение числа и характера расположения структурно-функциональных зон.

Рассмотрим особенности структурно-функциональной организации и отдельных структурно-функциональных зон монокарпических побегов представителей рода *Sparganium* подробнее (сведения изложены в работах Беляков, 2014, 2016; Беляков, Лапиров, 2015).

Нижняя зона торможения (НЗТ) – имеется у всех типов моноподиальных вегетативно-генеративных среднерозеточных побегов представителей рода *Sparganium* (рисунки 3.34 и 3.35). НЗТ представлена геофильным участком корневища с длинными метамерами и чешуевидными листьями, в пазухах которых почки закладываются, но, нередко, не развиваются.

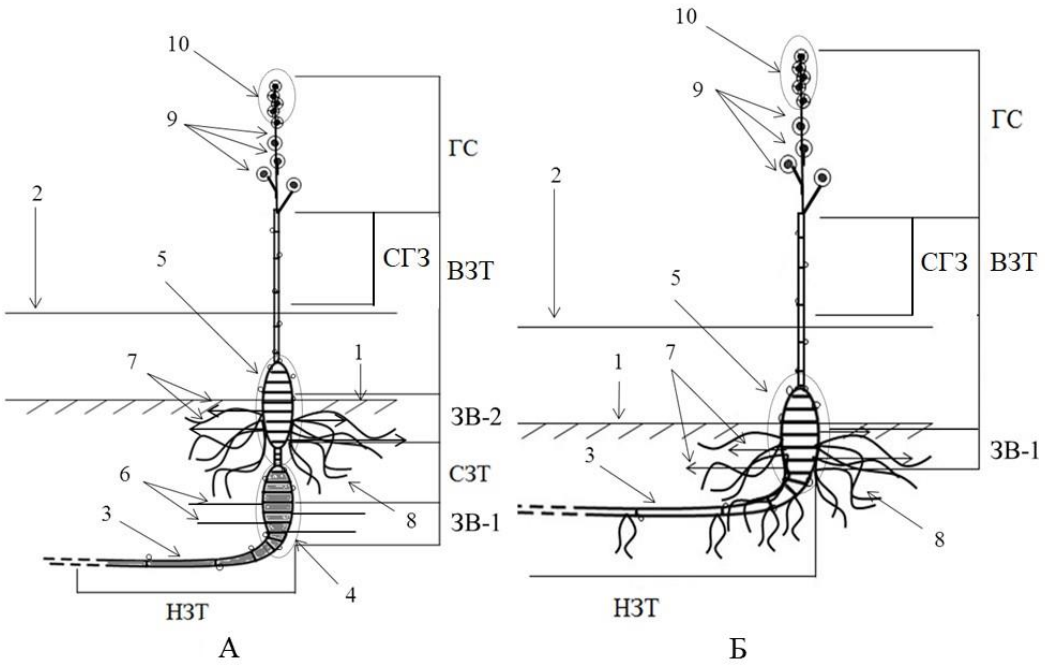


Рисунок 3.34 – Структурно-функциональные зоны одноосных вегетативно-генеративных побегов представителей подрода *Xanthosparganium* (по: Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016):

А – монокарпический дициклический анизотропный среднерозеточный побег,

Б – монокарпический моноциклический анизотропный среднерозеточный побег

Примечание. 1 – уровень грунта; 2 – уровень воды; 3 – геофильная часть вегетативно-генеративного побега; 4 – розеточный участок побега, сформированный в течение прошлого вегетационного сезона; 5 – базальный розеточный участок побега, сформированный в течение текущего вегетационного сезона; 6 – геофильные побеги прошлого года; 7 – геофильные побеги текущего года; 8 – стеблеродные придаточные корни; 9 – пестичные головчатые соцветия; 10 – комплекс, представленный тычиночными головчатыми соцветиями; сокращенные названия структурно-функциональных зон и пояснения к ним см. в тексте работы.

У представителей подрода *Sparganium* (реже у некоторых видов подрода *Xanthosparganium*) НЗТ разделена на три морфологически различные части (рисунок 3.35Б, Беляков, 2014, 2016; Беляков, Лапиров, 2015): НЗТ-1 (геофильный участок побега с длинными метамерами, чешуевидными листьями с почками в пазухах последних); НЗТ-2 (клубневидная структура, важными функциями которой является накопление питательных веществ и перезимовка); НЗТ-3 (геофильный участок анизотропного побега, образованный 4-мя короткими метамерами (длиной до 2,6–3,0 мм, диаметром до 3,0 мм), в узлах которых располагаются чешуевидные листья с неразвивающимися пазушными почками). Данная зона служит как для дальнейшего разрастания растения, так и удержания им уже ранее занятого пространства (Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016).

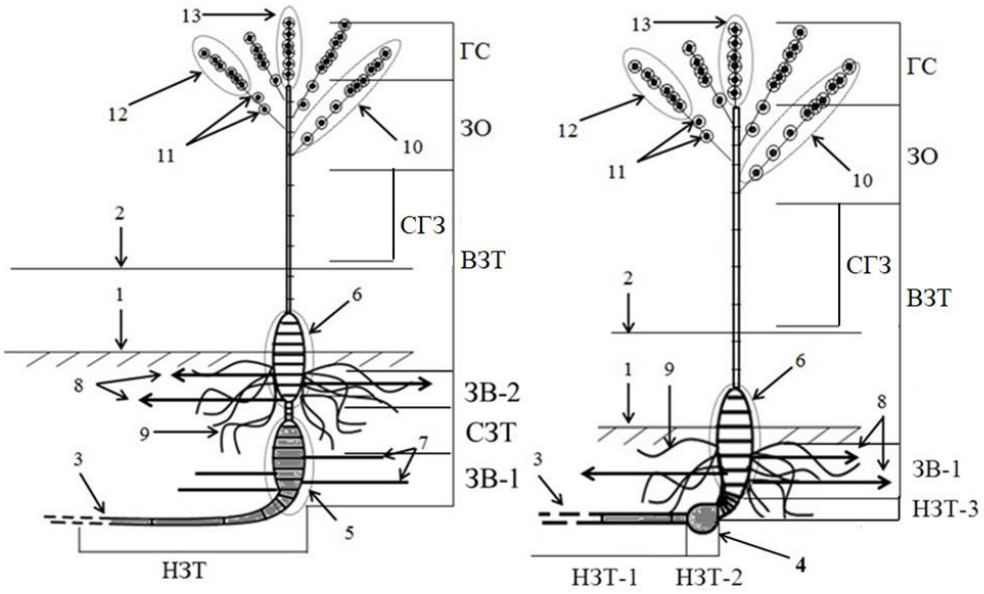


Рисунок 3.35 – Структурно-функциональные зоны одноосных монокарпических вегетативно-генеративных побегов представителей подрода *Xanthosparganium* (по: Беляков, 2014, 2016; Беляков, Лапиров, 2015): А – монокарпический дициклический вегетативно-генеративный среднерозеточный побег, развивающийся на базе терминальной почки прошлогоднего розеточного побега (нами в природе обнаружен лишь единожды), Б – монокарпический дициклический вегетативно-генеративный анизотропный побег, развитие которого проходит через формирование на терминальном конце корневища клубневидной структуры

Примечание. 1 – уровень грунта; 2 – уровень воды; 3 – отмирающий участок геофильного побега прошлого года; 4 – клубневидная структура; 5 – розеточный участок побега, сформированный в течение прошлого вегетационного сезона; 6 – розеточный участок побега нынешнего года развития; 7 – коммуникационные корневища, реализованные в течение прошлого года; 8 – коммуникационные корневища нынешнего года; 9 – стеблеродные придаточные корни;

10 – цветоносная ось II порядка; 11 – пестичные головчатые соцветия; 12 – комплекс, представленный тычиночными головчатыми соцветиями; 13 – терминальная часть главной оси соцветия, представленная комплексом из тычиночных головчатых соцветий; сокращенные названия структурно-функциональных зон и пояснения к ним см. в тексте работы.

Зона возобновления (ЗВ) – имеется у всех типов моноподиальных вегетативно-генеративных среднерозеточных побегов обоих подродов. В зависимости от цикличности развития побега она может быть одна (у моноциклических анизотропных среднерозеточных побегов представителей подрода *Xanthosparganium* (рисунки 3.34Б) и у дициклических анизотропных среднерозеточных побегов представителей подрода *Sparganium* (рисунки 3.35Б)), либо две (у дициклических анизотропных среднерозеточных побегов обоих подродов; см. рисунки 3.34А и 3.35А).

У моноциклических побегов ЗВ располагается в базальной части розеточного участка побега с укороченными метамерами. Здесь из почек, развивающихся в пазухах листьев переходного типа и листьев срединной формации, развиваются коммуникационные корневища. В некоторых случаях ЗВ может охватывать весь розеточный участок побега и, иногда, расположенные выше 2–3 длинных метамера цветоносной оси. Последнее наиболее характерно для представителей подрода *Xanthosparganium* (например, для *S. natans*). В функциональном плане, данный участок является ЗВ, а в структурном и ритмологическом – принадлежит к верхней зоне торможения (ее описание см. ниже) (Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016).

У дициклических среднерозеточных побегов ЗВ-1 охватывает базальный участок розеточного побега с листьями переходного типа и несколькими листьями срединной формации. ЗВ-2 представляет собой аналог описанной выше ЗВ-1 с той лишь разницей, что ЗВ-2 располагается выше ЗВ-1 на дициклическом монокарпическом побеге (рисунки 3.34А и 3.35А). Такая особенность структурной организации дициклических анизотропных среднерозеточных побегов способствует многократному усилению центра закрепления особи в пространстве (Беляков, 2014, 2016; Беляков, Лапиров, 2015).

Средняя зона торможения (СЗТ) – характерна для дициклических анизотропных среднерозеточных побегов. Она разделяет ЗВ-1 и ЗВ-2 (рисунки 3.34А и 3.35А). Она представлена несколькими, обычно укороченными метамерами, в пазухах листьев которых почки не развиваются. Вормирование этой зоны наблюдается в осенне-зимний период.

Верхняя зона торможения (ВЗТ) – характерна для всех типов моноподиальных вегетативно-генеративных среднерозеточных побегов обоих подродов. Она представлена несколькими короткими метамерами, расположенными в верхней части розеточного побега и 2–

5 длинными метамерами с листьями срединной формации и пазушными почками (рисунки 3.34 и 3.35).

Скрыто-генеративная зона (СГЗ) – включает в себя 2–3(4) выше расположенных длинных метамера с листьями срединной формации (рисунки 3.34 и 3.35) в пазухах которых имеются не развившиеся генеративные структуры. Таким образом, эта часть побега утрачивает генеративную функцию). Сказанное выше свидетельствует о том, что в функциональном плане СГЗ является, по своей сути, ВЗТ.

Зона обогащения (ЗО) – характерна для вегетативно-генеративных побегов подрода *Sparganium* (рисунок 3.35А и Б) и некоторых видов подрода *Xanthosparganium* (*S. gramineum* и *S. subglobosum*) (Беляков, Лапиров, 2015). В пазухах листьев этой зоны располагаются паракладии, различаются по числу пестичных и тычиночных головчатых соцветий, а также отсутствию тех или других. Функциями ЗО являются фотосинтез и репродукция.

Главное соцветие (ГС) – у представителей подрода *Xanthosparganium* в состав этой зоны входит всё соцветие с реализованными пестичными и тычиночными головками. У представителей подрода *Sparganium* эта зона нередко представлена только комплексом из тычиночных головчатых соцветий. Однако, например, у *S. microcarpum* и *S. erectum* зона ГС может включать в себя, наряду с комплексом из тычиночных головок, одну пестичную головку, сидящую в пазухе брактеи.

При сравнении гелофитов с гидрофитами с симподиальной длиннопобеговой и полурозеточной моделью можно сказать, что гидрофиты обладают большой вариабельностью и лабильностью структурно-функциональной организации. Так, например, у длиннопобеговых растений, например, у *Potamogeton lucens* L., могут формировать не менее 3 моделей структурно-функциональной организации (Лелекова, 2006): **НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗО→ВЗТ→ЗО→ГС**, **НЗТ→ЗВ→ЗО→ГС**, **НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗО→ГС**. У *Myriophyllum verticillatum* L. разнообразие структурно-функциональной организации ограничивается двумя типами – **НЗТ→ЗВ→ЗО→СЗТ→ЗО→ВЗТ→ГС** и **НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗО→ВЗТ→ГС**. Особенности распределения структурно-функциональных зон на монокарпическом побеге обусловлена необычной экологической пластичностью этих растений, обеспечивающей возможность развития особей не только на мелководьях, но на значительной глубине (Лелекова, 2006). Как указывает Е.В. Лелекова (2006), наибольшее разнообразие структурно-функциональных зон гидрофиты формируют в менее благоприятных условиях среды – на глубине, поэтому высокая функциональная дифференциация монокарпических побегов может считаться адаптивным признаком. Между тем, нельзя исключать и то, что все вышеприведенные структурные модели *Potamogeton lucens* и *Myriophyllum verticillatum* могут представлять собой лишь отдельные этапы формирования побега в течение всего вегетационного сезона.

Среди гидрофитов существуют и достаточно строго дифференцированные модели со стабильным расположением структурно-функциональных зон. К таким видам, прежде всего, можно отнести *Persicaria amphibia, Ranunculus trichophyllus, R. circinatus, R. kauffmannii* (длиннопобеговая симподиальная модель), а также *Nymphoides peltata* и *Hottonia palustris* (верхнерозеточная симподиальная модель (Мазеина, Савиных, 2008)). Отметим, что, например, у указанных выше видов *Ranunculus,* при полегании побега на грунт метамеры НЗТ укореняются, пазушные почки начинают развиваться, формируя при этом укороченные побеги. В результате этого НЗТ, по сути, приобретает функции ЗВ.

Гелофиты и гигрогелофиты с симподиальной длиннопобеговой и полурозеточной моделями, в отличие от гидрофитов, имеют более стабильную структуру. Так гелофиты имеют общую структурно-функциональную организацию с гигрогелофитами в рамках следующих моделей: **НЗТ→ЗВ→ВЗТ→ГС** – *Bulboschoenus matatimus, Carex acuta*; **НЗТ→ЗВ→ЗО→ВЗТ→ГС** – *Scirpus radicans, Agrostis stolonifera*. При этом *Lysimachia thyrsiflora* отличается наличием своеобразной структурно-функиональной организации (**НЗТ→ЗВ→СЗТ→ЗО→ВЗТ→ВП** (ВП – верхушечная почка при переходе побега в генеративное состояние быстро абортируется!).

Нами также отмечено наличие общих структурно-функциональных моделей у гигрогелофитов с гидрофитами. Так, например, одна из структурно-функциональных моделей, выделенных Е.В. Лелековой (2006) для *Potamogeton lucens* (**НЗТ→ЗВ→ВЗТ→ЗО→ГС**), характерна для целого ряда гигрогелофитов – *Ranunculus linqua, Lythrum salicaria, Comarum palustre, Iris pseudacorus, Rumex hydropiper, Cicuta virosa, Oenanthe aquatica, Sium latifolium, Caltha palustris* (Вишницкая, 2008; Мальцева, 2009; наши данные). Другой тип структурно-функциональной организации (**НЗТ→ЗВ→ГС**) характерен как для гидрофита *Hottonia palustris*, так и для целого ряда гигрогелофитов – *Menyanthes trifoliate, Calla palustris* и *Rorippa amphibia* с соцветием без паракладиев (Шабалкина, Савиных, 2012; Шабалкина, 2013). Еще один тип (**НЗТ→ЗВ→ЗО→ГС**), широко распространенный среди гидрофитов (например, у *Potamogeton, Nymphoides peltata, Ranunculus circinatus, R. trichophyllus, R. kauffmannii*), показан и для гигрогелофита *Rorippa amphibia* с соцветием, содержащим паракладии (Шабалкина, 2013). Это, и недавнее упоминание нами *Rorippa amphibia* свидетельствует о том, что данное растение формирует 2 типа структурно-функциональной организации, различающиеся наличием или отсутствием ЗО, образованной паракладиями (Шабалкина, 2013). Число паракладиев и разнообразие их строения в ЗО ярко демонстрируют широкую амплитуду органообразовательной деятельности меристем и, структурную поливариантность этого растения на уровне целостного органа – монокарпического побега (Шабалкина, 2013).

Растения с моноподиальным типом нарастания побегов:

I тип: ВЗ→ВГЗ→ЗВВН. Моноподиальное нарастание длительное, цветоносными становятся боковые побеги/стрелки и т.п. (по: Troll, 1964). Благодаря наличию пазушных генеративных структур специализированный вегетативный побег становится поликарпическим, так как неоднократно формирует на себе быстро отмирающие несамостоятельные цветоносы (Михайлова, 1971 – цит. по: Серебрякова, 1977). Данный тип структурно-функциональной организации характерен для *Butomus umbellatus* (рисунок 3.36) и *Schoenoplectus lacustris*. Вегетативная зона у этого типа организации побега соответствует зоне торможения монокарпического побега, в то время как вегетативно-генеративная зона представляет собой участок поликарпического моноподиально нарастающего побега от первого до последнего вегетативно-генеративного элементарного модуля (Савиных, 1979, 1981; Савиных, Черемушкина, 2015). Таким образом, эта зона имеет некоторое сходство с зоной обогащения, в рамках которой располагаются как пазушные соцветия, так и пазушные почки. Зона вторичного вегетативного нарастания, по сути, представляет собой верхнюю зону торможения (пазушные почки и пазушные соцветия здесь не развиваются, по крайней мере, в конце нынешнего вегетационного сезона).

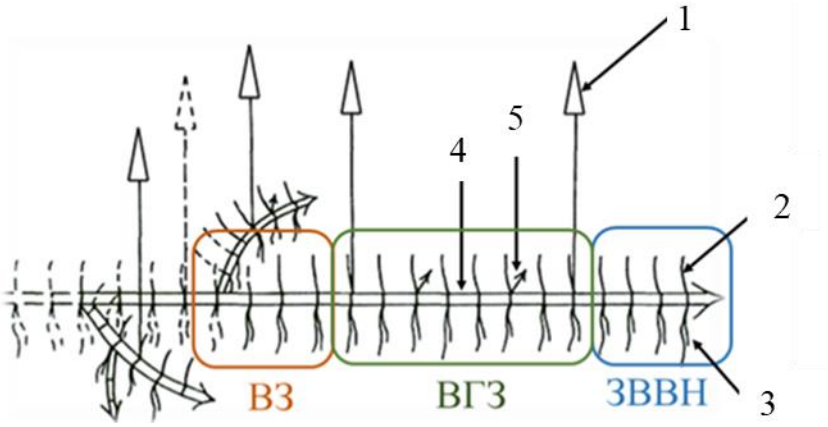


Рисунок 3.36 – Структурно-функциональная организация побеговой системы гелофита *Butomus umbellatus* (по: Лелекова, 2006 с дополнениями)

Примечание. 1 – соцветие, 2 – лист, 3 – корни, 4 – метамер розеточного участка побега, 5 – боковой побег, ВЗ – вегетативная зона, вегетативно-генеративная (ВГЗ); зона вторичного вегетативного нарастания (ЗВВН).

Неявнополициклические моноподиально нарастающие длиннопобеговые и розеточные гелофиты объединяются в одну группу с гидрофитами и гигрогелофитами. Так структура **ВЗ→ВГЗ→ЗВВН** характерна как для длиннопобеговых растений (гидрофиты (*Salvinia natans*, *Elodea canadensis*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Trapa natans*, *Najas*, *Zannichellia*, *Ruppia*); гигрогелофиты (*Thelypteris palustris*, *Marsilea quadrifolia*, *Eleocharis palustris*,

E. acicularis, Veronica anagallis-aquatica (в условиях погружения побегов в воду (Савиных, 2006))), так и для розеточных моноподиально нарастающих растений (гидрофиты: *Nymphaea, Nuphar, Subularia aquatica, Callitriche palustris*).

Заметим, что растения с моноподиальной длиннопобеговой и розеточной моделями побегообразования (не только гелофиты, но и гидрофиты) отличаются стабильностью структурной организации. Однако некоторые гигрогелофиты, например, вегетативные однолетники-поликарпики – *Veronica beccabunga* и *V. anagallis-aquatica*, в зависимости от характера условий местообитания (например, если эти виды ведут себя как гигрофиты), могут изменять характер нарастания побеговой системы с моноподиального на симподиальное (Савиных, 2006). В результате этого побег становится монокарпическим. В таком случае у *V. beccabunga* структурная организация побеговой системы представлена следующими зонами – **ЗВ→ЗТ→С** (где С – соцветие) (Савиных, 2006); у побегов *V. anagallis-aquatica* – **ЗВ→СЗТ→ЗО→С** (Савиных, 2006).

Выделение отдельных типов структурно-функциональной организации у монокарпических трав с моноподиальной моделью побегообразования характерно не только для гелофитов. Так, например, для гигрогелофитов, представляющих собой монокарпики с ортотропными побегами, при отсутствии симподиального нарастания (например, *Ranunculus sceleratus* и *Oenanthe aquatica*) характерна другая модель структурной организации – **НЗТ→ЗО→ГС** (Мальцева, 2009). Заметим, что при полегании участка побега, входящего в состав НЗТ (выше розеточного участка побега), а расположенные здесь пазушные почки могут тронуться в рост. Последнее способствует тому, что ранее указаная НЗТ меняет свое первоначальное функциональное значение и берет на себя функции ЗВ (Мальцева, 2009).

Таким образом, анализ структурно-функциональной организации разных видов гелофитов позволил нам выделить 12 типов, из них 10 для растений с симподиальным характером нарастания и 2 – с моноподиальным. Ряд из указанных для гелофитов типов структурно-функциональной организации побегов широко распространены как среди гидрофитов, так и гигогелофитов, гигрофитов и мезофитов.

Разнообразие структурно-функциональной организации гелофитов (как, собственно, и ряда представителей других экологических групп растений вод) обеспечивается за счет структурного разнообразия монокарпических побегов (связанных с их длительностью нарастания, наличием/отсутствием в его составе розеточного участка и др.).

Реакция растения на изменения тех или иных экологических условий (например, уровенного режима) может проявляться в исчезновении или появлении на побеге одной или нескольких структурно-функциональных зон. Последнее обусловлено высокой лабильностью

побеговых систем некоторых видов гелофитов (например, *Zizania aquatica, Phragmires australis*), выражающихся в способности замещения одной структурно-функциональной зоны (или ее части) другой.

3.4 Сравнительный биоморфологический анализ

В данном разделе проанализировано многообразие биоморф с учетом максимально возможного числа признаков, среди которых тип нарастания побеговой системы, направление роста побегов, модель побегообразования, числу плодоношений, типу придаточной корневой системы и листорасположения, типу и характеру расположения соцветий, типу морфологической дезинтеграции, характеру пространственной структуры взрослых особей и длительности их жизни (таблица 3.13).

По типу нарастания побеговой системы среди гелофитов (как и у представителей рода *Sparganium*) преобладают растения с симподиальным типом нарастания (таблица 3.13). Моноподиальный тип – характерен для немногочисленных видов гелофитов.

По направлению роста побегов преобладает анизотропный характер нарастания побегов, ортотропный присутствует у видов с акросимподиальным типом нарастания побеговой системы, плагиотропный характерен для моноподиально нарастающих трав.

С точки зрения моделей побегообразования, у гелофитов наиболее распространенной является симподиальная полуразеточная модель, наименее – мноподиальная длииннопобеговая и моноподиальная розеточная модели (таблица 3.13).

Побеговые системы моноподиально нарастающих трав дифференцированы на длительно сохраняющие жизнеспособность вегетативные плагиотропные корневища с рассеянным ветвлением и с пазушными (интеркалярными) ортотропными моноциклическими генеративными побегами-стрелками (безлистыми – у *Butomus umbellatus* и олиственными в нижней части – у *Schoenoplectus lacistris*). Несмотря на то, что у обоих видов дезинтеграция частичная поздняя неспециализированная, у *B. umbellatus* длительное нарастание корневища сопровождается ранним (в течение следующего вегетационного сезона) его отмиранием с базального конца, поэтому данное растение принадлежит к малолетникам вегетативного происхождения. У *S. lacistris* – корневище длительный период сохраняет свою целостность и жизнеспособность, поэтому это растение принадлежит к многолетникам. Боковые почки, находящиеся на корневище, могут оставаться спящими и трогаться в рост только в следующем вегетационном сезоне (почки возобновления) или трогаться в рост в нынешнем году после небольшого периода покоя (развитие пролептическое). Отметим, что до начала развертывания первых чешуевидных листьев пазушных почек, в базальной части их образуются придаточные корни, что повышает

шансы почек (при их отделении от корневища) к быстрому укоренению и последующему развитию. Последнее говорит о высокой автономизации боковых побегов уже на ранних стадиях развития. Большое число придаточных стеблеродных корней и рассеянное ветвление позволяет охарактеризовать их (*B. umbellatus* и *S. lacistris*) биоморфу как неявнополицентрическую.

У симподиально нарастающих полурозеточных трав, независимо от того, относятся они к однолетникам (неотеническая форма *Alisma gramineum*), малолетникам вегетативного происхождения (*Alisma gramineum, Caldesia grandis*), многолетникам (*Alisma plantago-aquatica*) или однолетникам вегетативного происхождения (*Sagittaria sagittifolia*), побеговая система формируется на основе акросимподиального нарастания, которое, по нашему мнению, является неотъемлемой особенностью «компактизации» особей. Последнее хорошо проиллюстрировано на примере *Alisma* и *Caldesia*, которые даже в результате дезинтеграции остаются моноцентрическими, так как побеги находятся в пределах одного фитогенного поля. Вследствие акромисподиального нарастания у полурозеточных трав побеги замещения разных, следующих друг за другом порядков ветвления (до 3–4), формируются силлептически из боковых почек, располагающихся в пазухах ближних к терминальному соцветию листьев. Как правило, в побег замещения развивается только одна почка, реже две. При этом, если пазушные почки закладываются в год, предшествующий цветению (как, например, это можно наблюдать у *Alisma plantago-aquatica* и *A. gramineum*), то они, по своей сути, могут быть охарактеризованы как почки возобновления, а побеги, формируемые из них как побеги возобновления (Савиных, Лелекова, 2006). Кроме того, для *A. gramineum, A. plantago-aquatica* и *C. grandis* характерно явление квантированности роста, отражающееся в определенном числе метамеров (до терминального соцветия), формирующих побег замещения (Лапиров, 2008). В основе акросимподиального нарастания лежит растянутое во времени половое размножение (Лапиров, 2008, Савиных и др., 2015), компенсирующее у одно-двулетних моноцентрических растений (особенно, как показывают наши исследования, у *A. gramineum* и *Z. aquatica*) непродолжительную жизнь особей (Савиных и др., 2015). В отличие от других видов, у *Sagittaria sagittifolia* в осенний период материнское растение отмирает, остаются специализированные структуры размножения и возобновления – клубни. Таким образом, в данном случае, увеличение энергии семенного возобновления и способность к вегетативному размножению и расселению осуществляется наряду с сокращением жизни (Савиных и др., 2015).

Таблица 3.13 – Сравнительная биоморфологическая характеристика различных видов гелофитов

Признаки	Виды		
	Alisma gramineum	*A. plantago-aquatica*	*Caldesia grandis*
1	2	3	4
Тип нарастания побеговой системы	Акросимподиальный	Акросимподиальный	Акросимподиальный
Направление роста побега	Ортотропное	Ортотропное	Ортотропное
Модель побегообразования	Симподиальная полурозеточная	Симподиальная полурозеточная	Симподиальная полурозеточная
Число плодоношений	Моно- либо олигокарпик	Поликарпик	Олиго- либо поликарпик
Тип придаточной корневой системы	Кистевидная	Кистевидная	Кистевидная
Тип листорасположения	Спиральное	Спиральное	Спиральное
Тип и характер соцветий	Терминальное, брактеозная разветвленная кисть	Терминальное, брактеозная разветвленная кисть	Терминальное, брактеозное тирсовидное
Тип морфологической дезинтеграции	Отсутствует	Полная, поздняя, неспециализированной	Частичная, поздняя, неспециализированная
Характер пространственной структуры взрослых особей	Вегетативно неподвижный моноцентрический	Вегетативно неподвижный моноцентрический	Вегетативно неподвижный моноцентрический
Длительность жизни	Одно- либо малолетник вегетативного происхождения	Многолетник	Малолетник вегетативного происхождения

Продолжение таблицы 3.13

Признаки	Виды		
	Butomus umbellatus	*Sagittaria sagittifolia*	*Schoenoplectus lacistris*
1	2	3	4
Тип нарастания побеговой системы	Моноподиальный	Акросимподиальный	Моноподиальный
Направление роста побега	Плагиотропный	Ортотропный	Плагиотропный
Модель побегообразования	Моноподиальная розеточная	Симподиальная полурозеточная	Моноподиальная длиннопобеговая
Число плодоношений	Поликарпик	Поликарпик	Поликарпик
Тип придаточной корневой системы	Бахромчатая	Кистевидная	Бахромчатая
Тип листорасположения	Очередное двурядное	Спиральное	Очередное двурядное
Тип и характер соцветий	Интеркалярное, побег-стрелка с тирсовидным соцветием	Терминальное, разветвленная брактеозная кисть	Интеркалярное, побег-стрелка с ложнобоковым полителическим соцветием
Тип морфологической дезинтеграции	Частичная, ранняя, неспециализированная	Полная, ранняя, специализированная	Частичная, поздняя, неспециализированная
Характер пространственной структуры взрослых особей	Вегетативно подвижный неявнополицентрический	Вегетативно подвижный явнополицентрический	Вегетативно подвижный неявнополицентрический
Длительность жизни	Малолетник вегетативного происхождения	Однолетник вегетативного поисхождения	Многолетник

Продолжение таблицы 3.13

Признаки	Виды		
	Equisetum fluviatile	*Nelumbo nucifera*	*Nelumbo komarovii*
1	2	3	4
Тип нарастания побеговой системы	Симподиальный	Симподиальный	Симподиальный
Направление роста побега	Анизотропный	Анизотропный	Анизотропный
Модель побегообразования	Симподиальная длиннопобеговая	Симподиальная полурозеточная	Симподиальная полурозеточная
Число плодоношений	Поликарпик	Поликарпик	Поликарпик
Тип придаточной корневой системы	Кистевидная	Кистевидная	Кистевидная
Тип листорасположения	Мутовчатое, листья редуцированы в виде чешуй	Очередное	Очередное
Тип и характер соцветий	Терминальный, стробил	Терминальный одиночный цветок на длинной цветоножке	Терминальный одиночный цветок на длинной цветоножке
Тип морфологической дезинтеграции	Полная, ранняя, специализированная	Полная, ранняя, специализированная	Полная, ранняя, специализированная
Характер пространственной структуры взрослых особей	Вегетативно подвижный явнополицентрический	Вегетативно подвижный явнополицентрический	Вегетативно подвижный явнополицентрический
Длительность жизни	Многолетник	Малолетник вегетативного происхождения	Малолетник вегетативного происхождения

Продолжение таблицы 3.13

Признаки	Виды		
	Hippuris vulgaris	*Monochoria vaginalis*	*Glyceria maxima*
1	2	3	4
Тип нарастания побеговой системы	Симподиальный	Симподиальный	Симподиальный
Направление роста побега	Анизотропный	Анизотропный	Анизотропный
Модель побегообразования	Симподиальная длиннопобеговая	Симподиальная длиннопобеговая	Симподиальная среднерозеточная
Число плодоношений	Поликарпик	Монокарпик	Поликарпик
Тип придаточной корневой системы	Бахромчатая	Бахромчатая	Кистевидная
Тип листорасположения	Мутовчатое	Очередное двурядное	Очередное двурядное
Тип и характер соцветий	Пазушные цветки в мутовках	Терминальное, кистевидное	Терминальное, кистевидное
Тип морфологической дезинтеграции	Полная, ранняя, специализированная	Отсутствует	Полная, ранняя, специализированная
Характер пространственной структуры взрослых особей	Вегетативно подвижный явнополицентрический	Вегетативно подвижный явнополицентрический	Вегетативно подвижный явнополицентрический
Длительность жизни	Малолетник вегетативного происхождения	Однолетник	Многолетник

Продолжение таблицы 3.13

Признаки	Виды		
	Phragmites australis	*Scolochloa festucaceae*	*Zizania aquatica*
1	2	3	4
Тип нарастания побеговой системы	Симподиальный	Симподиальный	Симподиальный
Направление роста побега	Анизотропный	Анизотропный	Главная ось нарастает ортотропно, боковые – анизотропно
Модель побегообразования	Симподиальная длиннопобеговая	Симподиальная длиннопобеговая	Симподиальная длиннопобеговая
Число плодоношений	Поликарпик	Поликарпик	Поликарпик
Тип придаточной корневой системы	Бахромчатая	Бахромчатая	Бахромчатая
Тип листорасположения	Очередное двурядное	Очередное двурядное	Очередное двурядное
Тип и характер соцветий	Терминальное, метелка	Терминальное, метелка	Терминальное, метелка
Тип морфологической дезинтеграции	Полная, ранняя, специализированная	Полная, ранняя, специализированная	Отсутствует
Характер пространственной структуры взрослых особей	Вегетативно подвижный явнополицентрический	Вегетативно подвижный явнополицентрический	Вегетативно неподвижный моно- либо явнополицентрический
Длительность жизни	Многолетник	Малолетник вегетативного происхождения	Однолетник

Продолжение таблицы 3.13

Признаки	Виды		
	Zizania latifolia	*Typha latifolia, T. angustifolia*	Виды рода *Sparganium* L.
1	2	3	4
Тип нарастания побеговой системы	Симподиальный	Симподиальный	Симподиальный
Направление роста побега	Анизотропный	Анизотропный	Анизотропный
Модель побегообразования	Симподиальная среднерозеточная	Симподиальная среднерозеточная	Симподиальная среднерозеточная
Число плодоношений	Поликарпик	Поликарпик	Поликарпик
Тип придаточной корневой системы	Кистевидная	Кистевидная	Кистевидная
Тип листорасположения	Очередное двурядное	Очередное двурядное	Очередное двурядное
Тип и характер соцветий	Терминальное, метелка	Терминальное, початок	Терминальное, брактеозное кистевидное
Тип морфологической дезинтеграции	Полная, ранняя, специализированная	Полная, ранняя, специализированная	Полная, ранняя, специализированная
Характер пространственной структуры взрослых особей	Вегетативно подвижный явнополицентрический	Вегетативно подвижный явнополицентрический	Вегетативно подвижный явнополицентрический
Длительность жизни	Многолетник	Многолетник	Малолетник вегетативного происхождения

В основе побеговой системы симподиальных среднерозеточных трав (*Typha, Sparganium, Glyceria maxima*) лежат анизотропные моно- и дициклические монокарпические побеги и побеги с неполным циклом развития, развивающихся в результате силлептического ветвления. Вегетативно-генеративные побеги таких растений, в целом, более-менее однотипны и представлены геофильным участком корневища, розеточным участком побега и терминальным соцветием. Возможность длительного моноподиального нарастания дициклических розеточных побегов и систематическое силлептическое ветвление в зоне их возобновления, обеспечивает своего рода «этажное» строение побега, что приводи к двухкратному освоению им ранее занятой им территории (Савиных и др., 2015). Если на розеточных участках побегов, в основном, почки развиваются силлептически, то на геофильных участках – пролептически. Однако, у некоторых видов, например, у представителей подрода *Sparganium* (род *Sparganium*), наличие морфологической разнокачественности почек на розеточном участке побега обеспечивает не только силлептическое, но и пролептическое (отложенное ветвление; почки не зимующие!) и каталептическое[25] ветвление (последний тип наиболее характерен для корневищ многолетних гелофитов). Последнее осуществляется за счет верхушечных почек терминальных и пазушных клубневидных структур или пазушных почек, располагающихся в верхней части розеточных побегов, способных развиваться в побеги возобновления следующей весной. Развитие пазушных почек на прошлогоднем розеточном участке вегетативно-генеративного побега, характерно и для представителей рода *Typha*. У *Glyceria maxima* в пазухах листьев срединной формации также, как и у остальных видов, принадлежащих к этой группе, находятся спящие почки, способствующие возобновлению (каталептическому ветвлению) побеговой системы в весенний период (Экзерцева, 1976а). Все это, в рамках развития побега симподиально-среднерозеточных трав способствует наличию у них фазы вторичной вегетативной деятельности (по: Серебрякова, 1971а), длительность которой может увеличиваться у растений с многолетней системой коммуникационных корневищ (например, у представителей рода *Typha* (Савиных и др., 2015)).

В основе побеговой системы симподиальных длиннопобеговых трав (*Phragmites australis, Scolochloa festucaceae, Hippuris vulgaris*), независимо от длительности жизни их побеговой системы лежат, преимущественно, анизотропные моноциклические монокарпические побеги и побеги с неполным циклом развития (надземная часть обоих типов побегов, в большинстве случаев отмирает в осенний период), формирующиеся в результате итеративного ветвления. При этом у *P. australis* в Казахстане могут формироваться как моно-, так и трициклические побеги

[25] Под каталептическое ветвление характеризуется формированием боковых побегов из спящих почек (регулярного возобновления) на развитом материнском побеге (Späth, 1912; Halle et al., 1978; Müller-Doblies, Weberling, 1984; Bell, 1991; Caraglio, Barthelemy, 1997; Костина и др., 2022).

(Харламова, 1997), а у погруженной формы столонообразующего растения *H. vulgaris*, надземные побеги могут развиваться более одного вегетационного сезона (Arber, 1920). В основании надземной части побегов *P. australis, S. festucaceae* и *H. vulgaris* сосредоточены пазушные почки, одна часть которых (также, как и у симподиальных полурозеточных трав) обеспечивает силлептическое ветвление побеговой системы растения в течение вегетационного периода, другая часть – развивается после непродолжительного периода покоя (пролептически), третья – остается спящими. Некоторые из спящих почек, расположенные, преимущественно, в узлах геофильных участков, обеспечивают ветвление побеговой системы в начале следующего вегетационного сезона. Если у *S. festucaceae* и *H. vulgaris* пазушные почки геофильной части побегов способны существовать не более 2-х лет, то у *P. australis* корневища живут до 3–4 лет (Савиных и др., 2015). Поэтому, находящиеся в их узлах почки могут более длительно сохранять свою жизнеспособность и обеспечивать возобновление популяции после каких-либо локальных катастроф. Таким образом, для целого ряда гелофитов (особенно симподиальных среднерозеточных и длиннопобеговых) характерно сочетание разных типов ветвления, что обеспечивает растению своеобразную ритмику роста и наиболее полную и продленную во времени реализацию пазушных меристем. При этом сочетание экстра- и интравагинального ветвления и возобновления, свойственного для некоторых видов гелофитов (особенно для злаков – *Glyceria maxima* и *Phragmites australis*), способствует усилению разрастания парциальных кустов, что увеличивает степень закрепления рамет в пространстве.

Полицентричность симподиальных среднерозеточных и длиннопобеговых трав обеспечивается в результате формирования (за счет итеративного ветвления) в течении вегетационного сезона большого числа автономных центров закрепления разных порядков ветвления. Отметим, что итеративное ветвление обеспечивает у этих растений не только бóльшие показатели вегетативного размножения, но и высокие показатели семенной продуктивности за счет образования моноциклических (особенно в климате с ярко выраженной сезонностью) вегетативно-генеративных побегов разного порядка ветвления (как, например, происходит у представителей подрода *Xanthosparganium, Nelumbo nucifera, Zizania latifolia* (Козлов, 1926), *Scolochloa festucaceae* и др.), формирование которых ведет к сокращению длительности жизни монокарпического побега и способствует яркому проявлению тенденции к малолетности у особей вегетативного и генеративного происхождения (Савиных и др., 2015). Наличие длинных коммуникационных корневищ способствует расширению популяции, а связь между ассимилирующими участками побегов обеспечивает перераспределение ресурсов. Морфологическая дезинтеграция у этих растений полная, ранняя, специализированная.

Длительное моноподиальное нарастание монокарпических побегов способствует вторичному освоению растением окружающего его пространства, в то время как укорочение

периода моноподиального нарастания монокарпических побегов приводит к сокращению длительности их жизни. При этом, монокарпичность отдельных побегов, в составе всего побегового тела растения, не сказывается негативно на сохранении его поликарпичности в целом (Савиных, 2014а, б; Савиных и др., 2015). Во всем этом проявляется усиление тенденции малолетности среди гелофитов. Наряду с вышесказанным, автономизация побегов, рост числа центров закрепления и наличие полной ранней специализированной морфологической дезинтеграции у большого числа видов, как считает Н.П. Савиных с соавт (2015), также способствует возникновению малолетников (Савиных, 2014а, б; Савиных и др., 2015).

Способность к вегетативному размножению обеспечивается не только за счет ранней автономизации побегов в результате формирования корней, но и путем полной ранней специализированной дезинтеграции. Отметим, что способность к вегетативному размножению длиннопобеговых гелофитов кратно усиливаться при полегании надземных побегов *P. australis* и *S. festucaceae* на грунт с последующим укоренением их в узлах и развитием пазушных почек в побеги (Дубына и др., 1993; Лелекова, 2006; Савиных и др., 2015; Packer et al., 2017; Беляков и др., 2025а). В данном случае, ветвление побега, как правило, пролептическое. Отметим, что такая тенденция к полеганию надземных побегов может быть обычным явлением среди водных и прибрежно-водных злаков (например, для *P. australis* (Дубына и др., 1993; Лелекова, 2006; Packer et al., 2017; Беляков и др., 2025а), *Zizania aquatica* (Ferren, Good, 1977) и *Sparganium* × *foliosum* (Беляков и др., 2017))). Как мы указывали ранее (Беляков и др., 2025а), эта особенность является общей чертой как для указанных гелофитов, так и для гигрогелофитов (например, для *Oenanthe aquatica, Cicuta virosa* и *Caltha palustris* (Савиных, Мальцева, 2008; Мальцева, 2009)) и, полагаем, может служить преадаптацией к прибрежно-водной среде обитания.

Кроме того, для погруженной в воду части побегов *Scolochloa festucaceae* свойственно формирование пазушных почек, с рано развивающимися придаточными корнями, в общих чертах имеющими сходство с таковыми у *Butomus umbellatus* и *Schoenoplectus lacistris*. Особенности побегообразования этих растений указывают на то, что их стратегия направлена не сколько на генеративное размножение, сколько на захват и удержание пространства.

Гелофиты обладают тремя типами вегетативных диаспор – клубни, корневища и псевдовивипарные образования в соцветиях (например, клубнелуковицы, турионы и розеточные побеги). Так, например, розеточные вегетативные побеги в головчатых соцветиях *Sparganium* × *foliosum* (вместо цветов) развиваются в результате генетических нарушений в репродуктивной сфере, «толчком» к чему может служить резкое изменение того или иного параметра окружающей среды. Этот способ является чрезвычайно редким и, как правило, не способствует формированию новых растений. Клубни и клубневидные структуры, выступают в качестве основных органов вегетативного возобновления и размножения растения, либо

вспомогательными (то есть формируют своеобразный банк вегетативных диаспор на случай вымирания основной части побеговой системы растения). Аналогичные структуры (за исключением псевдовивипарных, больше характерных для наземных растений) характерны и для гидрофитов, например, для *Hydrilla verticillata* (Adamec, 2018; Ефремов и др., 2020). Последние в результате приспособления к погруженному образу жизни развили другие органы вегетативного возобновления, размножения и распространения – турионы или зимующие почки. Они отмечены не менее чем у 14 родов из 9 семейств водных растений (*Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae), *Brasenia* (Cabombaceae), *Aldrovanda* (Droseraceae), *Utricularia* (Lentibulariaceae), *Myriophyllum* (Haloragaceae), *Potamogeton* (Potamogetonaceae), *Caldesia* (Alismataceae), *Hydrocharis*, *Elodea*, *Hydrilla*, *Stratiotes* (Hydrocharitaceae), *Spirodela*, *Lemna*, *Wolffia* (Araceae)) (Adamec, 2018).

У однолетних гелофитов (*Monochoria vaginalis* и *Zizania aquatica*) независимо от их модели побегообразования стратегия развития направлена на генеративное размножение, осуществляемое, как и других гелофитов, в результате акросимподиального нарастания. Однако, дезинтеграция для таких растений не характерна.

Анализ модульной организации гелофитов показал, что число элементарных модулей, слагающих тело различных видов растений вод, в том числе и у исследованных нами гелофитов (наиболее ярким примером здесь выступают представители рода *Sparganium*), может сильно разниться, как в зависимости от типа модели побегообразования, так и специфических особенностей того или иного вида. На уровне одного элементарного модуля (в зависимости от экологических условий) могут проявляться качественные изменения, обеспечиваемые, например, разнообразием типов листьев внутри одной листовой формации (как в случае с *Sparganium* – лист срединной формации может быть воздушным либо погруженным в воду с правающей на поверхности воды верхней частью).

Модели структурно-функциональной организации моноподиально нарастающих гелофитов не отличаются разнообразием. При этом, структурно-функциональная организация побегов с длиннопобеговой и полурозеточной симподиальной моделями побегообразования, очень разнообразна. Эта особенность может быть связана как с длительностью нарастания оси вегетативно-генеративного монокарпического побега (как, например, у *Sparganium*), так и проявляться в возможности замещении одной структурно-функциональной зоны другой, в зависимости от сложившихся в конкретный момент экологических условий. Последнее хорошо проиллюстрировано нами на примере *Zizania aquatica*, *Phragmites australis*, *Scolochloa festucaceae*. Разнообразны с точки зрения структурно-функциональной организации побегов гидрофиты и гигрогелофиты. Их лабильность, прежде всего, обеспечивается возможностью смены в ходе развития побега одной структурно-функциональной зоны на другую. Так, наиболее

лабильна, в данном случае, средняя зона торможения. В оптимальных условиях развития побега, например, у *Potamogeton lucens*, средняя зона торможения может уменьшаться в размерах, а иногда и полностью исчезать. В этом случае ее место занимает зона обогащения. После полегания монокарпических побегов гидрофитов *Ranunculus circinatum* и *R. trichophyllum* также можно видеть переход нижней зоны торможения в зону возобновления, что связано с развитием пазушных почек в побеги с последующим их укоренением (Лебедева, 2006; Мовергоз, 2012).

У замещающего двулетника гигрогелофита *Caltha palustris* и гигрогелофита двулетника-монокарпика *Oenanthe aquatica*, при полегании ортотропного побега (в условиях повышенной влажности), из пазушных почек, располагающихся в средней зоне торможения, могут развиваться боковые вегетативные розеточные побеги (Мальцева, 2006), что способствует дальнейшему симподиальному нарастанию. В этом случае средняя зона торможения выполняет не сколько ассимилирующую функцию, сколько функцию зоны возобновления (Мальцева, 2006). Такая особенность ведет к тому, что первоначально моноцентрическое растение становится полицентрическим (Мальцева, 2006). У других столонно-розеточных растений гигрогелофитов, например, у *Ranunculus reptans* (Барыкина, Пустовойтова, 1973) и у *R. flammula* L. (Серебрякова, 1981) цветоносные побеги полегают и укореняются. В узлах ползучего побега, на месте зоны торможения, часто развиваются укореняющиеся дочерние розетки, часть которых может зацветать в том же сезоне, а часть перезимовывает и дает начало новым особям (Серебрякова, 1981). Таким образом, и в этом случае зона торможения преобразуется в зону возобновления. Аналогичная ситуация была отмечена нами у гелофитов, например, у *Sparganium* ×*foliosum*. В этом случае, по нашему мнению, происходит компенсация затрат пластических веществ на формирование цветоноса, на котором, как правило семена не развиваются (Беляков, Лапиров, 2019б). У *Sagittaria sagittifolia* и *Alisma plantago-aquatica* из пазушной почки зоны обогащения (так как почка изначально располагается выше уровня грунта) формируется, по сути, побег замещения, что дает возможность говорить, по меньшей мере, о сочетании этой зоной функций зоны возобновления. При погружении в грунт розеточного побега *Alisma plantago-aquatica* зона обогащения становится в начале следующего вегетационного сезона зоной возобновления.

Заключение по Главе 3

Показано, что спектр биоморф гелофитов разнообразен – от поликарпических до монокарпических трав; от розеточных до полурозеточных и длиннопобеговых; от моноцентрических до неявно- и явнополицентрических; от корневищных до столонноклубневих, от вегетативно-неподвидных до вегетативно-подвижных; от многолетних трав через

малолетники вегетативного происходения к однолетникам вегетативного происхождения и истинным однолетникам (генеративного происхождения).

Разнообразие модульной и структурно-функциональной организации одноосного вегетативно-генеративного побега зависит от длительности его нарастания, наличия или отсутствия розеточного участка побега и характера расположения генеративных органов (цветков и соцветий) – терминальное или интеркалярное. На разнообразие элементарных модулей одноосного побега влияет сочетание длины междоузлий, формация и тип листьев (погруженные, палавающие на поверхности воды, воздушные) и разнообразие пазушных комплексов.

Лабильность гелофитов к условиям изменяющегося уровенного режима связана со способностью к изменению экологической формы, что, обычно, не влияет на характер жизненной формы самого растения. Исключением в этом отношении является *Zizania aquatica,* у которого изменение экологических условий ведет к изменению жизненной формы. Способность к полеганию и укоренению надземных побегов явнополицентрических трав не влияет на жизненную форму вида, способствуя лишь разрастанию популяции.

Для целого ряда гелофитов характерно сочетание разных типов ветвления. При этом основным из них является силлептическое. Оно осуществляется на различных уровнях как в вегетативной, так и генеративной сферах:

– ветвление в основании материнского побега обеспечивает воспроизведение побегов замещения разного поряка ветвления, на базе которых за один вегетационный сезон происходит полное воспроизведение побеговой системы, сформированной в предыдущем году;

– перевершинивание у акросимподиально нарастающих трав и сокращение длительности нарастания серии побегов (в течение вегетационного сезона) способствует кратному увеличению генеративного воспроизведения особей;

– формирование интеркалярных цветков/соцветий у моноподиально нарастающих трав, формирующихся в течении вегетационного сезона (по мере нарастания плагиотропного побега) способствует росту семенной продуктивности особей;

– возможность формирования парокладиев (*Sparganium erectum*) способствует росту семенной продуктивности особей.

Для некоторых видов гелофитов (как правило для симподиально нарастающих моноцентрических и моноподиально нарастающих неявнополицентрических) свойственна ритмичность при формировании побеговой системы, характеризующаяся четкой- или более выраженной квантированностью раста.

Для гелофитов характерно разнообразие специализированных структур вегетативного размножения и возобновления (корневища, пазушные почки с рано развивающимися придаточными конями, клубни, турионы), которые нередко взаимодополняют друг друга.

ГЛАВА 4: ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ГЕЛОФИТОВ

В главе обобщены оригинальные и литературные данные о семенной продуктивности гелофитов, проанализировано разнообразие типов покоя, рассмотрены особенности распространения и прорастания их семян (с упором на представителей рода *Sparganium*), обсуждены вопросы соотношения их вегетативного и генеративного размножения. По всем вопросам предпринята попытка сравнения гелофитов с представителями других экологических групп растений водоемов и водотоков (прежде всего с гидрофитами и гигрогелофитами).

4.1 Семенная продуктивность

Сведения о семенной продуктивности растений важны в теоретическом и прикладном аспектах (Левина, 1965; Вайнагий, 1974). При изучении биологии вида этот показатель дает представление об адаптивных способностях растений в различных экологических и географических условиях, позволяет оценить жизненное состояние популяции и ее роль в фитоценозе (Ходачек, 1970; Вайнагий, 1974; Зубаирова, 2013).

Наряду с различными таксономическими группами наземных растений (Ходачек, 1970; Вайнагий, 1974; Юсупова, Абрамова, 2023 и др.), данные по семенной продуктивности представлены и для немногочисленной группы таксонов водных и прибрежно-водных растений (см. приложение В, таблицу В.1). Так, среди гелофитов разрозненные сведения о семенной продуктивности имеются только для 13 видов, таких как *Alisma plantago-aquatica* (Богачев, 1950, 1952; Смиренский, 1952; Васильева, 2013; Лапиров, 2014а), *Butomus umbellatus* (Simkovic, 2020), *Nelumbo komarovii, N. nucifera* (Троицкий, 1955; Шехов, 1962), *Typha angustifolia* (Горбик, 1988), некоторых видов рода *Sparganium* (Бойко, Алексеев, 1990; Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а) и ряда других. Однако, полученные нами данные и те материалы, которые имеются в нашем распоряжении, позволяют судить о том, что показатель фактической (наряду с показателем потенциальной) семенной продуктивности (ФСП) различных видов растений водоемов и водотоков (как гелофитов, так и ряда других экологическтх групп), часто достаточно высок и варьирует в широких пределах. Связано это со структурно-морфологическими особенностями данной группы растений. Так, например, широкие пределы варьирования ФСП у *Alisma* (до 30 000 семян у *Alisma plantago-aquatica* (Богачев, 1952)), кроме зависимости их продуктивности от характера грунтов, глубины произрастания и возрастных характеристик, связаны с возможностью формирования на побеге в течение одного вегетационного сезона посредством итеративного ветвления 2–3 соцветий (Лапиров, 2015). Кроме того, для частух

характерно наличие неотении, проявляющееся в цветении растений, которые по своим морфологическим характеристикам соответствуют взрослому вегетативному возрастному состоянию (Лапиров, 2015). Заметим, что аналогичное явление ранее наблюдалось и у гигрофита *Cyperus fuscus* (Алексеев, 1996б). О различиях в семенной продуктивности гелофита *Sagittaria sagittifolia* (растения, которое также, как и представители *Alisma*, способны продуцировать 2–3 соцветия в течение вегетационного сезона) свидетельствует тот факт, что по мере ухудшения условий местообитания растений можно наблюдать изменение соотношения экземпляров с простой и сложной мутовчатой кистью (Сидорский и др., 1984). Так, по мере увеличения скорости течения воды возрастает число растений с простым соцветием. Этот факт можно объяснить тем, что цветение простых соцветий (по отношению к сложным) происходит быстрее, что дает им определенное преимущество (Сидорский и др., 1984). О зависимости семенной продуктивности растений стрелолиста от совпадения женской и мужской фазы цветения, а также половой структуры популяций говорят данные и других исследователей (Кривохарченко, Жмылев, 1996).

В литературе отмечается и различие семенной продуктивности среди разных популяций одного вида. Так, например, волжские популяции *Nelumbo nucifera* – в среднем формируют 12,0–17,2 семян на плод, в то время как кубанские, где лотос является вселенцем – 15,1–25,7 семян на плод (Троицкий, 1955). Аналогичное явление наблюдается и в популяциях *Nelumbo komarovii*. Так, в популяциях этого растения, удаленных друг от друга более чем на 700 км, диапазон значений показателя ФСП различается: на водохранилище близ хут. «Галкино» (Хабаровский сельский адм. р-н) число семян в плоде варьировало в пределах 0–21 (Дулин, Цыренова, 2017), в то время как в популяциях на оз. Лотос (Хасанский р-н Приморского края) – от 14 до 44 (Хроленко и др., 2019). Возможно, более южная популяция этого вида на оз. Лотос, имеет более оптимальные условия для роста.

Большинство гидрофитов и гигрогелофитов часто имеют гораздо более низкие показатели ФСП (приложение В, таблица В.1). По-видимому, это обусловлено более стабильными условиями местообитания. Хотя на примере гидрофитов имеются интересные данные, которые свидетельствуют о существенном влиянии уровенного режима на их семенную продуктивность. Так, например, Е.А. Мовергоз (2012) показала, что генеративная сфера наземной (по сравнению с водной) формы *Ranunculus circinatus* представлена одним цветком или монохазием-извилиной, образованной максимум четырьмя метамерами; количество тычинок в цветках у наземной формы в 3–4 раза меньше, а в плодах – многоорешках, число орешков меньше в 2,5 раза. Последнее не случайно, так как в неблагоприятных условиях упрощение строения цветков за счёт ликвидации некоторых его частей способствует ускорению органогенеза цветка (Сидорский, 1991). Аналогичное явление, по-видимому, характерно и для *Ranunculus trichophyllum* (Лебедева, 2006).

Среди гидрофитов высокий показатель ФСП отмечен нами для *Lobelia dortmanna* (Лебедева, Беляков, 2016). Причем, ФСП этого вида зависит от числа коробочек, реализованных на генеративном побеге. Последнее, обычно так же зависит от глубины произрастания вида. Заметим, что и у гелофитов, например, у наземных и погруженных форм *Sparganium* (например, у *S. emersum*), число соплодий, а, соответственно, и показатель ФСП часто существенно ниже, чем у полупогруженных форм. Кроме того, показатель ФСП может изменяться в зависимости от типа грунтов, на которых растет растение. Так, на примере гидрофита *Nuphar lutea*, ранее нами было показано нами, что на илистых грунтах количество произведенных семян в плодах этого растения значимо отличается от такового на песчаных грунтах (296±81 и 179±13 шт., соответственно, p= 0,0491) (Lebedeva et al., 2020).

Основная масса гигрогелофитов имеет небольшой показатель ФСП на соцветие (как у *Calla palustris, Menyanthes trifoliata*) или монокарпический побег (например, в случае *Carex rostrata*), что, по-видимому обусловлено не только генетически ограниченным числом завязей и семяпочек в них, но и отсутствием возможности ветвления специализированных соцветий и образования зоны обогащения (аналогичное явление характерно и для кубышки желтой). Так, например, нами показано (Беляков и др., 2017), что соплодие *Calla palustris* образовано 40,7±6,4 (max. – 60, min. – 26) сочными ягодами, причем число семян в ягоде – величина часто слабопеременная (в среднем, 4,0±0,4 шт.). Однако, отсутствие возможности к ветвлению специализированных соцветий у некоторых представителей гигрогелофитов полностью замещается способностью к формированию в течении вегетационного сезона нескольких монокарпических побегов. Например, в одном колоске *Eleocharis acicularis* формируется от 3 до 15 семян, в то время как парциальный куст этого растения формирует порядка 10 побегов с колосками (Алексеев, 2000). Последнее способствует увеличению семенной продуктивности одного растения в 10 и более раз (Алексеев, 2000). Подобная ситуация наблюдается и у гелофитов.

Среди гигрогелофитов по показателю ФСП выделяются зонтичные (особенно *Oenanthe aquatica* (Hroudová et al., 1992; Мальцева, 2009; Лебедева, Беляков, 2021; Годин и др., 2023)), а также *Lythrum salicaria* (Thompson et al., 1987), на монокарпических побегах которых (при благоприятных экологических условиях) может быть сформировано большое число паракладиев. Так, на примере *Oenanthe aquatica* было показано, что ПСП и ФСП особей зависят от степени разветвленности синфлоресценций (Годин и др., 2023). Здесь также важно заметить, что ФСП *O. aquatica* может зависеть не только от условий среды обитания, но и времени вступления в генеративную фазу (первый и второй годы жизни растения) (Hroudová et al., 1992).

Имеющиеся данные показывают, что доля полноценных и выполненных семян (процент семенификации, ПС) у гелофитов низка, по сравнению с числом заложенных ими семяпочек. Подробнее показатели семенной продуктивности проанализируем на примере представителей рода *Sparganium*.

По нашим данным у разных видов *Sparganium* ПС (в зависимости от вида) колеблется в пределах от 22,2 до 67,1% (например, у *S. emersum* (36,2–67,1%), *S. gramineum* (30,6–41,8%), *S. glomeratum* (52,4–65,1%), *S. hyperbireum* (22,2–30,5%), *S. natans* (41,8–59,5%), *S. erectum* и *S. microcarpum* (~40,0–66,5%)). Так у гелофита *Typha angustifolia* ПС колеблется от 36,8 до 67,0% (Горбик, 1988), у северной популяции *Nelumbo komarovii* – 25,7±4,2% (Дулин, Цыренова, 2017). Низкий ПС и у гигрофита *Poa palustris* – от 23,1 до 61,9% (Егорова, 2000). Однако следует отметить, что низкие показатели ПС на один генеративный побег компенсируются развитием нескольких генеративных монокарпических побегов в течение вегетационного сезона на базе одного побега или материнского растения. Так, например, у гигрофита *Poa palustris* в течение вегетационного сезона на базе материнского монокарпического побега формируются побеги до четырех порядков, причем, практически все они зацветают в этот же год (Егорова, 2000). Аналогичное явление мы наблюдали, например, у *Sparganium emersum*, у которого цветущими являются побеги n+1–2 порядка (Беляков, 2016). Однако, существуют и исключения, зависящие от возможности максимальной реализации всей генеративной сферы растения. Так, например, ПС гигрогелофита *Oenanthe aquatica* на территории Московской обл. достигает 95,8–96,8 % на особь (Годин и др., 2023).

Далее в работе мы остановимся на анализе показателей семенной продуктивности монокарпических побегов представителей рода *Sparganium*. На их примере мы рассмотрим показатели ФСП и реальной семенной продуктивности (РСП) гелофитов в разных природно-климатических зонах, выявим отличия в семенной продуктивности между разными экологическими формами одного вида, проследим наличие изменения указанных показателей в разные годы в одном и том же местообитании.

Так, в плане снижения показателя ФСП виды подрода *Sparganium* секции *Erecta* распределяются следующим образом (таблица 4.1) – *S. neglectum* → *S. microcarpum* → *S. erectum* → *S. stoloniferum*; по показателю РСП – *S. microcarpum* → *S. neglectum* → *S. erectum* → *S. stoloniferum*; по числу недоразвитых, мелких, щуплых плодов – *S. neglectum* → *S. erectum* → *S. microcarpum* → *S. stoloniferum*. Значимые различия зафиксированы нами только по двум показателям – ФСП и РСП (см. приложение Г, таблицу Г.1). По первому показателю значимые различия установлены между четырьмя парами видов – *S. erectum* – *S. microcarpum, S. erectum* – *S. stoloniferum, S. microcarpum* – *S. stoloniferum* и *S. neglectum* – *S. stoloniferum*. По второму

показателю – между парами *S. erectum – S. microcarpum, S. microcarpum – S. neglectum* и *S. microcarpum – S. stoloniferum*.

Таблица 4.1 – Показатели семенной продуктивности на один монокарпический побег представителей рода *Sparganium*

Вид	ФСП, в шт.	РСП, в шт.	Число мелких, недоразвитых плодов на побег, в шт.
1	2	3	4
Подрод *Sparganium*, секция *Erecta*			
S. erectum	604,3±329,7	401,6±195,3	242,9±213,0
S. microcarpum	845,7±418,8	665,4±350,3	215,9±158,8
S. neglectum	918,5±681,6	474,7±379,3	443,7±670,0
S. stoloniferum	297,1±159,0	216,9±173,9	80,2±78,6
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Natantia*			
S. angustifolium	241,6±165,5	126,3±90,2	94,5±77,7
S. emersum	649,3±302,3	491,3±388,7	198,7±140,0
S. fallax	627,4±104,5	577,5±100,8	57,2±28,9
S. glomeratum	568,0±155,6	466,5±176,6	122,5±91,1
S. gramineum	505,4±178,3	248,9±167,6	257,9±156,7
S. rothertii	326,1±142,2	97,5±80,7	171,0±116,8
S. ×foliosum	240,8±136,9	182,4±122,8	91,5±60,6
Подрод *Xanthosparganium*, секция *Minima*			
S. hyperboreum	142,0±76,6	85,7±60,1	54,8±42,2
S. natans	93,6±42,8	67,8±34,9	21,9±42,8

Статистический анализ показал отсутствие значимых различий по показателю ФСП у популяций *S. erectum* с территории Верхней (842,3±232,3 шт.)) и Нижней (553,2±326,5 шт.) Волги (из степной зоны и зоны южной тайги, соответственно). В то же время, по показателю РСП значимые различия обнаружены между популяциями из степной зоны и зоны южной тайги (Респ. Калмыкия (199,2±63,0 шт.) и Ярославская обл. (560,8±156,3 шт.), соответственно (p= 0,0201)), а также зонами полупустыни (Астраханская обл. – 324,3±114,9 шт.) и южной тайги (Ярославская обл.) (p= 0,0481). Значимые различия по показателям ФСП и РСП у исследованных нами популяций *S. microcarpum*, растущих в лесостепной зоне, смешанных лесов и зоне южной тайги выявлены небыли. По числу мелких (щуплых, как правило, недоразвитых) плодов на растении у *S. erectum* значимые различия по природно-климатическим зонам отсутствуют. У *S. microcarpum*, наоборот, значимые различия показаны для популяций из лесостепной зоны (Алтайский край – 523,3±303,1 шт.) и зоны смешанных лесов (из Респ. Беларусь, Удмуртской респ. и Нижегородской обл. – 201,2±128,4 шт.) (p= 0,02077), а также из лесостепной зоны и зоны южной тайги (бго-запад Вологодской обл. и Ярославская обл. – 106,2±104,9 шт.) (p= 0,01672).

Наши данные показывают, что по снижению показателя ФСП виды подрода *Xanthosparganium* секции *Natantia* распределяются следующим образом (таблица 4.1) – *S. emersum* → *S. fallax* → *S. glomeratum* → *S. gramineum* → *S. rothertii* → *S. angustifolium* → *S. ×foliosum*; по показателю реальной семенной продуктивности (РСП – числу крупных, хорошо развитых плодов на растении) – *S. fallax* → *S. emersum* → *S. glomeratum* → *S. gramineum* → *S. ×foliosum* → *S. angustifolium* → *S. rothertii*; по числу недоразвитых, мелких, щуплых плодов – *S. gramineum* → *S. emersum* → *S. rothertii* → *S. glomeratum* → *S. ×foliosum* → *S. angustifolium* → *S. fallax*. По всем трем показателям значимые различия зафиксированы только у двух пар видов (см. приложение Г, таблицу Г.1) – *S. angustifolium* – *S. emersum* и *S. angustifolium* – *S. gramineum*. Значимые различия по всем исследованным критериям отсутствуют между тремя парами видов: *S. angustifolium* – *S. rothertii*, *S. emersum* – *S. glomeratum* и *S. rothertii* – *S. ×foliosum*. По двум из трех показателей значимых различий не зафиксировано между парами (см. приложение Г, таблицу Г.1): *S. fallax* – *S. glomeratum* и *S. angustifolium* – *S. ×foliosum* (по показателю ФСП и числу недоразвитых плодов на побеге), *S. emersum* – *S. ×foliosum* (по показателю ФСП и РСП). Наибольший показатель ФСП отмечен для двух близких видов – *S. fallax* и *S. emersum*, которые близки по числу соплодий. При этом, ФСП *S. emersum* в два раза больше, чем у *S. rothertii*. Достаточно высокий показатель ФСП у *S. gramineum* достигается увеличением числа соплодий за счёт наличия разветвлённого соцветия (Беляков, Лапиров, 2019).

По нашим данным, у *S. angustifolium* ФСП не имеет значимых различий между образцами из Респ. Карелия (средняя тайга – 278,1±265,4 шт.), Псковской обл. (южная тайга – 220,5±90,0 шт.), Ханты-Мансийского АО (средняя тайга (222,5±75,3 шт.) и (юг северной тайги Западной Сибири (229,8±68,4 шт.)). По числу РСП значимые различия зафиксированы между выборками из юга северной таежной зоны Ханты-Мансийского АО (9,7±10,0 шт.; *max* – 29 шт., *min* – 1 шт.) и средней тайги в пределах Респ. Карелия (145,7±80,4 шт.), южной тайги в пределах Псковской обл. (168,9±92,4 шт.) и средней тайги Ханты-Мансийского АО (142,0±38,5 шт.) ($p= 0,00123$, $p= 0,006424$, $p= 0,03409$, соответственно).

Значимые различия по ФСП отмечены у *S. emersum* как внутри одной и той же, так и между различными природно-климатическими зонами. Так, ФСП из зоны смешанных лесов с территории Европейской части России (Нижегородская, Ивановская обл.) и Респ. Беларусь (657,3±297,5 шт.) значимо отличается от таковой из той же зоны, располагающейся на юго-востоке Западно-Сибирской равнины (Томская обл. – 944,8±200,4 шт.) ($p= 0,002306$). У популяций *S. emersum*, растущих в лесостепной зоне на юго-востоке Западной Сибири ФСП на территории Томской обл. и Алтайского края (430,5±190,5 шт.) также отмечены значимые различия ($p= 0,004611$). При этом, РСП на побег внутри природно-климатической зоны смешанных лесов значимо отличается между образцами из Томской и Псковской обл.

(564,9±220,1 и 167,8±48,4 шт., соответственно; p= 0,01617), что может быть связано с долготой и, соответственно, с континентальностью климата. Число мелких плодов на побег внутри природно-климатической зоны смешанных лесов значимо отличается между образцами из Европейской части (Ярославская, Нижегородская, Ивановская обл.) и Респ. Беларусь (117,2±93,5 шт.) и Томской обл. (379,9±126,6 шт.) (p= 0,000521). Между разными природно-климатическими зонами значимые различия зафиксированы между зоной смешанных лесов (Томская обл.) и лесостепной зоной (Алтайский край – 193,6±82,4 шт.) (p= 0,03455).

У *S. gramineum* ФСП различается у популяций из северной тайги (Ханты-Мансийский АО, 252,0±101,5 шт.) и средней тайги (Респ. Карелия, 577,1±140,1 шт.) (p= 0,0001), а также северной тайги (Ханты-Мансийский АО) и зоны смешанных лесов (Тверская, Ярославская, Московская, Нижегородская обл., 526,4±157,7 шт.) (p≤0,05). По РСП на растение значимые отличия зафиксированы между популяциями из северной тайги Ханты-Мансийский АО и средней тайги Респ. Карелии (140,8±79,5 и 382,4±177,0 шт., соответственно; p= 0,0041) и между популяциями из Респ. Карелия и из Тверской, Ярославской, Московской и Нижегородской обл. (220,5±152,5 шт., p= 0,0056). По числу мелких плодов различия обнаружены между популяциями из Ханты-Мансийского АО (111,2±47,0 шт.) и Респ. Карелия (194,7±68,1 шт.), Ханты-Мансийского АО и Тверской, Ярославской, Московской и Нижегородской обл. (308,1±161,5 шт., p≤0,05) и Респ. Карелия и Тверской, Ярославской, Московской и Нижегородской обл. (p= 0,01363). Указанные особенности, по-видимому, также связаны с климатическими особенностями центральной России и Западной Сибири.

В рамках секции *Minima* показатель ФСП у *S. hyperboreum* в 1,5 раза больше (таблица 4.1, приложение Г, таблица Г.1), чем у *S. natans*, о чем также говорит наличие значимых отличий по данному показателю (p≤0,05). Число мелких плодов на растениях *S. hyperboreum* в 2,5 раза больше, чем у *S. natans* (p≤0,05). Показатель РСП у *S. hyperboreum* в 1,2 раза больше (таблица 4.1), чем у *S. natans*. Однако, в последнем случае, значимые отличия между обоими видами, нами не были зафиксированы.

Изменения показателей ФСП и РСП, а также и числа мелких (недоразвитых) плодов на побег в пределах разных природных зон Западно-Сибирского региона, рассматривали на примере *S. hyperboreum* (таблица 4.2). Установили, что по показателю ФСП значимые различия были обнаружены нами между популяциями, растущими в средней тайге и лесотундре (p= 0,04906), лесотундре и тундре (p≤0,05), а также в тундре и высокогорных областях (p≤0,05) (таблица 4.2). По РСП – между популяциями из лесотундры и тундры, а также лесотундры и высокогорными областями (p≤0,05 и p= 0,0001043, соответственно). По числу мелких, щуплых плодов – между популяциями из средней тайги и высокогорных областей (p= 0,01394).

У *S. natans* по ФСП значимые различия выявлены между популяциями из зоны смешанных и широколиственных лесов (Респ. Беларусь, 57,6±20,9 шт.) и зоны средней тайги (Вологодская, Ленинградская обл., и Респ. Карелия, 102,2±41,6 шт.) (p=0,04734). По показателю РСП – для популяций из зоны смешанных и широколиственных лесов (35,1±16,3 шт.) и южной тайги (Ярославская, Нижегородская и Тверская обл., 71,3±35,7 шт.), а также для популяций из зоны смешанных лесов и средней тайги (68,0±32,6 шт.) (p= 0,028 и p= 0,0418, соответственно). По числу мелких, недоразвитых плодов, различия зафиксированы между популяциями из зоны смешанных и широколиственных лесов (22,4±12,7 шт.) и популяциями той же зоны в Тюменской обл. (4,0±1,7 шт.) (p= 0,02982), межу популяциями из зон южной и средней тайги (15,5±15,8 и 34,2±27,7 шт., соответственно) (p= 0,001705), а также между популяциями из зон средней тайги и смешанных лесов Тюменской обл. (4,0±1,7 шт.) (p= 0,01232). Все сказанное, по-видимому, также связано с климатическими особенностями той или иной зоны.

Таблица 4.2 – Показатели семенной продуктивности *Sparganium hyperboreum* в различных природно-климатических зонах

Показатель	Природно-климатическая зона			
	Средняя тайга	Лесотундра	Тундра	Высокогорные области
1	2	3	4	5
ФСП, в шт.	58,5±21,6	74,7±21,5	51,5±12,3	63,1±15,2
РСП, в шт.	42,7±24,8	49,0±18,3	30,2±17,5	24,6±17,5
Число мелких семян на растении, в шт.	18,5±23,0	25,7±22,7	21,2±16,4	35,6±22,9

Анализ ФСП полупогруженной и наземной экологических форм *S. glomeratum* не выявил значимых различий (таблица 4.3) между ними. Значимые различия были зафиксированы нами по данному показателю между наземной и полупогруженной формами *S. neglectum* (p= 0,003145) и между наземной и погруженной (с плавающими на поверхности воды листьями) экологическими формами *S. hyperboreum* (p= 0,04105) и *S. natans* (p= 0,0009632) (таблица 4.3). Значимые различия у обоих экологических форм *S. hyperboreum* отмечены и по показателю РСП, а также числу мелких плодов на побеге (p= 0,02176 и p= 0,03101, соответственно), у *S. natans* – только по показателю РСП (p≤0,05) (таблица 4.3). Заметим также, что у наземной (259,4±163,2 шт.) и полупогруженной (617,5±319,0 шт.) экологической форм *S. erectum* показатель ФСП на территории Астраханской обл. значимо различается в ~2,4 раза (p= 0,0034).

На примере популяции *S. glomeratum* из Ярославской обл. (Пошехонский м.о.) нами показано, что семенная продуктивность побегов год от года значимо не изменяется (таблица 4.4). Подобное нами отмечено и при изучении показателя ФСП у *S. emersum* из популяции на р. Корожечна (Ярославская обл., Угличский р-н) в 2009 и 2010 гг. (735,3±189,5 и 799,3±84,0 шт., соответственно). По-видимому, это связано со стабильными экологическими условиями в

данных местообитаниях. По нашему мнению, изменения в показателях семенной продуктивности ежеголовников могут быть вызваны, например, резким поднятием и продолжительным стоянием уровня воды или обсыханием местообитания в период цветения.

Таблица 4.3 – Изменение характеристик семенной продуктивности у различных экологических форм видов рода *Sparganium*

Вид	Экологическая форма	РСП, в шт.	$N_{мелк.\ пл./побег.}$, в шт.	ФСП, в шт.
1	2	3	4	5
S. neglectum	Полупогруженная	501,1±390,2	432,1±641,8*	933,1±622,4
	Наземная	246,8±103,0	66,2±32,7	313,0±97,5
S. glomeratum	Полупогруженная	482,3±167,1	111,5±88,5	574,7±154,8
	Наземная	275,4±107,0	186,6±61,0	462,0±104,7
S. hyperboreum	Погруженная с плавающими листьями	54,1±31,8	44,8±33,0	118,0±61,8
	Наземная	98,9±77,6	67,8±46,7	162,5±100,9
S. natans	Погруженная с плавающими листьями	73,3±30,5	24,4±22,9	99,0±38,9
	Наземная	35,2±16,4	31,1±27,1	66,3±34,5

Примечание. $N_{мелк.\ пл./побег.}$ – общее число мелких, недоразвитых плодов на генеративный побег; * – разброс между минимальным и максимальным значением показателя большой – от 4 до 2962.

Таблица 4.4 – Изменение характеристик плодов на вегетативно-генеративном побеге *Sparganium glomeratum* в разные годы на территории Ярославской обл. (Пошехонский р-н).

Показатели	РСП, шт.		Общее число мелких, щуплых плодов на растении, шт.		ФСП, шт.	
1	2		3		4	
Год	2014 г.	2016 г.	2014 г.	2016 г.	2014 г.	2016 г.
Число плодов	439,0±105,2	519,8±198,9	255,0±43,6	139,1±92,1	694,0±142,4	576,4±162,1

Таким образом нами установлено, что по показателям семенной продуктивности лидируют представители подрода *Xanthosparganium* (*S. emersum* и *S. fallax*), в то время как внутри подрода *Sparganium* – *S. neglectum* и *S. microcarpum*. Подобная особенность связана с наличием у них более мелких в диаметре плодов (Беляков, Лапиров, 2019). Поэтому, несмотря на нередко меньшее число соплодий, ряд представителей подрода *Xanthosparganium* практически не проигрывают по показателям ФСП и РСП представителям подрода *Sparganium*. Малые размеры представителей секции *Minima* (*S. hyperboreum* и *S. natans*) обуславливают низкие показатели семенной продуктивности растений.

Показатели ФСП и РСП, а также число мелких (щуплых, недоразвитых плодов) на вегетативно-генеративный побег могут статистически значимо различаться в популяциях того или иного вида, как на уровне разных природно-климатических зон (по долготному градиенту), так и внутри одной природно-климатической зоны (по широтному градиенту). Показатели

семенной продуктивности у различных экологических форм нередко статистически значимо различаются между собой. Семенная продуктивность в разные годы в одном и том же местообитании со стабильным уровенным режимом не имеет статистически значимых отличий.

Исходя из сказанного выше следует, что показатели РСП и ФСП у гелофитов зависят не только от экологических условий, но и от структурной организации генеративного побега, связанной, например, с наличием или отсутствием паракладиев в синфлоресценции.

В случае генетически ограниченного числа завязей и семяпочек на монокарпических генеративных побегах, увеличение показателя РСП и ФСП решается представителями различных групп водных и прибрежно-водных растений, в большинстве случаев, способностью к формированию на базе одного материнского монокарпического побега нескольких дочерних силлептических монокарпических побегов.

Потенциальная семенная продуктивность у гелофитов может быть достаточно высока, исходя из того, что часть заложенной в пазушных почках вегетативно-генеративных побегов боковых осей с цветками/соцветиями не реализуется (как, например, у *Sparganium*), поэтому доля полноценных семян (процент семенификации, ПС) у гелофитов низка, как и у представителей других экологических групп растений водоемов и водотоков.

4.2 Характер предпосевной обработки, покой, биологическая стойкость и основные факторы, влияющие на прорастание семян

4.2.1 Предпосевная обработка, покой, биологическая стойкость и её влияние на прорастание семян и плодов

Среди различных таксономических групп растений вод (как и среди наземных растений), существуют виды, которые не нуждаются, либо слабо нуждаются в дозревании семян. Так семена некоторых водных и прибрежно-водных растений хорошо прорастают при попадании в благоприятные условия сразу же после сбора, что указывает либо на отсутствие у них покоя, либо на наличие разной глубины физиологического покоя семян (Николаева и др., 1999). Это явление ранее было отмечено для таких видов гелофитов как представители рода *Typha* (Crocker, 1938; Rasran et al., 2021), *Cyperus papirus* (Волкова, 2020), *Butomus umbellatus* (Крылова, 1998) и *Alisma gramineum* (Hroudová et al., 2004), а также гидрофитов (*Nuphar lutea, Lobelia dortmanna, Ranunculus kauffmannii, Vallisneria natans*) (Crocker, 1938; Лебедева, 2013; Лебедева, Беляков, 2016; Zhao et al., 2017) и гигрогелофитов (*Carex rostrata, Cyperus eragrostis, Oenanthe aquatica*) (Fernández-Pascual, 2016; Волкова, 2020; Лебедева, Беляков, 2021). Между тем, добиться высоких показателей прорастания семян для целого ряда растений водоемов и водотоков без различных методов предпосевной обработки часто не удается.

Для увеличения показателя конечного прорастания семян и плодов растений вод уже давно успешно применяются различные методы скарификации (среди которых распространена механическая скарификация). Это неоднократно было показано не только на примере гелофитов (в том числе различных видов рода *Sparganium*) (Crocker, 1907; Steinbauer, Neal, 1950; Pollux et al., 2005, 2006; Pollux, 2011; Wagner, Oplinger, 2017), но и других представителей экологических групп растений водоемов и водотоков (Yeo, Thurston, 1983; Cardwell et al., 1978; Leeds et al., 2006; Wagner, Oplinger, 2017; Rosbakh, Poschlod, 2019; см. приложение Д, таблицу Д.1). Стоит отметить, что воздействие на семенные оболочки различными химическими агентами (кислотами, щелочами и т.п.) не всегда оказывает положительный стимулирующий эффект (Steinbauer, Neal, 1950; Clevering, 1995; Rosbakh et al., 2019; см. приложение Д, таблицу Д.1). Хотя в ряде случаев стимулирующий эффект химического воздействия на оболочки семян действительно проявляется. Так, результаты наших экспериментов (Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016) и экспериментов, проведенных ранее японскими учеными (Ishii et al., 2005) показали, что обработка как свежесобранных (после диссеминации), так и хранившихся до года в комнатных условиях плодов различных видов *Sparganium* концентрированными *HCl* и *NaOH* не способствует их прорастанию. Опыты G.P. Steinbauer и O. Neal (1950) по проращиванию плодов *Sparganium natans, S. chlorocarpum, S. americanum, S. fluctuans* и *S. eurycarpum* в водных растворах тиомочевины и этиленхлоргидрина различной концентрации также не дали положительного результата. Хотя, некоторым исследователям (Steinbauer, Neal, 1950; Бойко, Алексеев, 1990) все же удалось добиться частичной стимуляции прорастания плодов после применения серной кислоты. Отметим, что в литературе имеются сведения о том, что обработка семян *Phragmites australis* нитратом калия также способна оказать благоприятное действие на их прорастание (Meng et al., 2016; подробнее см. приложение Д, таблицу Д.1).

Хранение семян и плодов водных и прибрежно-водных растений при комнатных условиях в сухом состоянии (особенно на начальных сроках хранения) приводит к быстрой потере их всхожести. Это объясняется переходом семян в состояние вторичного покоя (Овеснов, 1965; Лебедева, Лапиров, 2000; Волкова, 2020; см. приложение Д таблицу Д.1). Так, например, хранение в течение двух лет в сухом виде (как при комнатных условиях, так и в холодильнике, при температуре +3…+5 ºС) плодов гелофита *Sparganium emersum*, повлекло за собой снижение показателя конечного прорастания до крайне низких величин, не превышающих 2,0% (1,2±0,9% – при комнатных условиях и 2,0±0,8% – в холодильнике), в то время как плоды гелофитов *S. erectum* и *S. microcarpum* не прорастали вообще (Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016).

Для успешного прорастания семян гелофитов, как и целого ряда представителей других экологических групп растений вод, необходим период стратификации (Альбенский, 1938; Крокер, Бартон, 1955; Овеснов, 1965; Кривохарченко и др., 1995; Hay et al., 2008). Так, даже

хранение сухих семян гелофитов (например, *Alisma plantago-aquatica* и *Butomus umbellatus* (таблица 4.5)) в условиях морозильной камеры может оказывать более благоприятный эффект на показатель конечного прорастания семян, чем хранение их в холодильнике (условия низких положительных температур) или в лабораторных условиях (Лебедева, Беляков, 2020). Подобное явление было отмечено нами так же для гигрогелофита *Iris pseudacorus* и гигрофита *Eriophorum angustifolium* (Лебедева, Беляков, 2020; таблица 4.5). Для некоторых видов (например, для гелофита *Schoenoplectus lacustris*) хранение в холодильнике почти в 2 раза увеличивает показатель конечного прорастания семян по сравнению с хранением семян этого же вида в морозильной камере и в 4,8 раз при хранении семян в комнатных условиях (Лебедева, Беляков, 2020; см. таблицу 4.5). В последнем случае, приведенные нами данные подтверждаются и экспериментами других исследователей не только на примере гелофитов (*Schoenoplectus lacustris, S. litoralis* и *Schoenoplectus tabernaemontani* (Rosbakh et al., 2019), *Monochoria korsakowii* (Wan et al., 2004)), но и некоторых гигрогелофитов (*Carex rostrata* и *Lysimachia thyrsiflora*) и гигрофитов (например, *Phalaris arundinaceae*) (Лебедева, Беляков, 2020; см. таблицу 4.5). Стоит отметить, что для некоторых видов растений, хранение семян при комнатной температуре или в морозильной камере (при –20 °С) вызывает потерю жизнеспособности. Последнее, например, было показано для однолетнего гелофита *Zizania aquatica* (Simpson, 1966).

В опытах многих ученых было показано, что влажная холодная стратификация (ВХС) (при температуре +1…+5 ºС) в течение 4–7 мес. оказывает стимулирующее воздействие на прорастание семян водных и прибрежно-водных растений (Muenscher, 1936; Альбенский, 1938; Крокер, Бартон, 1955; Овеснов, 1965; Simpson, 1966; Cardwell et al., 1978; Крылова, 1998; Hroudová, Zakravský, 2003; Wan et al., 2004; см. приложение Д, таблицу Д.1). Причём, продолжительность ВХС (по сравнению с семенами, хранящимися в сухом виде при комнатных условиях), нередко способствует снижению лаг-времени, периода и скорости прорастания (Крылова, 1998). По-видимому, успешность этого метода выведения семян/плодов из состояния покоя отражает адаптацию водных и прибрежно-водных растений к сезонным условиям среды обитания (Овеснов, 1965; Simpson, 1966; Hroudová et al., 2004; Wan et al., 2004; Ozaki et al., 2018).

На положительное влияние ВХС указывает и то, что после двух лет хранения при комнатных условиях и в холодильнике (в высушенном состоянии), плоды *Sparganium emersum* подвергшиеся ВХС (в течение 2-х мес.) начинали прорастать, что отразилось на росте показателя конечного прорастания. Так, этот показатель у плодов, которые в начале эксперимента хранились при комнатных условиях, увеличился в 50 раз (48,9±8,0%), а у тех, что хранились в холодильнике – в 2,5 раза (5,7±2,1%) (Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016, 2025). Полученные сведения

Таблица 4.5 – Основные показатели прорастания семян различных видов гелофитов, гидрофитов, гигрогелофитов и гигромезофитов при различных условиях сухого хранения (по: Лебедева, Беляков, 2020).

Эколо гическая группа	Вид	Характер стратификации								
		Лабораторные условия			Хранение в холодильнике			Хранение в морозильной камере		
		L, сут.	P, сут.	G_{fin}, %	L, сут.	P, сут.	G_{fin}, %	L, сут.	P, сут.	G_{fin}, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Гелофиты	*Alisma plantago-aquatica*	—	—	—	17,0±2,6	3,3±0,5	4,4±2,0	12,6±6,8	21,6±3,5	10,0±3,5
	Butomus umbellatus	—	—	—	19,0±1,0	2,0±1,7	4,4±2,0	15,3±1,1	2,0±1,7	6,6±3,3
	Schoenoplectus lacustris	13,6±0,5	1,6±0,5	4,4±2,0	15,3±1,5	7,3±4,0	21,0±13,4	21,3±3,0	3,3±2,5	11,0±10,7
Гидрофиты	*Potamogeton natans*	—	—	—	*	*	*	*	*	*
	Nuphar pumila	—	—	—	11,6±2,1	3,3±4,0	4,4±2,0	14,3±1,1	2,6±1,5	5,5±2,0
	Nymphaea alba	—	—	—	*	*	*	*	*	*
Гигрогелофиты	*Iris pseudacorus*	—	—	—	25,3±1,5	2,6±1,8	4,4±2,0	22,3±1,1	3,3±2,5	7,7±5,1
	Carex rostrata	13,3±2,3	14,3±1,1	47,7±22,2	5,0±1,0	18,6±4,5	75,5±13,4	15,0±2,6	13,0±2,6	51,1±25,2
	Lysimachia thyrsiflora	—			22,0±2,0	7,0±1,7	14,4±10,1	12,0±1,0	11,0±8,7	11,1±2,0
	Oenanthe aquatica	6,6±0,5	14,2±0,6	93,3±2,6	3,6±0,6	9,3±0,5	100,0±0,0	3,3±0,5	14,3±1,5	96,6±3,3
Гигрофиты	*Carex pseudocyperus*	10,0±1,0	14,3±4,7	52,1±17,0	4,3±1,1	17,3±4,7	76,6±20,8	5,3±0,5	18,6±1,1	74,4±13,8
	Eriophorum angustifolium	—	—	—	7,3±1,5	15,0±3,0	21,1±11,6	4,0±1,0	15,3±7,0	46,6±15,2
	Phalaris arundinaceae	—	—	—	2,3±0,5	13,3±2,8	100,0±0,0	*	*	*

Примечание: L – лаг-время; P – период прорастания; G_{fin} – конечное прорастание или лабораторная всхожесть; «*» – семена прорастали единично; «—» – семена вообще не прорастали.

подтверждаются и другими учеными (Muenscher, 1936; Steinbauer, Neal, 1950; Бойко, Алексеев, 1990; Ishii et al., 2005; Pollux et al., 2005, 2006; см. приложение Д, таблицу Д.1).

Отметим, что если в литературе присутствуют материалы о положительном влиянии стратификации на прорастание семян и плодов водных и прибрежно-водных растений, то данные о влиянии длительности периода ВХС на динамику их прорастания отсутствуют. Мы попытались восполнить этот пробел на примере представителей рода *Sparganium*.

Нами установлено, что показатели прорастания плодов представителей секции *Sparganium* (подрод *Sparganium*) – *S. microcarpum, S. neglectum* и *S. erectum* после различных сроков ВХС часто характеризуются стабильными, хотя и не равномерными, величинами конечного прорастания в различные по длительности периоды ВХС (см. приложение Е таблицы Е.1, Е.2 и Е.3, соответственно). Максимальные показатели конечного прорастания видов этой секции, часто приходятся на второй-третий (реже, на первый) год влажной холодной стратификации и достигают у *S. microcarpum* – 59,0±1,0%, у *S. neglectum* – 64,4±8,1 – 75,5±3,7% и у *S. erectum* – 33,3±3,3 – 34,4±1,5%. Показатели энергии прорастания у исследованных нами видов (при разных сроках стратификации) оказались достаточно близки к значениям показателей конечного прорастания. Причём, чем продолжительнее хранение плодов в условиях влажной холодной стратификации, тем меньше разница между двумя указанными показателями. Последнее свидетельствует о том, что максимальное количество семян прорастает, как правило, в течение первых 7 сут. Показатель лаг-времени у представителей секции редко превышает 4–5 сут.

В рамках секции *Natantia* (подрод *Xanthosparganium*) установлено, что плоды большинства исследованных нами видов и одного гибрида (*S. angustifolium, S. emersum, S. glomeratum, S. ×foliosum*) прорастали, большей частью, регулярно после различных сроков ВХС. Кроме того, плоды этих видов нередко характеризовались высокими показателями конечного прорастания. Так, например, у *S. angustifolium* максимальные показатели конечного прорастания плодов в разных экспериментах колеблются от 4,4±3,7 до 55,5±18,3% (см. приложение Е таблицу Е.4), у *S. emersum* – от 91,1±1,5 до 100,0% (см. приложение Е таблицу Е.8), у *S. glomeratum* – от 60,0±6,0% до 91,1±5,1% (см. приложение Е таблицу Е.5), а у *S. ×foliosum* – до 47,7±29,6% (см. приложение Е таблицу Е.7). Отметим, что у всех указанных видов (исключая *S. angustifolium*), показатель энергии прорастания (который, в нашем случае показывает высокий процент проросших семян на седьмые сутки экспозиции) в 1,3–2,0, а иногда даже и в 5,5 раз (например, у *S. emersum*) ниже величины конечного прорастания. При этом, последнее не всегда приводит к росту показателя периода прорастания. «Нулевые» значения величины энергии прорастания для плодов *S. angustifolium* (см. приложение Е таблицу Е.4) обусловлены тем, что прорастание плодов этого вида наблюдалось нами часто по истечению 7 суток. Значительных величин (23,3±2,2%) этот показатель достиг только после 3,2 лет ВХС плодов (плоды собраны на

оз. Малый Зеленец, Себежский р-н, Псковская обл., 30 VIII 2019 г.). Кроме того, у *S. angustifolium* показатель лаг-времени превышал 5–6 сут. (см. приложение Е таблицу Е.4), что отмечено нами как редкое явление для ряда видов этой секции.

Плоды другого представителя секции *Natantia* – гидрофита *S. gramineum* (см. приложение Е таблицу Е.6), в течение длительного периода (более 7–9 лет) ВХС прорастали нерегулярно (прерывисто). Конечное прорастание этого вида редко превышает 10%, хотя в отдельных случаях этот показатель может возрастать до 18,9±5,3 – 37,7±2,9%. Полученные нами показатели энергии прорастания у плодов *S. granimeum*, собранных из разных местообитаний, колеблются в пределах от 2,2±1,5 до 11,1±5,1%. Причём, в экспериментах мы нередко наблюдали лишь единичные проростки этого вида. Как и в случае со *S. angustifolium*, энергия прорастания, варьировала от 0 до 3,3±2,2%, что связано с низким показателем конечного прорастания и, соответственно, с тем, что прорастание плодов вида отмечалось нами нередко по истечению 7 суток. Показатель периода прорастания также был достаточно низким, в то время как лаг-время, наоборот, в большинстве случаев превышало 5–6 сут.

Как и внутри секции *Natantia*, для представителей секции *Minima* (подрод *Xanthosparganium*) нами установлено, что плоды *S. hyperboreum* (см. приложение Е таблицу Е.9) способны прорастать регулярно после различных сроков ВХС, в то время как плоды *S. natans* (см. приложение Е таблицу Е.10) прорастали нерегулярно в тех же условиях. Максимальный показатель конечного прорастания для плодов *S. hyperboreum* составил 66,6±2,2% (на 19 сут.). Причем данный показатель в 1,2–2,0, а иногда и 3,0–3,5 раза выше, чем показатель энергии прорастания. Плоды *S. natans* также нередко могут иметь достаточно высокий показатель конечного прорастания (от 9,3±5,7 до 74,4±5,1%). При этом они часто характеризуются длительным периодом лаг-времени, достигающим в отдельных случаях 8,0±0,0 – 13,6±2,2 сут. (см. приложение Е таблицу Е.10).

Отметим, что не во всех случаях проращивание плодов исследованных видов после различных сроков ВХС приводило к положительным результатам. Так безуспешной оказалась длительная ВХС для плодов *S. microcarpum*, собранных на территории Респ. Беларусь (Минская обл., Мядельский р-н, национальный парк Нарочанский, экологическая тропа «Голубые озера», р. Страча, 24 VII 2016 г.). Плоды *S. erectum*, собранные на территориях Астраханской (Наримановский р-н, окр. с. Курченко, лиман, 24 VIII 2010 г.), Волгоградской (Волгоградское водохр., залив Еруслан, 16 X 2012 г.) и Нижегородской (Арзамасский р-н, окр. с. Старая Пустынь, в протоке р. Сережа, между оз. Паровое и Долгое, 15 VIII 2014 г.) областей прорастали единично (конечное прорастание около 3,6%), либо, в большинстве экспериментов, не прорастали вообще (Беляков, 2016). Не проросли и плоды *S. emersum*, собранные в Нижегородской обл. в том же месте, что и *S. erectum*. Если в случае со *S. microcarpum* (с

территории Респ. Беларусь), из-за раннего сбора плоды могли оказаться недостаточно зрелыми, то в остальных случаях, климатические особенности могли повлиять на состояние покровов костянки. Плоды *S. natans*, собранные на территории Нижегородской обл. (Володарский м.о., на С-З от рабочего пос. Центральный, оз. Светлое, 08 IX 2018 г.) не прорастали даже спустя почти 3 года влажной холодной стратификации.

Отсутствие прорастания плодов *S. erectum* и *S. microcarpum*, из ряда местообитаний, может быть связано с тем, что многослойный экзокарп представителей подрода *Sparganium* (в отличие от представителей подрода *Xanthosparganium*), образован эпидермой и кольцом механической ткани, одревесневшие клетки которой, по данным И.Г. Зубковой и Л.К. Шабес (1983, 1986), создают дополнительную защиту плода. У представителей подрода *Xanthosparganium* экзокарп однослойный, и представлен эпидермой с более утолщенными и одревесневшими (по сравнению с представителями подрода *Sparganium*) клеточными стенками. Казалось бы, такая структура должна обеспечивать более легкое прорастание плодов представителей данного подрода. Однако, как показывают наши данные, иногда плоды представителей подрода *Xanthosparganium* не прорастают или испытывают затрудненное прорастание (как в случае с *S. gramineum*).

Все сказанное выше свидетельствует о важности ВХС для семян и плодов водных и прибрежно-водных растений. Однако стоит отметить, что положительное влияние на прорастание семян также оказывает и сочетание различных методов стратификации со скарификацией. Так, например, B.J.A. Pollux et al. (2005) показали, что скарификация предварительно стратифицированных (в течение 6 мес. во влажном состоянии) плодов *Sparganium emersum*, способствует увеличению конечного прорастания в два раза (до 94% за 60 сут. проращивания) по сравнению с контрольным значением (46%). Подобное ранее было показано на примере гелофитов *Schoenoplectus lacustris, Phragmites australis* (Clevering, 1995) и *Zizania aquatica* (Cardwell et al., 1978), различных видов гидрофитов (например, для *Persicaria amphibia* (Wagner, Oplinger, 2017) и *Potamogeton* (Rosbakh, Poschlod, 2019)) и гигрогелофитов (например, *Bolboschoenus maritimus* (Clevering, 1995)) (см. приложение Д, таблицу Д.1).

Отметим также и то, что прохождение плодов через желудочно-кишечный тракт водоплавающих птиц и рыб также увеличивает долю проросших плодов на 12,6%, по сравнению с контролем (Pollux et al., 2006; Pollux, 2011). Увеличение числа проросших плодов, прошедших через желудочно-кишечный тракт утки (по сравнению с контрольными показателями прорастания) было продемонстрировано и для *Sparganium erectum* (Soons et al., 2008). При этом, всхожесть семянок видов, имеющих меньшие размеры (например, для тростника южного), извлечённых из помета уток, оказывается, наоборот ниже, чем у контрольных (Soons et al., 2008).

Такми образом, ВХС – эффективный способ для того, чтобы добиться наиболее оптимальных показателей прорастания семян и плодов водных и прибрежно-водных растений. Особенно положительный результат дает сочетание ВХС со скарификацией.

В зависимости от видовой принадлежности на разных сроках ВХС характеристики прорастания семян и плодов изменяются волнообразно. Причем в одних случаях они могут быть более-менее стабильными, хотя и не равномерными, в других случаях семена и плоды могут прорастанить нерегулярно.

4.2.2 Покой семян

Известно, что сведения о типах покоя семян играют важную роль так как являются основой для понимания физиолого-биохимических механизмов торможения прорастания семян и преодоления их покоя (Овеснов, 1965; Николаева и др., 1985). Именно покой семян представляет собой важный адаптивный признак, позволяющий оптимизировать распространение семян и инициацию следующего поколения растений во времени и пространстве (Левина, 1965; Bewleyl, 1997; Fenner, Thompson, 2005; Willis et al., 2014). По мнению ряда ученых (de Casas et al., 2012; Eberhart, Tielbörger, 2012), покой семян определяется местными «сигналами» окружающей среды и оказывает влияние на старатегии жизни растений.

У исследуемой нами экологической группы гелофитов, преобладающим является эндогенный физиологический тип покоя, отличающийся разной глубиной (тип покоя по: Николаева и др., 1985). Так, например, семена *Orysa sativa* и *Typha latifolia* характеризуются эндогенным неглубоким физиологическим типом покоя ($В_1$; см. приложение Ж, таблица Ж.1), который исчезает даже в процессе сухого хранения через несколько суток или в течение 5–12 мес. (Николаева и др., 1985). Покой семян *Butomus umbellatus* характеризуется как промежуточный эндогенный физиологический тип ($В_2$; см. приложение Ж, таблица Ж.1), который исчезает после стратификации в течение 1–3 или 5–6 мес. (Simpson, 1966; Николаева и др., 1985). Покой семян *Zizania latifolia* (Овеснов, 1965), *Sagittaria sagittifolia* и *Schoenoplectus lacustris* – $В_3$ (Николаева и др., 1985). Для семян *Nelumbo* характерен физиологический покой (см. приложение Ж, таблица Ж.1), связанный с явлением твердосемянности (Николаева и др., 1985), в процессе которого водонепроницаемость семенной кожуры, реже околоплодника, вызывает полное подавление ростовых процессов (Николаева и др., 1985, 1999). Твердосемянность может быть преодолена при помощи длительной стратификации (Николаева и др., 1985, 1999).

Однако для некоторых видов гелофитов характерен комбинированный покой семян. Так, например, ранее мы указывали, что для плодов *Sparganium* характерно сочетание экзо- и эндогенного покоя ($А_ф$-Б-$В_{1-3}$) (Беляков, 2016). Первый тип покоя характеризуется твердосемянность ($А_ф$), а второй – обусловлен недоразвитостью (слабой дифференциацией)

зародыша (морфологический покой, Б) и, прежде всего, разной степенью его ростовой активности (физиологический покой, $В_{1-3}$). Комбинированный покой характерен и для семян *Alisma plantago-aquatica* с той лишь разницей, что у них отсутствует морфологический тип покоя (Лапиров, 2014а; см. приложение Ж, таблица Ж.1). Для семян *Zizania aquatica*, по-видимому, также характерен смешанный тип покоя ($А_{ф,х}$-$В_3$). Так, одни исследователи (Николаева и др., 1985) указывают на наличие у данного вида эндогенного физиологического типа, в то время как другие (Cardwell et al., 1978) – на роль околоплодника в процессе ингибирования прорастания семян (экзогенный покой). По мнению V.B. Cardwell et al. (1978), ингибирование прорастания свежесобранных семян *Z. aquatica*, в основном, обусловлено химическим и физиологическим эндогенным состоянием покоя, вызванным ингибиторами в околоплоднике и колосковых чешуях и, в меньшей степени, твердосемянностью. Возможно, комбинированный тип покоя характерен и для и семян *Zizania latifolia*, а не только эндогенный глубокий, как считают М.Г. Николаева с соавт. (1999).

Известно, что глубина покоя может сильно варьировать не только у разных видов растений, но в пределах одного вида, а иногда и одного растения (Николаева и др., 1985). Яркой иллюстрацией этого положения служит пример с гелофитом *Glyceria maxima*. Так, согласно данным А.М. Овеснова (1965) семена этого вида имеют очень глубокий покой. Данные В.В. Экзерцевой (1976а) наоборот, говорят об отсутствии у манника большого глубокого покоя (свежесобранные зерновки имеют всхожесть более 50%). Ее мнение частично поддерживается другими исследователями (Николаева и др., 1985), которые позднее характеризовали тип покоя семян этого вида как смешанный ($А_1$-$Б_2$; см. приложение Ж, таблица Ж.1). Это говорит о том, экзогенный покой семян слабый и обусловлен наличием в околоплоднике ингибиторов прорастания, а эндогенный (морфофизиологический) промежуточный покой обусловлен недоразвитием зародыша (Николаева и др., 1985).

В рамках одной таксономической группы мы так же можем наблюдать как разнообразие, так и однообразие типов покоя семян. В первом случае, например, в составе семейства Typhaceae представители рода *Typha* и *Sparganium* (основная масса видов обоих родов – гелофиты) характеризуются различными типами покоя (см. приложение Ж, таблица Ж.1). Это может быть связано как с различием в типах и анатомии семян, так и с жизненной стратегией видов. Во втором случае (однообразие типов покоя), например, у видов внутри рода *Lysimachia* (*L. thyrsiflora* L. – гигрогелофит и *L. vulgaris* L. – гигрофит) наоборот, тип покоя семян одинаков (см. приложение Ж, таблица Ж.1). Это может быть связано со сходством строения покровов семян.

Сравнивая типы покоя семян/плодов гелофитов с гидрофитами, можно сказать, что для последних, характерен либо комбинированный, либо эндогенный покой. Причём в рамках последнего обычным явлением выступает сочетание морфологического и физиологического типов (см. приложение Ж, таблица Ж.1). Отметим, что сам комбинированный покой характеризуется двумя важным характеристиками:

1) сочетанием сильного или слабого экзогенного покоя с морфологическим глубоким или физиологическим неглубоким/глубоким типами покоя;

2) сочетанием морфологического и физиологического покоя.

Во всех указанных сочетаниях комбинированного покоя прорастание семян хорошо стимулирует влажная холодная стратификация, а хранение сухих семян при комнатных условиях лишь частично замещает ее действие (Николаева и др., 1985). По характеру покоя семян гелофиты, как нам кажется, наиболее близки к представителям экологических групп гигрогелофитов и гигрофитов (см. приложение Ж, таблица Ж.1), где большинство видов может характеризоваться различной степенью физиологического (эндогенного) покоя и сочетанием двух его типов (морфологического и физиологического). Иногда у гигрофитов наблюдается комбинированный покой – сочетание экзогенного покоя (куда входит и твердосемянность) с физиологическим (см. приложение Ж, таблица Ж.1).

4.2.3 Биологическая стойкость семян

Наши материалы и анализ литературных данных показывает, что биологическая стойкость семян гелофитов может зависеть от видовой принадлежности и, характера хранения семян и от экологических особенностей, сложившихся в год сбора плодов (Беляков, 2025). Так, например, семена некоторых видов гелофитов (относящихся к малолетникам вегетативного происхождения (*Sagittaria sagittifolia, Alisma plantago-aquatica, Butomus umbellatus, Typha latifolia*) способны сохранять жизнеспособность от 5 до 10 лет (см. приложение Ж, таблица Ж.2). Однако, указанные выше значения биологической стойкости семян гелофитов невелики по сравнению с таковой у *Nelumbo nucifera* (приложение Ж, таблица Ж.2). Как указывает А.А. Смиренский (1952), ссылаясь на мнение других исследователей, такое длительное сохранение жизнеспособности семян лотоса достигается стойкостью оболочки семени к проникновению воды. Однако, несмотря на пример с *Nelumbo nucifera*, длительное хранение семян водных и прибрежно-водных растений в высушенном состоянии часто отрицательно влияет на их способность к прорастанию. Так, например, плоды *Sparganium erectum* s.l. и *S. emersum* погибают в условиях сухого хранения спустя 4,5 года (Guppy, 1897). В наших экспериментах плоды *Sparganium*, хранящиеся в высушенном состоянии при различных сроках хранения в комнатных условиях, не прорастали вообще. При хранении в сухом состоянии на воздухе быстро погибают и семена гидрофитов –

Nuphar lutea и *Nymphaea alba, Potamogeton* (Guppy, 1897; Crocker, 1938), *Persicaria amphibia*, *Callitriche aquatica* (Бартон, 1964) и др. Однако, такая точка зрения может быть ошибочна, так как отсутствие прорастания прямо не указывает на то, что семена погибли. Так, например, семена гидрофита *Ranunculus circinatum*, способны прорастать даже спустя 15 лет хранения даже при комнатных условиях (в гербарии), (устное сообщение О.А. Лебедевой), а семена *Potamogeton natans* – более 11 лет такого хранения (Dorph-Peteersen, 1911 – цит. по: Крокер, 1950). Аналогичная ситуация и у гигрогелофитов, у которых длительность сохранения жизнеспособности семенами также сильно колеблется (см. приложение Ж, таблица Ж.2).

Как выше показано, имеющиеся в нашем распоряжении сведения по биологической стойкости семян и плодов водных и прибрежно-водных растений касаются, главным образом хранения их в сухом виде. Притом сведения о биологической стойкости семян и плодов после различных сроков ВХС в литературе отсутствуют.

Наши исследования на представителях рода *Sparganium* показали (Беляков, 2025), что для плодов видов секции *Erecta* (подрод *Sparganium*) длительность периода всхожести при ВХС колеблется от 1 года 3 мес. (*S. microcarpum*, см. приложение Е таблицу Е.1), 6,5 лет (*S. neglectum*, см. приложение Е, таблица Е.2) до 6–11,5 и более лет (*S. erectum*, см. приложение Е таблицу Е.3). Продолжительность сохранения периода всхожести плодов представителей секции *Natantia* также колеблется в широких пределах – у *S. angustifolium* – >6,5 лет (см. приложение Е таблицу Е.4), у *S. glomeratum* – 9,0 лет (см. приложение Е таблицу Е.5), у *S. gramineum* – от 4,5 до >9,5 лет (см. приложение Е таблицу Е.6), у *S. ×foliosum* – >7,5 лет (см. приложение Е таблицу Е.7), в то время как у *S. emersum* – от 9 до более чем 11,5 лет (см. приложение Е таблицу Е.8). У *S. hyperboreum* (секция *Minima*) плоды могут сохранять свою всхожесть более 9,5 лет, в то время как у *S. natans* – до 6,5–8,0 лет (приложение Е, таблица Е.9 и Е.10, соответственно).

В целом, сведения о биологической стойкости семян в литературе скудны. Присутствует лишь одна сводка, охватывающая 143 вида из 499 родов и 94 семейств (Тихонова, Викторов, 2005). Сравнивая имеющиеся результаты с данными по видам из других групп растений вод, следует сказать, что результаты по исследованию биологической стойкости семян могут сильно разниться. Между тем, анализируя имеющиеся в нашем распоряжении немногочисленные данные (см. приложение Ж, таблица Ж.2) создаётся представление о том, что длительность сохранения жизнеспособности семян гидрофитов может быть значительно ниже таковой у гелофитов.

Из сказанного выше следует, что показатель биологической стойкости семян у представителей различных экологических групп растений водоемов и водотоков сильно

варьирует. Причём, что многие данные, приведенные в литературе по этому показателю, занижены. Это можно объяснить, например, переходом семян в состояние вторичного покоя при длительной стратификации или хранении в высушенном состоянии при комнатных условиях[26], в результате которых, по-видимому, подавляются или замедляются некоторые метаболические процессы, приводящие к снижению потребления энергетических ресурсов, необходимых для прорастания эмбриона (Kauth, Biber, 2014). Такая особенность отмечена и у гидрофитов (*Ottelia acuminate*, *O. alismoides*, *Valisneria natans* и *Potamogeton* (Agami, Waisel, 1984; Zhao et al., 2017)).

На основе длительности сохранения семенами (классиф. по: Ewart, 1908) жизнеспособности при благоприятных условиях хранения (это, прежде всего, влажная холодная стратификация) семена большинства гелофитов следует относить к группе мезобиотиков. Исключением здесь являются представители рода *Nelumbo* Adans., семена которых стоит отнести к макробиотикам. В то же время, основываясь на наших данных и литературных сведениях, семена разных видов гидрофитов можно разделить на микробиотики и мезобиотики, а семена гигрогелофитов, по-видимому, в большей части следует относить к микробиотикам.

На биологическую стойкость семян может влиять время сбора семян, условия хранения, погодный режим того или иного вегетационного сезона (например, продолжительности засушливого периода), эколого-географические условия и, наконец, общее жизненное состояние растений (Крокер, 1950; Овеснов, 1965; Нколаева и др., 1985; Andersson, Milberg, 1998; Hroudová et al., 2004; Тихонова, Викторов, 2005; Prausová et al., 2013; Li et al., 2015).

4.2.4 Влияние времени сбора на прорастание семян

На способность к прорастанию семян может оказывать влияние время их сбора. Так, от года к году показатель лабораторной всхожести семян, собранных приблизительно в одни и те же сроки, может сильно меняться. Ранее данная особенность была отмечена для гелофита *Schoenoplectus lacustris* и гигрогелофитов *Schoenoplectus tabernaemontani* и *Scirpus maritimus* (Clevering, 1995). Между тем, показатель конечного прорастания может сильно отличаться и у семян, собранных с одной популяции в разные месяцы. Так Е.Г. Крылова (1998) установила, что нестратифицированные семена гелофита *Butomus umbellatus* собранные в конце августа (по сравнению с собранными в конце сентября), имели показатели лаг-времени почти в 5 раз выше, а конечного прорастания в 8 раз ниже и наименьшую скорость прорастания.

Все сказанное выше наблюдалось нами на примере представителей рода *Sparganium*. Так, показатели всхожести плодов *Sparganium* собранных в разные месяцы или годы (приблизительно в одной и то же время) с одного и того же места и далее подвергнутых различным срокам ВХС,

[26] Так, например, семена *Potamogeton perfoliatus* и *P. trichoides* теряли жизнеспособность при хранении в высушенном состоянии при комнатной температуре (Agami, Waisel, 1984).

могут существенно отличаться. Так, проведённые нами эксперименты по проращиванию плодов *S. glomeratum* (см. приложение Е таблицу Е.5), собранных в конце первой – второй декады сентября [Ярославская обл., Пошехонский р-н, окр. д. Голодяйка (на границе с Вологодской обл.), в обводнённой колее старой лесной дороги, идущей к верховому болоту] и хранящихся в условиях ВХС показали, что плоды этого вида, собранные 14 IX 2014 г. прорастали только в течение двух лет, плоды собранные 10 IX 2016 г. – прорастали чуть более 6 лет, а плоды собранные 20 IX 2018 г. – прорастали в течении ~4-х лет. При этом продолжительность сроков ВХС, после которых начинали прорастать плоды, также различалась в зависимости от года сбора. Так, плоды, собранные в 2014 г. начали прорастать лишь спустя почти три месяца ВХС, в 2016 г. – спустя 8 мес., а собранные в 2018 г. – более чем через год (1 год 4,5 мес.).

Результаты по проращиванию плодов *S. natans*, собранных в разные месяцы и годы (2014, 2015 и 2016 гг.) с одного и того же места [Ярославская обл., Ростовский р-н, Петровское сельское поселение, заброшенный песчаный карьер в южной части оз. Чашницкое в окр. д. Чашницы, в мелиоративной канаве] выявили следующие особенности (см. приложение Е таблицу Е.10). Так, плоды, собранные в начале первой-второй декады сентября 2014 и 2015 гг. и поставленные на ВХС, начинали прорастать через 1–2 года, в то время как собранные в начале октября в эти же годы, начинали прорастать спустя (6[27])9–10 мес. ВХС. Возможно, более поздний сбор плодов способствует более длительному нахождению их на материнском побеге и, соответственно, более полному их дозреванию. Между тем, прорастание плодов *S. natans*, собранных с остатков прошлогодних цветоносов 07 V 2016 г. в естественных условиях, наблюдалось лишь только после года дополнительной ВХС в лабораторных условиях. Полагаем, что на состояние зрелости плодов могли повлиять погодные условия, имевшие место в 2015 г. Так среднемесячные температуры в июле–августе были прохладнее на ~2,5 ºС (+15,9–16,6 ºС)[28] по сравнению с предыдущими и последующими годами. При этом, если в июне среднемесячное количество осадков выпало в пределах нормы (51 мм), то, в июле, когда наблюдалось массовое цветение, среднемесячное количество осадков возросло почти в 2 раза. Последнее сопровождалось повышением уровня воды, не способствующее нормальному опылению цветков. Все это могло повлиять как на процесс опыления, и, в дальнейшем, на состояние зрелости плодов *S. natans*. Результаты проращивания плодов *S. gramineum*, собранных в разные годы, но в одни и те же сроки на одних и тех же водоемах, оказались неоднозначны. После различных периодов ВХС

[27] Отмечен единичный проросток.

[28] https://www.meteoblue.com/ru/climate-change/%D0%AF%D1%80%D0%BE%D1%81%D0%BB%D0%B0%D0%B2%D1%81%D0%BA%D0%B0%D1%8F-%D0%9E%D0%B1%D0%BB%D0%B0%D1%81%D1%82%D1%8C_%D0%A0%D0%BE%D1%81%D1%81%D0%B8%D1%8F_468898

плоды этого вида прорастали плохо или не прорастали вообще (см. приложение Е таблицу Е.6). Аналогичную картину можно наблюдать на примере прорастания плодов гидрофита *S. gramineum* (см. приложение Е таблицу Е.6).

4.2.5 Основные факторы, оказывающие влияние на прорастание семян

Для оптимального прорастания семян требуется ряд основных факторов – температура, свет, глубина погружения семени в воду или грунт и газовый режим (Smits et al., 1990; Prausová et al., 2013). Эти основные факторы рассмотрены ниже.

Оптимальный температурный режим для прорастания семян. Существуют данные о том, что всхожесть семян водных растений сильно зависит от температуры воды (Li et al., 2015), а не почвы и воздуха (как у наземных растений). По мнению ряда исследователей (Тараканов, 1950; Николаева, 1959; Андросова, Данилова, 2021), это может быть видовой спецификой растений, сложившейся в течение исторического формирования таксона.

Лабораторными экспериментами установлено, что как при низких, так и высоких значениях температуры может наблюдаться отсутствие либо значительное снижение показателя лабораторной всхожести, что, несомненно, является приспособлением, защищающим проклюнувшиеся из семян/плодов будущие растения от повреждения холодом и высыхания в жаркий период (Скрипчинский, 1959; Mayfield et al., 2014; Rosbakh, Poschlod, 2015; Андросова, Данилова, 2021). По данным Д.Н. Андросовой и Н.С. Даниловой (2021), оптимальным для прорастания семян прибрежно-водных растений является диапазон температур от +10 до +35 °С[29]. Однако, как показывает ряд исследований, этот диапазон, на самом деле может варьировать (см. приложение Ж, таблица Ж.3). При этом у основной массы видов гелофитов минимальные температуры прорастания колеблются в пределах +10…+15 ºС, а максимальные – до +30…+35(+40) ºС. Сдвиг оптимального температурного диапазона в ту или иную сторону может быть обусловлен климатическими условиями, сложившимися в естественной части ареала того или иного вида (Kwon et al., 2013). Так у тропических видов гелофитов (например, у *Heteranthera limosa*) оптимальное значение температур для прорастания семян наблюдается в диапазоне от +25 до +35ºС (Marler, 1969). Подобная закономерность отмечена и для тропических представителей экологической группы гидрофитов (например, у *Vallisneria natans* (Ke, Li, 2006)) (см. приложение Ж, таблица Ж.3). У видов (в том числе и гелофитов), растущих в северных умеренных географических поясах, начальные температуры

[29] При 10 °С в естественных условиях водоемов было отмечено прорастание семян *Nuphar lutea* и *Nymphaea alba* (Smits et al., 1990), что, частично, подтверждает правильность нижнего порога прорастания, указанного Д.Н. Андросовой и Н.С. Даниловой (2021). Хотя некоторые виды растений вод в процессе длительной влажной холодной стратификации способны начинать прорастать при температуре +3 – +5 °С (Беляков, 2016).

прорастания часто значительно ниже, по сравнению с максимальными температурами, при которых семена начинают прорастать (см. приложение Ж, таблица Ж.3). При этом диапазон температуры, при котором их семена прорастают, часто оказывается более широким. Так, например, по нашим данным и материалам G.P. Steinbauer и O. Neal (1950), у представителей рода *Sparganium*, плоды способны прорастать в диапазоне температур от +5 °С (в случае длительной влажной холодной стратификации) до +30…+35 °С. Отметим, что для видов, обитающих в прохладных водах (например, гидрофита *Ranunculus kauffmanii*), оптимальный температурный диапазон, в котором семена прорастают, имеет низкие значения – +10…+15 °С (Лебедева, 2013).

Для семян представителя другой экологической группы – гигрогелофита *Rumex aquaticus*, зафиксированы два оптимума прорастания – +20 и +35 °С (Андросова, Данилова, 2021). Высокая температура, в данном случае, может быть связана с тем, что семена гигрогелофитов прорастают фактически на границе сред почва–воздух. Такие условия часто являются менее стабильными, чем водные.

Влияние света на прорастание семян. О том, что семена водных и прибрежно-водных растений обладают светочувствительностью, говорит тот факт, что в темноте наблюдается снижение их лабораторной всхожести либо они вообще не прорастают (Николаева и др., 1985; Крылова, 1998; Лебедева, 2006 и др.). Указанное выше подтверждается и результатами наших исследований. Так анализ показателей прорастания плодов семи видов *Sparganium* (после влажной холодной стратификации) на свету и в темноте (8/16) показал (таблица 4.6), что в темноте у большинства видов наблюдается значимое снижение показателей лабораторной всхожести (в 2,1–7,7 раз у представителей секц. *Natantia* и 1,8–4,2 – у представителей секц. *Erecta*) и энергии прорастания (более чем в 2,1 раз у представителей секц. *Natantia* и 2,5–13,4 – у представителей секц. *Erecta*). При этом, в отдельных случаях (у *S. glomeratum* (секц. *Natantia*) и *S. hyperboreum* (секц. *Minima*)) плоды вообще не прорастали в темноте. Интересные особенности показал анализ лаг-времени. У одних видов *Sparganium* в темноте (*S. angustifolium* (секц. *Natantia*) и *S. neglectum* (секц. *Erecta*) из Респ. Адыгея) этот показатель значимо увеличивался (по сравнению с плодами, которые прорастали на свету), у других (например, у *S. emersum* (секц. *Natantia*) и *S. erectum* (секц. *Erecta*)) – различия между величинами данного показателя на свету и в темноте оказались не значимы (таблица 4.6).

При прорастании в темноте плодов *S. erectum*, собранных из разных географических мест (в Респ. Беларусь и на территории Ярославской обл.), период лаг-времени значимо различался ($p= 0,03389$). В отличие от этого, у плодов *S. neglectum* из Краснодарского края и в Респ Адыгея отсутствовали значимые различия этого показателя. Различия в величинах энергии прорастания и конечного прорастания плодов *S. erectum* из Респ. Беларусь и Ярославской обл. как на свету

(p=0,04953 и p=0,04953, соответственно), так и в темноте (p= 0,04311 и p= 0,0463, соответственно) оказались значимы. Подобный результат отмечен и для прорастания плодов *S. neglectum*, собранных в Краснодарском крае и в Респ Адыгея (энергия прорастания: p= 0,04953 – на свету и p= 0,0463 – в темноте; конечное прорастание: p= 0,03389 – на свету и p= 0,0463 – в темноте). По-видимому, такие результаты могут быть связаны с географическими особенностями, а также различиями локальных условий (грунты, химический состав воды и др.) в местах произрастания той или иной популяции конкретного вида.

Как показывают литературные данные, снижение показателя конечного прорастания семян в темноте характерно и для других видов растений вод, в том числе и гелофитов. Так, например, конечное прорастание семян *Butomus umbellatus* в темноте снижается в 31,5 раза (с 84,0 до 2,6%), по сравнению проращиванием семян при освещении (Крылова, 1998). Семена других гелофитов – *Typha latifolia* и *T. domingensis* под приглушенным светом прорастали хуже, чем под ярким солнечным светом (55 и 76%, соответственно) (Stewart et al., 1997). Ухудшение прорастания семян в темноте зарегистрировано и для *Sagittaria latifolia* (Fraser et al., 2014). Однако, у некоторых видов (например, у *Sagittaria lancifolia*[30] (Николаева и др., 1985) и *Monochoria korsakowii* (Athira et al., 2019)) семена в темноте не прорастают вообще.

Светочувствительность семян характерна не только для гелофитов, но и для представителей других экологических групп растений водоемов и водотоков. Так, семена гигрогелофитов *Menyanthes trifoliata* и *Caltha palustris* способны прорастать как на свету, так и в темноте (Николаева и др., 1985; Барыкина, Чубатова, 2000). У *Scheuchzeria palustris* за 9 мес экспонирования свежесобранных семян на свету проростает до 51%, а в темноте – 8%; у *Limosella aquatica* в течение 3 дней на ярком свету проростает до 90% семян, а при тусклом освещении (в течение 30 дней) – лишь 10% (Николаева и др., 1985). Существуют данные о том, что для семян гидрофитов также свойственна светочувствительность (Николаева и др., 1985; Лебедева, 2006), однако, другие материалы показывают, что гидрофиты также способны прорастать и в темноте. К таким видам, например, относятся *Nymphaea alba, Nuphar lutea, Najas marina, Zoostera marina* (Casper, Krausch, 1980; van Vierssen, 1982; Smits et al., 1990; Moore et al., 1993 и др.), а также различные виды рдестов (например, *Potamogeton compressus, P. natans* и *Stuckenia pectinata* (Rosbakh, Poschlod, 2019)). По мнению S. Rosbakh и P. Poschlod (2019), такая особенность может объяснить приживаемость гидрофитов в водоемах на различной глубине с разной прозрачностью и концентрацией кислорода. Но насколько правильно такое объяснение?

[30] Отметим, что в условиях эксперимента семена *Sagittaria lancifolia* (по сравнению с *Sagittaria latifolia*) в темноте не прорастали (Collon, Velasquez, 1989).

Таблица 4.6 – Показатели прорастания семян различных видов *Sparganium* в условиях освещения и без

Вид (район сбора)	Показатель прорастания								
	L, сут.			P, %			G_{fin}, %		
	Освещение	Темнота	p**	Освещение	Темнота	p**	Освещение	Темнота	p**
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S. angustifolium (Псковская обл.)	5,00±0,00	10,0±0,00	0,02535	21,11±6,94	–	–	51,11±13,47	6,66±5,77	0,04311
S. emersum (Ярославская обл.)	3,66±0,58	4,00±0,00	0,3173	73,33±12,02	34,44±8,39	0,04953	85,55±6,94	41,11±6,94	0,04953
S. glomeratum (Ярославская обл.)	6,66±1,53	–	–	5,55±6,94	–	–	45,55±1,92	–	–
S. *hyperboreum* (Тюменская обл.)	7,00±1,73	–	–	4,44±7,70	–	–	13,33±3,33	–	–
*S. natans** (Ленинградская обл.)	5,66±1,15	2,00±3,46	–	10,00±6,66	1,11±1,92	–	38,90±13,47	1,11±1,92	–
S. erectum (Ярославская обл.)	3,66±0,58	3,00±0,00	0,1138	73,33±12,02	21,11±1,92	0,0436	85,55±6,94	22,22±3,85	0,0463
S. erectum (Респ. Беларусь)	3,33±0,58	4,00±0,00	0,1138	30,00±6,66	10,00±5,77	0,0463	32,22±5,09	12,22±5,09	0,04953
S. neglectum (Краснодарский Край)	2,66±1,15	4,33±2,88	0,5002	58,90±8,40	4,44±1,92	0,0463	70,00±0,00	16,66±12,02	0,0369
S. neglectum (Респ. Адыгея)	4,00±0,00	6,00±0,00	0,02535	82,22±5,10	32,22±13,47	0,04953	91,11±7,70	50,00±5,77	0,04311

Примечание. L – лаг-время; P – период прорастания; Gfin – конечное прорастание или лабораторная всхожесть; p – статистическая значимость; * – в одной чашке из трех обнаружен только один проросток; ** – значимость различий при $p \leq 0,05$

Может быть, успешность прорастания семян целого ряда растений вод (в том числе и гелофитов) в темноте связана с перекрытием их слоем грунта, что также может определять возможность появления всходов (Smits et al., 1990). Может быть, успешность прорастания семян целого ряда растений вод (в том числе и гелофитов) в темноте, связана с перекрытием их слоем грунта, что также может определять возможность появления всходов (Smits et al., 1990). Если принять это во внимание, тогда не случайным кажется то, что наиболее успешно прорастание некоторых видов наблюдали именно в темноте. Так, например, в экспериментах C. Forsberg (1965), всхожесть семян *Najas marina* в темноте значительно превышала таковую на свету в соотношении 6:1. На темноту, как на один из наиболее оптимальных факторов для проращивания семян этого вида, указывали и другие исследователи (van Vierssen, 1982; Agami, Waisel, 1984).

Различное действие на прорастание семян способны оказывать и разные участки светового спектра (длина волн). Так, например, на примере гелофитов *Typha angustifolia* и *Heteranthera limosa* было показано (Marler, 1969; Gopal, Sharma, 1983), что синий и зеленый участки спектра способны ингибировать прорастание семян, а желтый и красный участки спектра наоборот – оказывают положительный эффект. B. Gopal и K.P. Sharma (1983) считают, что данная особенность является адаптацией для водных растений. По их данным (Gopal, Sharma, 1983), если семена находятся на значительной глубине, где преобладает синий спектр, то их прорастание тормозится, а при уменьшении уровня воды за счет увеличения действия желтого и красного участков спектра, семена прорастают.

Влияние глубины воды на прорастание семян. Нередко, наиболее благоприятный эффект проращивания семян растений вод наблюдается в условиях, когда они находятся под водой, нежели на влажной фильтровальной бумаге (Marler, 1969; Collon, Velasquez, 1989; Лебедева, Лапиров, 2000; Лебедева, 2006). Например, было установлено (Athira et al, 2019), что наиболее оптимальными глубинами погружения для прорастания семян гелофита *Monochoria vaginalis* являются глубины 0, 2 и 5 см (лабораторная всхожесть – 23,50, 24,67 и 21,83% соответственно), в то время как при глубине погружения семян на 10 см, лабораторная всхожесть значительно падала до 7,33%. При этом, на способность семян этого вида к прорастанию на определенной глубине влиял и период погружения. Так, G.R. Athira et al. (2019) установили, что погружение в воду на глубину 2 см на 4 дня дает самый высокий процент прорастания семян *M. vaginalis* (26,83%). X.-C. Wan et al. (2004) считают наиболее оптимальной глубину 1,5 см для прорастания семян *M. korsakowii* (прорастание семян данного вида не наблюдается при глубине погружения в воду от 9 см и более), в то время как для *Phragmites australis* – 2,0 см (Yu et al., 2012). В зависимости от глубины погружения семян максимальные показатели всхожести могут достигаться в разные временные периоды. Так для *Sagittaria lancifolia* было показано, что максимальная всхожесть семян (100%) достигалась в воде при

температуре +25 ºС на 7 сут. (при продолжительности экспонирования – 13 сут) (Collon, Velasquez, 1989). Благоприятный эффект на прорастание *Alisma gramineum* и *Butomus umbellatus* под слоем воды (менее 5 см для первого и 1,3–1,5 см. для второго) оказывала стратификация (Трусов, 1990; Hroudová et al., 2004).

Для некоторых видов гелофитов попытки проращивания семян под водой при комнатной температуре, не принесли положительных результатов. Так, например, семянки *Glyceria maxima* не прорастали на глубине (Экзерцева, 1976а). Согласно результатам проведенных экспериментов, наиболее благоприятным для семян *Butomus umbellatus* является проращивание их на влажном грунте (Отчет…, 1995). Аналогичное явление, по нашим наблюдениям, характерно и для семян различных видов гигрогелофитов и гигрофитов. Семена гидрофитов, преимущественно, прорастают на водопокрытом грунте или в воде. Так, например, кончное прорастание семян гидрофита *Najas marina* увеличивалась с глубиной воды (20% семян проросло на поверхности воды, 31% – на глубине 100 см и 57% на глубине 200 см (Agami, Waisel, 1984)).

Влияние газового режима на прорастание семян. Анализ литературных данных показал, что прорастание семян гелофитов может наблюдаться при низких значениях концентрации кислорода, а именно, в состоянии гипоксии. Это было показано и на примере таких гелофитов как *Sagittaria lancifolia* L. (Collon, Velasquez, 1989), *S. latifolia* (Fraser et al., 2014), *Alisma gramineum* (Hroudová et al., 2004), *Typha latifolia* (Bonnewell et al., 1983; Fraser et al., 2014) и *Schoenoplectus lacustris* (Clevering, 1995). При этом считается, что показатель всхожести семян гелофитов в условиях гипоксии часто более низок, чем при аэробных условиях (Collon, Velasquez, 1989; Hroudová et al., 2004 и др.). На самом деле это не совсем так. На примере *Monochoria vaginalis* было показано, что наиболее высокие показатели прорастания семян у этого растения наблюдается лишь в анаэробных условиях (Godo, 1997; Athira et al., 2019). Отметим, что есть случаи, когда данные по прорастанию семян в аэробных и анаэробных условиях статистически не достоверны. Это было четко показано S. Rosbakh и P. Poschlod (2019) на примере ряда гидрофитов *Potamogeton compressus, P. natans* и *Stuckenia pectinata*. Между тем, условия гипоксии для прорастания семян гидрофитов, в большинстве работ, часто все же указываются как наиболее благоприятные (например, для *Najas marina* (van Vierssen, 1982), *Potamogeton alpinus, P. berchtoldii, P. pusillus* (Hay et al., 2008; Prausová et al., 2013), *Nymphaea alba* и *Nuphar lutea* (Smits et al., 1990)). При этом, наряду с гелофитами отрицательно на условия гипоксии все же могут отзываться и семена некоторых видов гидрофитов (например, *Nymphoides peltata* (Smits et al., 1990)).

Наличие положительного эффекта для прорастания семян после первоначального содержания семян в условиях гипоксии и последующего их переноса в аэробную среду отмечено

и зарубежными учеными (Phartyal et al., 2020). Аэробные условия считаются наиболее предпочтительными и для гигрогелофитов, что можно объяснить спецификой их местообитаний.

Влияние солености и pH воды на прорастание семян. На прорастание семян также влияют соленость и pH воды. Так, например, ряд исследоватлей (Nozoe et al., 2012; Putra, 2014 – цит. по: Athira et al., 2019) наблюдали отрицательную корреляцию между электропроводностью воды и прорастанием *Monochoria vaginalis*. В экспериментах G.R. Athira et al. (2019) семена *Monochoria* проростали только в пресной воде. Отрицательное действие солености воды на прорастание семян было показано на примере *Phragmites australis*. Экспериментально было показано, что низкая соленость (≤0,5%) стимулировала прорастание семян этого растения, в то время как при солености 3% прорастание почти полностью подавлялось (Yu et al., 2012). В экспериментах с семенами *Zizania palustris* также было установлено, что при солености с концентрацией до 1000 мг/л, наблюдается увеличение всхожести семян и биомассы проростков данного вида, но превышение этого порога имеет негативный эффект (Varty et al., 2024).

Исследования влияния pH на прорастание семян *Monochoria* показали, что наиболее оптимальными являются значения pH 6 и 7 (Athira et al., 2019), хотя, на самом деле, диапазон pH прорастания семян гораздо шире – 4–7 (Nozoe et al., 2018). У *Zizania palustris*, по-видимому, предел прорастания при различных значния pH также высок, однако известно, что повышение уровня pH> 8,5 приводит к снижению всхожести семян на 50% и уменьшениию биомассы проростков на 60% (Varty et al., 2024).

Таким образом, резюмируя сказанное выше, отметим ряд важных моментов:

Для семян и плодов большинства видов гелофитов преимущественно характерно наличие либо эндогенного физиологического, либо смешанного типа покоя. Глубина покоя может варьировать как в пределах одного вида, так и между близкими видами.

Благоприятный эффект на выход семян и плодов гелофитов из состояния покоя и увеличение показателя их конечного прорастания оказывает ВХС. В зависимости от видовой принадлежности и экологических особенностей (при которых созревали семена) на разных сроках ВХС прорастание плодов и семян может быть более или менее стабильным, волнообразным и неравномерным, прерывистым.

По показателю биологической стойкости к хранению (особенно в условиях влажной холодной стратификации) семена гелофитов относятся, преимущественно, к мезобиотическим.

Для создания наиболее оптимальных условий для прорастания семян гелофитов в лабораторных условиях необходимы колеблющейся температурный режим (оптимальные режим в пределах от +15 до +25(30) ºС), систематическая смена режима освещенности (свет/темнота),

глубина погружения в воду (как правило, не более чем на 2 см) и соблюдение оптимального режима по солености и pH.

4.3 Особенности распространения генеративных и вегетативных диаспор

Известно, что расселение водных и прибрежно-водных растений, как правило, сильно ограничено. Это обусловлено тесной связью с условиями местообитания и фрагментарностью самих водно-болотных угодий, а также наличием либо отсутствием у тех или иных видов растений специфических адаптивных механизмов (Flinn et al., 2010), определяющих характер и дальность распространения семян по ландшафту. Между тем, несмотря на способ распространения (анемо-, гидро-, зоохория и т.п.), рассеивание как вегетативных, так и генеративных зачатков, является сложным многоступенчатым процессом[31], представляемым в виде лептокуртической кривой распределения[32] (Pollux, 2007), описывающей характер осаждения пропагул по мере их удаления от материнского растения (Grant, 1981; Pollux, 2007; Беляков, 2016). Согласно данной кривой, вероятность дальнего переноса диаспор (основная доля которых оседает вблизи материнского растения) снижается по мере удаления от материнского растения (Grant, 1981; Pollux, 2007; Марков, 2012). После оседания на грунт диаспоры (главным образом генеративного происхождения) могут испытывать вторичное перемещение, которое происходит за счет их вымывания из грунта течениями, минимальная скорость которых достигает 4–6 см/с (Koch et al., 2010).

Согласно мнению ряда исследователей (Раков и др., 2011; Марков, 2012; Sádlo et al., 2018), для каждого вида растений свойственен не один, а как минимум два способа распространения зачатков (полихория). Так, например, для представителей рода *Sparganium* характерно сочетание барохории (самопроизвольное опадение диаспор под действием силы тяжести (Левина, 1987)) и гидрохории (Беляков, 2016). Аналогичное явление, по нашим наблюдениям, характерно и для большинства других видов гелофитов. Отметим, что процесс гидрохорного распространения (особенно в стоячих водоемах) нередко сопровождается перемещением плодов и семян по воде при помощи воздушных потоков (частичная анемохория) (Леонова, 1982; Sarneel, 2010; Sarneel, Soons, 2012; Lebedeva et al., 2020). При этом именно ветер часто не только способствует

---

[31] В процессе распространения вегетативные и генеративные зачатки проходят ряд этапов (по: Staniforth, Cavers, 1976): 1) подхват («pickup»), транзит (transit) и, последующее осаждение и закрепление диаспор («deposition of the diaspores») на субстрате.

[32] Лептикуртическое распределение – распределение с положительным эксцессом, имеющее острую вершину и высокий куртуозис, отражающий остроту вершины и толщину хвостов одномерного распределения (Цыплаков, 2008).

перемещению плодов *Sparganium* по воде, но и приводит к разрушению зрелых соплодий (Беляков, 2016). Стоит указать на то, что существуют немногочисленные виды гелофитов, у которых именно анемохория является первичным механизмом расселения, а гидрохория – вторичным. К таковым, прежде всего, относятся представители рода *Typha,* семена которых снабжены волосками гинофора, служащими важным приспособлением для активного переноса ветром (Леонова, 1982; Артюшенко, Фёдоров, 1986; Мавродиев, 1997). К гелофитам, семяна которых распространяются, преимущественно, ветром (как и у рогозов), принадлежит и *Phragmites australis*. Отметим, что у обоих видов, увеличение дальности распространения семян дополнительно обеспечивается гидрохорией, так как большинство их генеративных зачатков, разносимых ветром, все равно оседают рядом с исходной популяцией (Soomers et al., 2013).

Кроме основной массы гелофитов, сочетание барохории и гидрохории характерно для большинства гигрогелофитов таких, например, как *Oenanthe aquatica*, *Sium latifolia*, виды *Eleocharis, Carex* (Дубына и др., 1993; Алексеев, 1996а и др.) и др. Отметим, что Д.В. Дубына с соавт (1993) указывают для *Oenanthe aquatica*, представителей *Schoenoplectus* (ряд видов которых относятся к группе гелофитов) кроме гидрохории еще и анемохорию.

Несмотря на все сказанное выше, для большинства растений водоемов и водотоков именно гидрохорное распространение является основополагающим способом распространения водных и прибрежно водных растений (Ridley, 1930; Левина, 1987; Sarneel, 2013). С помощью его диаспоры растений вод рассеиваются направленно (как правило, в местообитания, расположенные ниже по течению) в места, где существует высокая вероятность наличия благоприятных условий для прорастания (генеративные диаспоры) или укоренения (вегетативные диаспоры) (Cellot et al., 1998; Soons et al., 2008). Поэтому на дальность и особенности модели рассеивания как генеративных, так и вегетативных диаспор, влияют гидрологический режим водного объекта, морфология его русла, скорость течения и т.п. (Merritt, Wohl, 2002; Engström et al., 2009; Koch et al., 2010; Zhu et al., 2017).

Как мы уже говорили выше, падение семян с растений под собственной силой тяжести (в том числе и благодаря порывам ветра), а также путем переноса различными видами животных (зоохория), способствует их попаданию в воду (Carthey et al., 2016). В процессе гидрохорного распространения плавучесть генеративных диаспор (в том числе и проростков (Hopfensperger, Baldwin, 2009)) играет ключевую роль (Ridley, 1930; Левина, 1987; Schneider, Sharitz, 1988; Barrat-

Segretain, 1996; Koch et al., 2010; Sarneel, 2013; Zhu et al., 2017). Она позволяет семенам преодолевать большие расстояния – в среднем от 1,4 до 14,2 км[33] (Jager et al., 2018).

Приспособления для плавания семян на поверхности воды широко распространены как среди гелофитов (например, *Nelumbo nucifera*, различных видов *Sparganium* (Беляков, 2016; Zhu et al., 2017)), гидрофитов (например, для *Potamogeton*, *Nuphar*, *Nymphaea*, *Ranunculus circinatus*, *R. kauffmanii* и *R. trichophyllus* (Терёхин, 1996; Zhu et al., 2017; Lebedeva et al., 2020)) и гигрогелофитов (например, виды *Carex*, *Calla palustris*, *Acorus calamus* (Алексеев, 1996а; Беляков и др., 2017; Zhu et al., 2017 и др.).

Согласно S. Vogel (1988 – цит. по: Carthey et al., 2016), период времени, в течение которого семена сохраняют плавучесть, является результатом физических сил поверхностного натяжения и плавучести, действующих на размер, плотность и форму. Приспособления, позволяющие семенам растений вод плавать многообразны. Так, например, наличие воздухоносной ткани (аэренхима) в околоплоднике, а также плотной семенной оболочки с восковым налетом, мешающим смачиванию ее поверхности, характерно для представителей рода ежеголовник (Беляков, 2016). Подобные особенности широко распространены среди гигрогелофитов (например, у *Calla palustris* и *Menyanthes trifoliata*) (Ефремов, Алексеев, 1983; Leeuwen et al., 2014; Девятов, 2014; Беляков и др., 2017). У осок, также относящихся к гигрогелофитам, способность к плаванию обеспечивается за счет отсутствия возможности проникновения воды в мешочек (в котором плод окружен воздухом) либо наличием на внешней стороне мешочков папилл, расстояние между которыми создает прослойку воздуха и тем самым уменьшает площадь смачивания стенок мешочков с водой (Алексеев, 1996а). У гидрофитов, кроме наличия воздухоносных тканей (например, у различных видов *Potamogeton*), на поверхности семян могут иметься волоски (как у *Nymphoides*), снижающие смачиваемость оболочки семени, а также присутствовать «плавательный пузырь» (например, у *Nymphaea* и *Victoria*), сформированный ариллусом (Левина, 1987; Терёхин, 1996; Девятов, 2014).

Анализируя некоторые немногочисленные данные по длительности плавания семян в воде (см. приложение И, таблица И.1), мы можем видеть, что приведенные в ней сведения для одной и той же группы видов могут сильно варьировать. Последнее, по нашему мнению, может быть связано с различными экологическими условиями, складывающимися в ходе экспериментов или натурных наблюдений, состояния зрелости семян и т.п. Аналогичное мнение по поводу данных о плавучести семян осок высказывал ранее и Ю.Е. Алексеев (1996а).

[33] Расстояние распространения семян существенным образом зависит от их размера, особенностей гидрологического режима и характера зарастания водоема, а также времени года (Jager et al., 2018). Так, например, зимой (в открытой воде) семена могут распространяться на расстояние до 65 км (Jager et al., 2018).

Рассмотрим более подробно адаптивные особенности семян и плодов гелофитов к гидрохорному распространению на примере представителей рода *Sparganium*.

Так, проведенное нами исследование плавательной способности генеративных диаспор пяти видов *Sparganium* (*S. emersum, S. gramineum*[34] (секция *Natantia*), *S. natans* (секция *Minima*), *S. erectum* и *S. microcarpum* (секция *Erecta*)) показало (рисунок 4.1), что у основной массы видов они могут плавать на поверхности воды (в стеклянных стаканах со стоячей водой) более 1,5 лет (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а). Исключением в данном случае является *S. gramineum*, плоды которого помещенные в лабораторные стаканы с водой, практически сразу начинали тонуть. Мы полагаем, что это связано с тем, что в природных условиях созревшие плотные соплодия ежеголовника злакового обычно полностью или частично погружены в воду (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а). По-видимому, постоянное смачивание водой приводит к уменьшению гидрофобных свойств плодов.

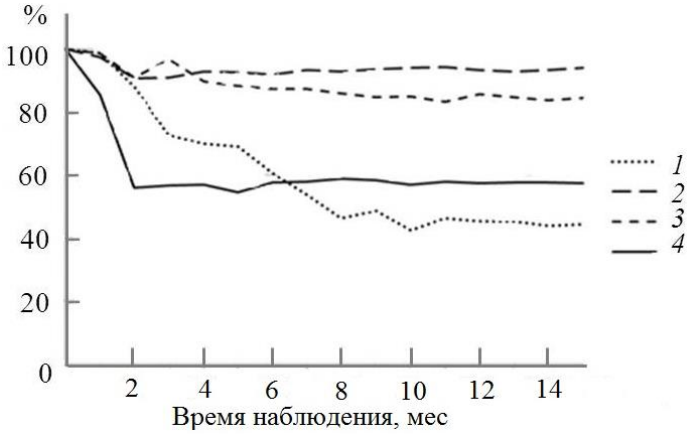


Рисунок 4.1 – Характеристика плавающей способности плодов разных видов *Sparganium* (*S. emersum* (1), *S. natans* (2), *S. microcarpum* (3) и *S. erectum* (4)), плавающих на поверхности воды в течение эксперимента по месяцам (по: Беляков, Лапиров, 2019а, с дополнениями)

Сведения, полученные нами (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а) по плавучести *S. natans*, *S. erectum* и *S. microcarpum* указывают на то (рисунок 4.1), что погружение наибольшего числа плодов, наблюдалось нами в первые 2,0 мес, в то время как у *S. emersum*, процесс погружения плодов происходил ступенчато и длился в течение 8–9 мес (рисунок 4.1). Так первая часть плодов *S. emersum* (25,6%) погрузилась в течение двух месяцев после начала эксперимента, вторая часть плодов (ещё ~24,3%) погружалась, главным образом, в период с 6 по 8-ой мес. экспозиции (в течение трёх месяцев) (рисунок 4.1). Следует также отметить, что для плодов *S. erectum* в рамках эксперимента нами был показан достаточно резкий рост процента

[34] Заметим, что кроме всех прочих исследованных видов *Sparganium*, *S. gramineum* принадлежит к экологической группе гидрофитов.

погруженных в воду плодов (42,0–44,0%) уже к 1,1–1,5 месяцу экспозиции (рисунок 4.1). В отличие от двух указанных выше видов, *S. microcarpum* и *S. natans* не показали существенного роста процента погружённых плодов в течение первых двух месяцев. В последующие месяцы процесс погружения плодов четырех исследованных видов стабилизировался на разном уровне до конца нашего эксперимента (Беляков, Лапиров, 2019а). Это может быть связано с тем, что процесс погружения одних плодов мог компенсироваться всплытием других[35]. Так для *S. emersum* процент таких плодов в течении эксперимента колебался от 3 до 5%, для *S. natans* – от 7 до 9,3%, для *S. erectum* – 6,2%, а для *S. microcarpum* – до 6–7% (Беляков, Лапиров, 2019а).

В конце эксперимента (1,5 лет) нами было установлено, что наибольшее число, оставшихся плавать на поверхности воды плодов (среди исследованных представителей подрода *Xanthosparganium*), было отмечено для *S. emersum* (44,4%), а среди представителей подрода *Sparganium* – для *S. erectum* (57,0%) (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а). При этом, *S. microcarpum* на поверхности воды осталось плавать 82,0% плодов, а у *S. natans* – 90,7% (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а).

Наши исследования плавучести плодов различных видов *Sparganium* (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а) подтвердили данные ранее полученные B.A.J. Pollux et al. (2009), который на примере *Sparganium emersum* впервые показал наличие у плодов представителей этого рода так называемой «бимодальной плавучести» (терм. по: Pollux et al., 2009), то есть наличия коротко- и длительно-плавающих плодов. К первой группе он отнес плоды, которые опускались на дно в течение 4 недель экспозиции (приблизительно 71,0% всех плодов), ко второй – плоды, сохранявшие плавучесть в течение 6 месяцев (приблизительно 28,0%). Отметим, что B.A.J. Pollux et al. (2009) так же были отмечены плоды (менее 1,0%), которые то всплывали, то вновь погружались на дно лабораторных сосудов. В нашем эксперименте процент таких плодов был в несколько раз больше.

Сказанное выше подтверждает мнение B.A.J. Pollux et al. (2009), что бимодальная плавучесть плодов *Sparganium* характеризует две стратегии их распространения. Так, например, коротко-плавающие плоды пополняют банк семян в пределах родительских популяций или переносятся на относительно небольшие расстояния от них. Главная их функция – обеспечение «страховки» в случае вероятного вымирания родительских популяций (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а). Длительно-плавающие плоды могут переноситься водными потоками на значительные расстояния, обеспечивая, тем самым, колонизацию новых местообитаний (Pollux et al., 2009; Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а). Отметим, что все сказанное выше

[35] Как мы указывали ранее, погружение одних плодиков *Sparganium* и всплытие других может быть связано с суточными температурными колебаниями (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а).

справедливо и для семян гигрогелофитов *Bolboschoenus caldwellii* и *B. medianus* (Hatton, 2009). Так, например, большая часть (86,0%) семян *B. medianus* опускалась на дно в течение 5 мин. после начала эксперимента, в то время как остальные семена плавали до 13 сут. (Hatton, 2009).

Учитывая положительное влияние влажной холодной стратификации на прорастание плодов *Sparganium* (см. раздел 4.2.1), погруженные и плавающие плоды (после эксперимента по плавучести) в течение 1,5 месяцев были подвергнуты данной обработке (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а). Дальнейшее экспонирование в люминостате (25 сут.) показало, что у погрузившихся плодов *S. microcarpum* показатель конечного прорастания был в 2,2 раза больше, по сравнению с плавающими на поверхности (18,0% и 8,8%, соответственно). У *S. emersum* – данный показатель был в 3,4 раза больше, по сравнению с плавающими на поверхности (5,1% и 1,5%, соответственно). При этом, как погруженные на дно лабораторных стаканов, так и оставшиеся плавать на поверхности воды плоды *S. natans* и *S. erectum* не прорастали (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а).

Исследование наличия/отсутствия жизнеспособного зародыша у плодов, не проросших в результате предыдущего эксперимента, показало, что у *S. emersum, S. natans* и *S. erectum* процент плодов с отмершим зародышем, оставшихся плавать и погрузившихся на дно лабораторных стаканов, не превышал 2–3% от общей выборки (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а). У *S. microcarpum* все плоды, плавающие на поверхности воды содержали живой зародыш, в то время как процент отмерших зародышей у погрузившихся плодов достигал 15,4% (Беляков, 2016; Беляков, Лапиров, 2019а). Отметим, что пример со *S. microcarpum*, в нашем случае, не дает четкого подтверждения связи между способностью семян к удержанию на поверхности воды и ингибированием их прорастания, на что ранее указывал T. van den Broek et al. (2005).

Все сказанное выше подтверждает точку зрения, что эволюционная адаптация к плавучести генеративных диаспор связана с их низким удельным весом, формой и размером, особой структурой покровов и внутренних тканей (Каден, 1950; Staniforth, Cavers, 1976; van den Broek et al., 2005; Chambert, 2006). По нашему мнению, специализация различных видов *Sparganium* (наряду с другими видами гелофитов) к гидрохории связана, главным образом, с анатомической структурой их плодов (мезокарп образован рыхло расположенными паренхимными клетками с большим числом воздухоносных полостей, а эндокарп – образован кольцом мощно развитой механической ткани) и их наружными оболочками (наличие кутикулы), которые плохо смачиваются водой (Зубкова, Шабес, 1983, 1986; Зубкова, 1985; Беляков, 2016). При этом стоит отметить, что по данным некоторых исследователей (Hroudová et al., 1997) наличие кутикулы не всегда способно оказывать сильное влияние на плавучесть семян. По мнению B.A.J. Pollux et al. (2009) плавающая способность плодов *Sparganium* может быть так же связана

еще с размерами и массой самого эмбриона, а также количеством эндосперма. Более высокая средняя масса коротко-плавающих плодов *Sparganium*, по сравнению с длительно-плавающими (Pollux et al., 2009), также является важной адаптацией, обеспечивающую стратегию бимодальной плавучести. Эта особенность ранее была показана и на примере семянок гигрогелофитов (*Bolboschoenus caldwellii* и *B. medianus* (Hatton, 2009)) и гигрофитов (*Polygonum pensylvanicum* и *P. lapathifolium* (Stanifort, Cavers, 1976)). Дополнительным приспособлением, которое может оказывать положительное влияние на плавучесть плодов *Sparganium* является наличие в их основании листочков околоцветника (Беляков, 2016). В данном случае увеличение плавучести диаспор происходит не только за счет увеличения общей площади поверхности смачивания плодов, но и наличия воздушных пространств между самим плодом и листочками околоцветника (Stanifort, Cavers, 1976; Hroudová et al., 1997). Так, например, согласно R.J. Stanifort и P.B. Cavers (1976), удаление околоцветника у семян *Polygonum* приводило к быстрой потере ими плавучести, а его наличие – наоборот, увеличивало длительность плавания семян на поверхности воды. Отметим, что наличие листочков околоцветника характерно и для других видов гелофитов (кроме *Sparganium*), как, например, *Schoenoplectus lacustris* и *S. litoralis*. Заметим, что подобный механизм также можно наблюдать и у гигрогелофитов, например, у представителей *Bulboschoenus* и *Eleocharis*.

Отметим, что способность генеративных диспор к закреплению (адгезии) на том или ином субстрате (почве) в конечной точке распространения (Терёхин, 1996) может существенным образом увеличить шансы генеративных диаспор на выживание (Kreitschitz et al., 2021). Кроме того, адгезия играет важную роль и в непосредственном распространении диаспор на теле животного (эпизоохория) (Fahn, Werker, 1972). Наиболее часто у растений вод встречаются цепкие и колючие структуры, способствующие адгезии семени/плода к субстрату (Терёхин, 1996). Так, сегменты околоцветника *Sparganium*, как, например, волоски гинофора у *Typha*, могут частично обеспечивать способность удержания семян на поверхности влажного грунта. Последнее может быть обеспечено прилипанием этих структур к субстрату. Кроме того, у представителей *Sparganium* в качестве структуры, позволяющей закрепиться плодам на субстрате, может выступать еще и остающиеся при них столбики (стилодии) (Девятов, 2014). У гелофита *Zizania aquatica* заякоревыванию в почве способствует наличие у цветковой чешуи зерновки длинной щетинистой ости (Ferren, 1977).

Заметим, что многие виды гелофитов, наряду с представителями других групп водных и прибрежно-водных растений обладают большим потенциалом вегетативного размножения (корневища, столоны, клубни, турионы и т.п.), что, несомненно, способствует распространению водой большого числа вегетативных диаспор, способных к регенерации после попадания в благоприятные условия (часто после укоренения на новом подходящим участке водоема) (Barrat-

Segretain, 1996). Согласно данным J.M. Sarneel (2013) на их долю приходится от 3,2 до 58,9% от общего числа диаспор, распространяемых водой.

Дальность плавания вегетативных фрагментов (как и генеративных) зависит, прежде всего, от меандрирования русла реки, глубины, скорости течения и особенностей зарастания макрофитами (Лебедева, Лапиров, 2013; Riits, Sand-Jensen, 2006 и др.). Так, вегетативные фрагменты водных растений могут преодолевать расстояния вниз по течению рек до 3–5,4 км (Johansson, Nilsson, 1993; Boedeltje et al., 2003; Riis, Sand-Jensen, 2006; Thomas et al., 2006). К таким видам, например, относятся исследованные нами представители гелофитов (например, *Sparganium* (Pollux et al., 2007a, б)), гидрофитов (например, *Ranunculus kaufmannii* и другие водные лютики (Лебедева, Лапиров, 2013), *R. peltatus* (Riits, Sand-Jensen, 2006)) и гигрогелофитов (например, *R. lingua* (Johansson, Nilsson, 1993).

Длительность плавания вегетативных фрагментов колеблется в широких пределах – от 25 дней до 6 мес (Sarneel, 2013), часто за счет наличия у них аэренхимы, кутикулы и эпикутикулярным выделениям (Терёхин, 1996). Так, например, участки корневищ и вегетативные розеточные побеги *Sparganium* способны плавать на поверхности воды (до укоренения в грунте) до 70 дней (Barrat-Segretain, Amoros, 1996; Barrat-Segretain et al., 1998, 1999; Pollux et al., 2007), 57,1% участков корневища гелофита *Phragmites australis* (длиной 30,6±4,4 см) способны плавать более 187 дней; 92,8% – у *Equisetum fluviatile* (длиной 44,2±3,0 см) способны плавать более 187 дней (Sarneel, 2013). Доля вегетативных специализированных диаспор гидрофитов и гигрогелофитов, способных плавать более 187 дней также высока и, нередко, достигает 100% (Sarneel, 2013).

Трудно не согласиться с мнением V. de Vlaming и V.W. Proctor (1968), что на пути расселения водных растений стоят большие преграды, связанные с тем, что водоемы во многих случаях изолированы друг от друга обширными наземными либо морскими/океаническими областями. То, что многие виды водных растений являются интразональными и часто имеют широкие географические ареалы (в том числе космополитные виды) может быть объяснено не только деятельностью человека, но и распространением семян водоплавающими птицами и животными. Перенос семян водоплавающими птицами, который осуществляется непосредственно при прикреплении (адгезии) их к клюву, перьям и лапам считается основным путем распространения семян (Gleason, Cronquist, 1964 – цит. по: Vlaming, Proctor, 1968; Терёхин, 1996). Однако, водоплавающие птицы могут переносить семена в своем желудочно-кишечном тракте (эндозоохория). Так, плоды *Sparganium emersum* и *S. erectum* могут длительно удерживаться в желудочно-кишечном тракте водоплавающих птиц (Soons et al., 2008; Pollux et al., 2005), благодаря чему переноситься ими на расстояние, приблизительно до 780 км

(Soons et al., 2008). Существуют данные и о эндозоохорном распространении плодов *Sparganium* фитофильными рыбами (Pollux et al., 2006, 2007б; Pollux, 2011).

Ранее мы уже говорили о полихории (комбинации способов распространения), свойственной, не только для наземных растений, но и для растений вод. Основываясь на этом адаптивном свойстве диаспор, среди ранее предложенных чешскими исследователями (Sádlo et al., 2018) девяти стратегий, только лишь 4 оказались применимы к растениям вод.

– Lycopodium тип (превалирует анемо- в сочетании с автохорией, эндо-, эпизоохорией и гидрохорией)

– Phragmites тип (превалируют анемо- и гидрохория в сочетании с автохорией, эндо-, эпизоохорией)

– Sparganium тип (превалируют авто- и гидрохория в сочетании с эндо- и эпизоохорией)

– Wolffia тип (превалируют гидрохория в сочетании с эндо- и эпизоохорией).

Согласно этим ученым (Sádlo et al., 2018) тип стратегии *Lycopodium* основан, в первую очередь, на распространении мелких и очень легких спор/семян, в то время как распространение вегетативных зачатков у растений этого типа – чрезвычайно редко, а роль зоохории у таких растений в распространении не ясна. Среди гелофитов J. Sádlo et al. (2018) включают сюда *Equisetum fluviatile,* среди гигрогелофитов – *Thelypteris palustris,* с оговоркой, что оба указанных вида могут быть альтернативно отнесены к стратегиям расселения, связанным с гидрохорией. Последнее обусловлено способностью вегетативных фрагментов *Equisetum fluviatile* к распространению водой. По нашему мнению, *Equisetum fluviatile* и *Thelypteris palustris* было бы более логично перенести в Phragmites тип (тип по: Sádlo et al., 2018), так как первоначальным агентом по распространению этих видов, по нашему мнению, может быть только анемохория, вторичным – гидрохория. Причём любого рода зоохорное распространение обоих этих видов может восприниматься лишь как случайное явление.

Phragmites тип и Sparganium тип распространены у гелофитов. К Phragmites типу относятся такие гелофиты как, например, *Phragmites australis* и виды рода *Typha*. Сюда можно отнести и, например, гигромезофит *Eriophorum scheuchzeri* и гигрофит *Eriophorum vaginatum*. В основе Sparganium типа стратегии положено латинское название представителей рода *Sparganium*. Интересно то, что J. Sádlo et al. (2018, Appendix 1) отнесли основную массу видов ежеголовников (например, *S. emersum, S. erectum, S. microcarpum, S. neglectum* (Sádlo et al., 2018, Appendix 1)) к данному типу, а *Sparganium angustifolium* и *S. natans* – к Wolffia типу (типичен для представителей экологической группы гидрофитов, как цветковых растений, так и водных папоротников (например, *Salvinia natans*)), у которого, в большинстве случаев, вегетативное размножение доминирует, а генеративное подавлено или вовсе отсутствует (Sádlo et al., 2018). Возможно, J. Sádlo et al. (2018) отнесли *Sparganium angustifolium* и *S. natans* к Wolffia типу на

основе преобладающей у них водной экологической формы. По нашему мнению, оба вида должны также быть отнесены к Sparganium типу стратегии, т.к. способны образовывать не только водную, но и полупогруженную и наземную экологические формы. К Wolffia типу стратегии может быть отнесен гидрофит *Sparganium gramineum* – вид, имеющий только погруженную форму с плавающим на поверхности воды соцветием. Отметим, что Sparganium тип особенно широко распространен как среди гелофитов (например, представители родов *Alisma, Butomus, Glyceria* (*Glyceria maxima*), *Hippuris, Schoenoplectus* (*Schoenoplectus lacustris, S. litoralis, S. tabernaemobtanii*), так и гигрогелофитов (например, *Bolboschoenus maritimus, Calla palustris, Carex acuta, C. riparia, C. rostra, Cicuta virosa, Elatine, Eleocharis, Iris pseudacorus, Lysimachia thyrsiflora, Lythrum salicaria, Menyanthes trifoliata, Oenanthe aquatica, Ranunculus lingua*) (Sádlo et al., 2018, Appendix 1)).

Помимо указанных выше типов есть еще один тип (Zea тип) представлен сборной группой растений (нередко, адвентивными), которые редко размножаются генеративным путем, вегетативное размножение происходит только подземными органами (например, участки корневища) (Sádlo et al., 2018). Сюда авторы классификации (Sádlo et al., 2018) относят слабофертильные и стерильные гибриды, а также адвентивные для Европы виды. В последнем случае ярким примером служит гигрогелофит *Acorus calamus*, размножающийся, за пределами своего естественного ареала (азиатско-американский плюризональный вид (Майоров и др., 2020)) только вегетативно (Pai, McCarthy, 2010). Однако в условиях первичного ареала, где этот вид способен размножаться генеративно, по-видимому, следует относить стратегию его расселения к Sparganium типу. Что касается гибридов, то, относить их всех к Zea типу следует осторожно. Так, в одних местообитаниях популяции одного гибрида могут формировать жизнеспособные семена (возможно, это уже обратный гибрид F_2 поколения), в других растения оказываются стерильны. Такая ситуация, например, наблюдалась нами при исследовании популяций *Sparganium*×*foliosum*, где растения, растущие в одних озерах, не формировали боковые побеги из пазушных почек цветоносов, в то время как таковые из ряда других озер их образовывали. Сказанное выше указывает на неоднозначность при отнесении этого гибрида к Sparganium типу либо Zea типу. Возможно, в данном случае говорить о промежуточном типе стратегии – Sparganium-Zea тип.

Таким образом, из сказанного выше следует, что плоды гелофитов (например, *Sparganium*), гидрофитов и гигрогелофитов, могут плавать на поверхности воды длительное время (более 1,5 лет). При этом они могут тонуть и вновь периодически всплывать, что, по-видимому, может быть связано с накоплением газов в оболочках плода.

В процессе плавания плоды нередко проявляют ярко выраженную бимодальную плавучесть, являющуюся адаптивным механизмом, необходимым для «страховки» в случае возможного вымирания родительских популяций и колонизации новых местообитаний.

Адаптация к плавучести плодов большинства видов гелофитов, гидрофитов и гигрогелофитов, обусловлена их низким удельным весом, формой и размером, наличия кутикулы на внешних оболочках и анатомической структурой плодов, размерами и массой эмбриона, а также количеством эндосперма. Наличие вспомогательных приспособлений, таких как листочки околоцветника, оказывает положительное влияние на плавучесть.

Вегетативные и генеративные диаспоры переносятся на разные расстояния и их жизнеспособоность сильно отличается.

Ключевыми стратегиями рассеивания как генеративных, так и вегетативных диаспор у гелофитов, выступают анемохория, автохория и гидрохория. Преимущественные стратегии распространения (классиф. по: Sádlo et al., 2018) – Phragmites тип и Sparganium тип.

4.4 Соотношение генеративного и вегетативного размножения

Еще Е.Л. Нухимовский (1997, с. 153) писал о том, что «…тактика размножения – это главное звено в реализации стратегий Жизни…». Поэтому именно характер размножения оказывает ключевое влияние на жизнеспособность вида в разных эколого-фитоценотических условиях (Barrat-Segretain et al., 1998; Winkler, Fischer, 1999). В связи с этим, интерес ученых к вопросам соотношения или компромиссов между двумя стратегиями размножения растений (генеративным и вегетативным), а также интенсивности их репродукции (Vallejo-Marin et al., 2010; Su et al., 2018) по-прежнему очень актуален.

У водных и прибрежно-водных растений, как и у наземных, размножение обусловлено тремя вариантами распределения биомассы – рост, генеративное и вегетативное размножение (Coelho et al., 2005). При этом обе стратегии или оба способа воспроизведения (генеративное (половое) и вегетативное (бесполое) размножение) связаны с образованием пропагул, различающихся по размеру, ресурсному статусу и генетической идентичности (Сидорский, 1992; Thompson, Eckert, 2004; Eckert et al., 2016). В последнем случае важно понимать, что оба механизма размножения рано или поздно приводят к появлению физиологически независимых особей, притом, что генеративное размножение способствует появлению генетически новых особей (генет), а вегетативное – дает генетически идентичные материнскому растению клоны (раметы) (Thompson, Eckert, 2004; Coelho et al., 2005; Eckert et al., 2016). Как известно, более высокая генетическая изменчивость – результат генеративного размножения. Именно она увеличивает адаптивные особенности организма к условиям окружающей среды и служит для

восстановления популяций (Любарский, 1967; Li, 2014; Higgisson et al., 2022). В тоже время, вегетативное размножение, главным образом, способствует поддержанию популяций, особенно когда генеративное размножение затруднено (Любарский, 1967; Li, 2014; Higgisson et al., 2022). Все сказанное выше четко указывает на то, что баланс между двумя механизмами воспроизведения имеет важные экологические и эволюционные последствия для расселения, сохранения популяций, и их внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия (Любарский, 1967; Grace, 1993; Eckert et al., 2016). Примером этого может служить постулат о том, что рост производства ramet может снижать риск гибели генет при условии, что вегетативные потомки будут рассредоточены в пространстве (Coelho et al., 2005). Кроме того, компромисс между генеративным и вегетативным размножением возможен лишь тогда, когда при увеличении трат на вегетативное размножение, происходит уменьшение затрат на половое размножение, либо оно не осуществляется (Abrahamson, Caswell, 1982, Méndez, Obeso, 1993).

Проведенный нами анализ показал, что для гелофитов, как и для других растений вод, на компромисс между генеративным и клональным размножением влияет целый ряд факторов и структурных особенностей организма. Описание наиболее важных из них приведено ниже.

4.4.1 Продолжительность жизни

Среди гелофитов, как и других экологических групп водных и прибрежно-водных растений существуют как однолетние, так и мало- и многолетние виды. Первые (обладающие однодомными и гермафродитными половыми системами), в отличие от двух других групп, тратят все получаемые извне питательные вещества исключительно на построение побегового тела растения для формирования будущего генеративного потомства (Barrett et al., 1993). Функция вегетативного размножения у них подавлена.

Для однолетних растений, где наряду с гелофитами (например, *Monochoria korsakowii* и *Zizania aquatica*), встречаются и гидрофиты (например, *Najas, Subularia aquatica, Trapa natans*), репродуктивный успех растения может измеряться соотношением массы цветков и семян к биомассе, затраченной на вегетативный рост (Марков, 2012). По нашему мнению, наряду с указанным соотношением важно иметь в виду, что не все семена (в тех или иных сложившихся условиях) способны прорасти и дать новое потомство. Последнее ведет к качественному росту энергетических и пластических ресурсов, затраченных растением на воспроизведение семян.

Между тем, большая часть гелофитов относится к растениям со смешанными репродуктивными стратегиями, включающими различные комбинации генеративного и вегетативного размножения (Eckert et al., 2016; Higgisson et al., 2022). Последнее, как принято считать, у гелофитов (как и у большинства других растений водоемов и водотоков), нередко превалирует над генеративным (Barrett et al., 1993; Grace, 1993; Отчет…, 1995; Sosnová et al.,

2010; Higgisson et al., 2022) и осуществляется путем формирования целого ряда вегетативных структур – корневищ, столонов, клубней, участков вегетативных побегов, турионов и т.п. (Grace, 1993). Это позволило A. Arber (1920) предположить, что вегетативное размножение у водных и прибрежно-водных растений может являться сдерживающим фактором для генеративного размножения. С этой точки зрения следует признать правомерность утверждения о том, что вегетативное размножение должно доминировать в местообитаниях со стабильными условиями, которые могут создаваться в водной среде из-за нивелирования резких смен температуры в воздушном пространстве[36], а генеративное – в местообитаниях с изменчивыми условиями среды и высокой конкуренцией (Zhang, Zhang, 2007).

4.4.2 Способность к регенерации различных вегетативных фрагментов

По нашему мнению, успешность вегетативного размножения и возобновления большинства гелофитов (как, собственно, гидрофитов и гигрогелофитов) связана с тем, что у них почти все части растения тотипотентны, что делает любой фрагмент растения потенциальной пропагулой (Sculthorpe, 1967; Barrat-Segretain et al., 1998; Čuda et al., 2021). Пропагулы способны выполнять ряд важных функций, таких как численное увеличение растений, распространение, приобретение, запас и распределение ресурсов, защита от экстремальных температур, высыхания, механических повреждений и закрепление (Grace, 1993; Čuda et al., 2021).

Способность вегетативных фрагментов гелофитов к регенерации ранее была показана на примере нескольких видов гелофитов (*Phragmites australis*, *Sparganium emersum* и *Hippuris vulgaris* (Barrat-Segretain et al., 1998; Čuda et al., 2021)). При этом способность к регенерации фрагментов надземной и подземной сферы гелофитов неодинакова. Так, например, показатель регенерации фрагментов надземной части *Phragmites australis* оказывается более высоким по сравнению с фрагментами корневищ (69% против 37%, соответственно), даже при том условии, что фрагменты корневищ дают большую биомассу стеблей и корней (Čuda et al., 2021). При этом, способность к регенерации оказалась больше у фрагментов, помещенных в воду, по сравнению с фрагментами, закопанными в песок, или находящимися на его поверхности (Čuda et al., 2021).

У разных филогеографических групп гелофита *Phragmites australis* также отмечены и различия в регенерационной способности фрагментов надземных стеблей: местные тетраплоидные популяции из Северной Америки имели худшие результаты по сравнению с

[36] Отметим, что мнение исследователей о большей стабильности условий водной среды (по сравнению с наземной) не совсем корректно, так как кроме относительно постоянных параметров (например, температура) водной среды в водоеме, имеются и другие факторы, которые способны быстро меняться вместе с глубиной воды (например, интенсивность освещения, скорость течения, содержание растворенного кислорода и т.п.) (Su et al., 2018).

инвазивными октоплоидными популяциями, завезенными из Европы (Čuda et al., 2021). Возможно, в этих особенностях кроется наиболее активное разрастание чужеродных видов.

Успешность регенерации, в целом, зависит от размерных характеристик фрагментов (наличия у них почек, а также устойчивости их к высыханию, затоплению или захоронению в донных отложениях (Barrat-Segretain et al., 1998; Heidbüchel et al., 2019; Čuda et al., 2021)), видовой принадлежности и сезона, в который изучается способность тех или иных фрагментов растения к регенерации (Barrat-Segretain, Bornette, 2000). На успешность регенерации так же может влиять и стресс, с которым ранее сталкивались материнские растения (Puijalon et al., 2008). Например, исследуя способность к регенерации разных частей растений M.-H. Barrat-Segretain et al., (1998) показали, что гелофит *Hippuris vulgaris* проявляет бóльшую способность к регенерации чем *Sparganium emersum* (Barrat-Segretain et al., 1998). У этих видов хорошо регенерируют и приживаются отдельные раметы, хуже геофильные участки (столоны и корневища). При этом, если у *Hippuris* часть почек, отделившихся от перегнивающих фрагментов, укоренялась, то у *Sparganium* – нет (Barrat-Segretain et al., 1998). Возможно, такой результат (Barrat-Segretain et al., 1998) связан с тем, что процессы регенерации исследовались у плавающих на поверхности воды (а не в условиях влажного или водопокрытого питательного субстрата) структурах вегетативного размножения, которые в таких условиях часто быстро погибают (Barrat-Segretain, Bornette, 2000). Отметим, что в отличие от *Phragmites* (Čuda et al., 2021), у *Hippuris* и *Sparganium* фрагменты корневищ не выживали (Barrat-Segretain et al., 1998).

Исследуя особенности сезонной регенерации растений M.-H. Barrat-Segretain и G. Bornette (2000) показали, что немногочисленные почки (от 10 до 16%), целые растения (раметы) и подземные части *Hippuris vulgaris* укоренялись только осенью, тогда как 23% фрагментов надземных и подземных побегов (образованные из 4-х метамеров) укоренялись только весной; выживаемость оторванных от материнских растений рамет также была выше весной, чем осенью. У *Sparganium emersum* целые растения (раметы), а также надземные и подземные части побегов также лучше регенерировали весной (Barrat-Segretain, Bornette, 2000).

4.4.3 Вклад генеративных структур в вегетативное размножение

C.G. Eckert et al. (2016) считают, что у растений компромиссы в распределении между генеративным и вегетативным размножением ожидаемы, но встречаются достаточно редко. Например, некоторый компромисс между ними может быть достигнут в виду того, что репродуктивные органы, участвующие в генеративном размножении, могут фотосинтезировать, и, тем самым, вносить свой вклад в их формирование и обслуживание (Bazzaz, 1997; Thompson, Eckert, 2004) побеговой системы растения. При этом развитие органов вегетативного размножения может способствовать увеличению поглощающей способности питательных

веществ растением и, одновременно с этим, приводить к увеличению инвестиций в репродуктивные и вегетативные органы (Grace, 1993; Thompson, Eckert, 2004).

В некоторых случаях генеративные структуры могут вносить свой вклад в вегетативное размножение. Так, по данным В.В. Экзерцевой (1972) появление дополнительного механизма размножения (псевдовивипария) у *Glyceria maxima* (см. главу 3 подглаву 3.2) компенсирует изначально слабую генеративную репродукцию этого растения, так как в естественных условиях она сильно ослаблена – зрелые семена формируются только у 3–5% цветков в метелке. Аналогичное явление как мы ранее указывали характерно и для изученного нами гибрида *Sparganium*×*foliosum*, у которого возникновение мелких вегетативных розеточных побегов в головчатых соцветиях (см. главу 3 подглаву 3.2) компенсирует отсутствие генеративного размножения, так как большинство популяций этого гибрида стерильно. У гелофита *Butomus umbellatus* в основании соцветий могут появляться клубнелуковицы, развитие которых приводит к конкуренции вегетативного размножения с половым не столько за пластические ресурсы, сколько за меристемы соцветий (Watson, 1984). При этом затраты на формирование клубнелуковиц в соцветиях этого растения, как правило, не окупаются. Они представляет собой невозмещаемые затраты ресурсов, так как вырастить молодые растения из клубнелуковиц *B. umbellatus* не удавалось никому (Лапиров, Беляков, 2022, 2026).

4.4.4 Половая дифференциация

На соотношение генеративного (кроме опыления) и вегетативного размножения влияет и половая дифференциация растений, служащая одним из критериев их эволюционной адаптации к изменяющимся условиям местообитания (Сидорский, Деев, 1981). Например, у однодомных представителей экологической группы гелофитов – *Sparganium, Sagittaria sagittifolia* и *Zizania aquatica* цветки, как правило, разнополые[37]. Поэтому направленность сексуализации таких растений определяется соотношением пестичных и тычиночных цветков (Сидорский, Деев, 1981). У указанных видов это соотношение сдвинуто в сторону преобладания тычиночных цветков над пестичными (Сидорский, Деев, 1981; Сидорский и др., 1984; Сидорский, 1992; Willson, Ruppel, 1984; Беляков, 2016).

Соцветия *Sparganium* в нижней части несут пестичные соцветия, а в верхней части – тычиночные (Сидорский, Деев, 1981; Беляков, 2016). Соотношение числа пестичных соцветий к

[37] Отметим, что у *Sparganium* 10% цветков в одной пестичной головке (располагающейся наиболее близко к зоне с тычиночными головками) могут быть смешанные (Глущенко, 1971; Cook, Nicholls, 1986; Бойко, Алексев, 1990; Беляков, 2016). О случаях присутствия обоеполых цветков у *Sagittaria sagittifolia* писал А.Г. Сидорский (1992). По-видимому, раздельнополость цветков у этих растений строго контролируется наследственным механизмом (Сидорский, 1992).

тычиночным, в больших масштабах, наблюдается у *Sparganium* с разветвленным соцветием (например, у *S. erectum*) и, в несколько меньших, у *Sparganium* с простым кистевидным соцветием (например, у *S. emersum*). Например, у *S. erectum* соотношение числа тычиночных головок к пестичным на генеративном побеге, на территории Нижней Волги ~1:9, а на территории Верхней Волги ~1:11,5. Отметим, что значительный рост числа тычиночных головок на территории Нижней Волги вызван формированием бóльшего числа боковых ветвей в составе соцветия (Беляков и др., 2019б). По нашим наблюдениям, превалирование тычиночных цветков над пестичными наиболее характерно для южных (например, степных) регионов (в которых встречаются только виды *Sparganium* с разветвленным соцветием), где расстояние между пригодными для жизни ежеголовников водоемами часто оказываются более значительными, по сравнению, например, с лесной зоной (Беляков и др., 2019б). Между тем, у некоторых видов *Sparganium* число пестичных головок может превышать число тычиночных (например, *S. natans*, *S. hyperboreum*, *S. glomeratum*), либо число пестичных и тычиночных головок может быть приблизительно равным (например, *S. angustifolium*, *S. gramineum*). В последнем случае, изменение соотношения тычиночных головок к пестичным, может быть связано со специфическими условиями местообитания вида, в которых бедность питательными веществами и тяжелые климатические условия (например, короткое и прохладное лето) ограничивает генеративную сферу в развитии. Отметим, что изменение соотношения в сторону снижения числа тычиночных соцветий (до 1–2) у *Sparganium* наиболее ярко проявляется на севере, где встречаются *S. angustifolium* и *S. hyperboreum*.

Превалирование тычиночных цветков (в 2,8–3,9 раза) по сравнению с пестичными показано и для *Sagittaria sagittifolia* (Сидорский, Деев, 1981; Сидорский, 1992). Отметим, что у этого вида соцветие представляет собой простую или сложную мутовчатую кисть, нижние (1–2) мутовки которой несут пестичные цветки, а верхние – тычиночные (Сидорский, Деев, 1981; Сидорский и др., 1984; Сидорский, 1992). Были случаи, когда соцветия состояли функционально только из тычиночных цветков, которые морфологически являлись двуполыми (Глущенко, 1971). Таким образом, по нашему мнению, происходит существенное увеличение затрат на формирование генеративного потомства (в рамках построения соцветия), нежели если бы цветки были обоеполыми. Кроме того, в данном случае, на формирование синфлоресценции уходит большее число пластических веществ, чтобы разместить в ее составе отдельно пестичные и тычиночные цветы/соцветия. Отметим также и то, что большее число тычиночных соцветий/цветов свидетельствует в пользу того, что число пыльцы, формируемой для нужд опыления, значительно превышает число производимых растениями яйцеклеток. Последнее позволяет указанным видам выступать в качестве доноров пыльцы. Особенно это важно потому, что, как мы ранее отмечали, водные экосистемы часто сильно разобщены друг с другом и, в некоторых

случаях, требуется большой запас пыльцы, чтобы увеличить возможность опыления растений (связанной, главным образом, анемохорным распространением) из другой популяции (Беляков и др., 2019а, б). Но если пыльца будет распространяться среди особей одного клона, для которых может иметься «запрет» на самоопыление, то репродуктивное усилие в рамках мужской сферы приведет к полному обесцениванию произведенной пыльцы (Harder, Barrett, 1996).

На примере *Sagittaria latifolia* было установлено, что инвестиции в биомассу для генеративного и вегетативного размножения являются взаимозаменяемыми. Так инвестиции, направленные в соцветия с пестичными цветками, приводят к существенному сокращению числа клубней, главным образом из-за затрат на производство семян (van Drunen, Dorken, 2012). Инвестиции же в мужскую сферу не оказывают очевидного влияния на общее производство плодов или клубней (van Drunen, Dorken, 2012). Однако в клубнях мужских растений было обнаружено меньше азота, так как мужская функция (по сравнению с женской) требует более высоких его затрат (van Drunen, Dorken, 2012). Учитывая то, что в клубнях, произведенных женскими экземплярами, содержится больше азота, именно они должны быть наиболее конкурентоспособными по сравнению с клубнями произведенными мужскими экземплярами, так как большее число накопленного азота усиливает инициацию в рост и развитие клубней *Sagittaria* (Heilmeier et al., 1986; van Drunen, Dorken, 2012).

4.4.5 Эффективность полового размножения

На компромисс между вегетативным и генеративным размножением способно влиять соотношение реальной и потенциальной семенной продуктивности (терм. по: Вайнагий, 1974). Это соотношение может зависеть как от возраста растений, так и от погодных и экологических условий местообитания, наличия поврежденных вредителями или болезнями семян (Левина, 1965; Хейн, 1965; Вайнагий, 1974). Несмотря на то, что фактическая семенная продуктивность гелофитов, как и ряда других экологических групп растений вод, в целом, высока (см. подглаву 4.1), понимание насколько велико ее значение для возобновления и сохранения популяций остается чрезвычайно сложной задачей. Кроме того, наличие, например, у представителей *Sparganium* нереализованных головчатых пестичных соцветий, а также частое присутствие в плодах представителей секции *Erecta* 2-гнездной завязи, также делает практически не возможным и подсчет потенциальной семенной продуктивности (Беляков, Лапиров, 2019а, б).

Несмотря на высокий показатель семенной продуктивности для ряда гелофитов (например, для *Sparganium* и *Butomus umbellatus* (Отчет…, 1995; Беляков, Лапиров, 2019а; Беляков, 2016, 2025)), наличие длительного периода покоя семян и крайне низкой выживаемости проростков лишь подчеркивает то, что именно вегетативное размножение играет наиболее важную роль (Leif, Oelke, 1990; Zona, Howard, 2022). Прежде всего, малая эффективность семенного

возобновления может быть связана не только с неблагоприятным для прорастания семян соотношением факторов среды (в нашем случае, прежде всего с гидратацией, аэрацией, температурой и светом), но и с тем, что в условиях уже сформировавшихся ценозов проростки часто погибают (Серебряков, 1959).

Малую эффективность семенного воспроизведения *Sparganium* подтверждают и наши наблюдения. Лишь изредка нами обнаружены единичные проростки *S. gramineum* и *S. emersum*, несмотря на то что Г.А. Бойко и Е.Ю. Алексеев (1990) находили их у второго вида в большом количестве. О малой эффективности семенного воспроизведения гелофитов говорит и тот факт, что несмотря на высокую семенную продуктивность *Sagittaria sagittifolia* (от 400 до 4000 семян), доля особей семенного происхождения в популяциях остается небольшой (Алябышева, Жукова, 2000а). Подобное отмечено и для других гелофитов (например, для *Typha latifolia* (Мавродиев, 1997) и *Butomus umbellatus* (Kliber, Eckert, 2005; Лапиров, 2012а, б), а также ряда гидрофитов (например, *Stuckenia pectinata* (Лапиров, 1988)) и гигрогелофитов (например, *Scheuchzeria palustris* (Минаева, 1997)). Поддержание популяций этих растений осуществляется, в основном, вегетативным путем.

У *Alisma*, наоборот, именно генеративное размножение способствует их размножению и расселению (Лапиров, 2012а, б, 2015). Эволюционное смещение потенций в сторону важности генеративного размножения здесь (как единственно возможного) обеспечивается за счет отсутствия вегетативной подвижности (Лапиров, 2012а, б). Однако и у частух, несмотря на высокую всхожесть семян, могут быть проблемы с семенным возобновлением в природных условиях. Так, например, наблюдения Z. Hroudivá и P. Zákravský (1998), а также А.Г. Лапирова (2015) показали, что для прорастания семян *Alisma gramineum* благоприятный период наступает лишь в момент падения уровня воды и обнажения мелководий. Появившиеся на глубине проростки этого вида часто погибают (Hroudivá, Zákravský, 1998; Лапиров, 2015).

C.G. Eckert et al. (2016) указывают, что демографические последствия компромиссов неразрывно связаны с перспективами образования пропагул генеративного и вегетативного происхождения. По мнению этих исследователей, демографический компромисс (даже несмотря на то, что инвестиции биомассы в генеративное и вегетативное размножение оказались полностью взаимозаменяемыми) между половым (с учетом, нередко, низкой всхожести семян и низкого показателя выживания проростков) и бесполым размножением может быть сниженным. Это может быть объяснено тем, что для производства десятков и сотен семян часто требуется аналогичный объем сухой биомассы, затраченный на формирование бокового вегетативного побега у *B. umbellatus* или на производство одного клубня у *Sagittaria latifolia* (Thompson, Eckert, 2004; van Drunen, Dorken, 2012). Отметим, что приживаемость вегетативных структур у приведённых нами видов заметно выше по сравнению с генеративными потомками.

Кроме всего сказанного выше необходимо указать и на то, что у северных популяций того или иного вида растения генеративное размножение может вообще отсутствовать. Последнее может быть обусловлено как климатическими особенностями, так и высокой генетической однородностью (Barrett et al., 1993). Поэтому, размножение вегетативными структурами в сложных условиях часто играет ведущую роль (Sculthorpe, 1967; Barrat-Segretain, 1996). Кроме северных регионов отсутствие полового размножения может быть зафиксировано и на границе ареала вида. Так, например, полная стерильность была отмечена ранее на северной границе распространения *Butomus umbellatus* (Salisbury, 1942).

4.4.6 Вегетативное размножение и его влияние на реализацию потенциала семенной продуктивности

Число произведённых семян у клональных растений нередко зависит от числа генеративных побегов на единицу площади (Хейн, 1965). Так итеративное ветвление и силлептическое развитие побеговых систем ряда гелофитов в течение вегетационного сезона (в том числе у *Sparganium*), позволяет формировать значительное число побегов замещения (а в некоторых случаях и побегов обогащения), которые, по мнению ряда исследователей (Лапиров, 2012а; Савиных и др., 2015) не только усиливают потенциал растения к вегетативному размножению и возобновлению, увеличивают ассимилирующую поверхность особи, но и способствуют значительному росту потенции семенного размножения. Так в благоприятных условиях окружающей среды *Sparganium* способны производить моноциклические (до n+2–3-го порядков ветвления) вегетативно-генеративные побеги (Беляков, 2016). *Glyceria maxima, Hippuris vulgaris, Nelumbo nucifera, N. komarovii* и *Zizania latifolia* также в течение вегетационного периода способны формировать генеративные побеги различных порядков ветвления. Таким образом на примере целого ряда гелофитов мы подтверждаем мнение C.G. Eckert et al. (2016) о том, что клональность позволяет разделить репродуктивные усилия между многочисленными побегами, каждый из которых несет в себе потенциал, связанный с реализацией генеративного размножения. Подобное, например, ранее было описано А.В. Замотаевой (1967) на примере гигрофита *Poa palustris* L., у которого все побеги кущения потенциально являются будущими генеративными побегами. Рост этих побегов и последующий переход их в генеративное состояние происходит в течение всего вегетационного периода (Замотаева, 1967). Отсутствие ритмичности в побегообразовании целого ряда видов гелофитов и мятлика болотного (из приведенного нами примера), препятствует одновременному цветению всех побегов, что у клональных трав, несомненно, может являться адаптивным механизмом, обеспечивающим растянутость генеративного размножения и, тем самым, сохранение возможности генеративного размножения в случае формирования неблагоприятных условий в

тот или иной период вегетационного сезона (например, сильная засуха или длительное наводнение).

4.4.7 Клональная интеграция как важная адаптивная черта

Способность к интенсивному ветвлению является важной адаптивной чертой растений. Последнее у гелофитов обеспечивается благодаря итеративному ветвлению. Такая способность у растений могла появиться за счет клональной интеграции, позволяющей не только самостоятельное обеспечение питательными веществами вновь формирующихся надземных побегов (рамет), но и перемещение и перераспределение (физиологическая интеграция) ресурсов, а также информационный обмен между побегами, связанными корневищами или столонами (You et al., 2013; Elgersma et al., 2015; Liu et al., 2016; Xie et al., 2016). Отметим, что клональная интеграция у растений вод (наряду с наземными растениями) представляет собой одну из наиболее важных адаптивных функциональных черт клональных растений в борьбе с неоднородностью среды обитания (Santamaría, 2002; Song, Dong, 2002; You et al., 2013; Liu et al., 2016; Batzer et al., 2017; Yu et al., 2020; Ma et al., 2021). Так, на примере *Typha* было показано, что благодаря корневищам раметы способны специализироваться на приобретении локально распределенных богатых ресурсов и обмениваться питательными веществами между собой в физиологически связанном клональном фрагменте (Kemball, Marshall, 1995; Roiloa et al., 2013; Elgersma et al., 2015; Batzer et al., 2017). Причём обмен питательными веществами между раметами может усиливаться за счет их оттока из стареющих надземных побегов к вновь формирующимся (Elgersma et al., 2015; Lopp, Sammul, 2016). Так, прежде чем клональное потомство станет самостоятельным, оно получает от 25 до 50% ассимилятов от родительских рамет (Jurik, 1985; Lopp, Sammul, 2016). О способности к перераспределению ресурсов между раметами за счет физиологической интеграции в условиях неоднородности почв, также ранее указывалось для *Typha orientalis*, *Sparganium stoloniferum* и *Phragmites australis* (Yu et al., 2020; Ievinsh, 2023). Подобное отмечено и для представителей других групп растений вод (например, для гидрофита *Vallisneria natans* (Ma et al., 2021) и гигрогелофитов *Bulboschoenus maritimus* (Ievinsh, 2023), *Schoenoplectus tabernamontani* и *Eleocharis elliptica* (Batzer et al., 2017)).

Способность клональных растений к образованию корневищ, повышает эффективность поиска питательных веществ и, по-видимому, способствует их перераспределению между раметами (Lopp, Sammul, 2016; Yu et al., 2020). Так, чтобы справиться с неоднородностью ресурсов среды в гетерогенных местообитаниях *Phragmites australis* способен регулировать размеры корневищ и надземных побегов, расположение и количество рамет и другие морфологические показатели (например, площадь листьев) (Guan et al., 2023). При гетерогенной обработке солями, интеграция клонов этого растения существенно влияла на общую надземную

и подземную биомассу, фотосинтетические характеристики и содержание Na^+ в раметах, находящихся при различных градиентах соли (Guan et al., 2023). По-видимому, это связано с тем, что способность к интеграции (физиологическая взаимосвязь) клонов, находящихся в условиях стресса, позволяет сбалансировать и свести к минимуму его негативные последствия (Guan et al., 2023; Ievinsh, 2023).

При высоком уровне питательных веществ у агрегированных клонов гелофитов *Butomus umbellatus* и *Schoenoplectus lacustris*, имеющих централизованный доступ к ресурсам (Schmid, 1990; Yu et al., 2020), формируется в два раза больше клональных структур, предназначенных для вегетативного роста и размножения и в два раза больше соцветий, чем при низком уровне питательных веществ (Thompson, Eckert, 2004). В таком случае ожидается, что между конкурирующими структурами вегетативного и генеративного размножения могут возникнуть компромиссы. Однако это не совсем так. По данным X.-F. Xie et al. (2016) пропорции биомассы, предназначенные для вегетативного роста и размножения корневищных растений, не изменялись в зависимости от уровня ресурсов (интенсивность света, количество питательных веществ, доступности воды). У растений, развивающих столоны, высокая интенсивность света и уровень питательных веществ способствовали росту общей биомассы, сформированной за счет вегетативного размножения, без сопутствующего снижения генеративного размножения (Xie et al., 2016). Таким образом, все указывает на то, что наличие физиологических связей между раметами существенно осложняет достоверное обнаружение компромиссов между генеративным и вегетативным размножением. Однако у ряда растений связи между раметами эфемерны, то есть сохраняются непродолжительное время. Так, например, возможности клональной интеграции (перераспределение ресурсов) у представителей *Sagittaria* ограничены недолговечностью используемых для клональной экспансии столонов (van Drunen, Dorken, 2012). В таком случае, по мнению W.E. van Drunen и M.E. Dorken (2012) можно ожидать, что инвестиции в генеративное размножение по сравнению с вегетативным, повлияют на величину компромисса между этими двумя типами размножения таким образом, что, компромисс будет наиболее сильным в том случае, если половое и клональное размножение будут конкурировать за ресурсы одновременно. Последнее как раз и наблюдается у представителей *Sagittaria*. Это обусловлено тем, что и генеративное и вегетативное размножение зависят от одного материнского растения.

4.4.8 Плотность популяции клональных гелофитов и ее влияние на их генеративное размножение

У клональных растений генеративное и вегетативное размножение различаются особенностями расселения, то есть по распределению потомства в пространстве (Winkler,

Fischer, 1999). Причем в гомогенных и в гетерогенных условиях оно может существенным образом отличаться, прямо влияя на локальную конкуренцию и увеличивая пространственную неоднородность в популяциях, что создает конкуренцию за ресурсы (Winkler, Fischer, 1999; Kleunen, Fischer, 2003; Wang et al., 2019) и оказывает влияние на распределение биомассы и половую изменчивость особей (Ackerly, Jasienski, 1990; Dorken, Pannell, 2008; Wang et al., 2019).

При исследовании популяций *S. emersum* и *S. microcarpum* с разной плотностью рамет, нам не удалось выявить достоверного различия числа рамет, перешедших в генеративную фазу развития (цветущих и плодоносящих), по отношению к их общему числу на единицу площади. Хотя, мы полагали, что с увеличением общего числа рамет должно увеличиваться и число цветущих и плодоносящих рамет. Между тем, ранее проведенные исследования на примере гелофита *Sagittaria potamogetifolia* Merr. и гигрогелофита *S. trifolia* L. (структурная организация побеговой сферы этих растения, в целом, повторяет таковую у *S. sagittifolia*) показали, что при низкой плотности особи этих видов тратят больше ресурсов на половое и бесполое размножение (Zou, Wang, 2010; Han et al., 2011; Wang et al., 2019). Кроме того, при низкой плотности особей *S. potamogetifolia* производят больше мужских цветов, в то время как при большей плотности, наоборот, особи производят больше пестичных цветков (Sakai, Sakai, 2003). У *S. trifolia* наоборот, при низкой плотности особей наблюдает общий рост числа пестичных и тычиночных цветков, при этом, масса созревших плодов увеличивается в 98 раз (Han et al., 2011), что, по-видимому, должно быть характерно и для *S. sagittifolia*. При высокой плотности популяции размножение у *S. trifolia*, наоборот, смещается в сторону бесполого способа (Zou, Wang, 2010), в то время как *S. potamogetifolia* – тратит свои ресурсы на половое размножение (Wang et al., 2019), так как данное растение в течение вегетационного сезона активно ветвится, формирует боковые вегетативно-генеративные побеги и лишь осенью, по окончании периода цветения – развивает столоны с клубнями (Liu et al., 2010). Все сказанное говорит о том, что гелофиты могут выстраивать свою репродуктивную стратегию в ответ на изменение плотности растений в популяции.

О том, что рост плотности побегов стимулирует половое размножение за счет увеличения доли цветущих розеток, массы семян и их всхожести свидетельствуют и другие исследования, выполненные на *Pistia stratiotes* и *Ranunculus reptans* (Coelho et al., 2005; van Kleunen et al., 2001). Однако, на примере *Sagittaria trifolia*, экспериментально было показано обратное. Так при увеличении плотности популяций часто наблюдается уменьшение размерных характеристик растений, что способствует более раннему переходу и увеличению инвестиций в вегетативное воспроизведение и снижению затрат на генеративное размножение (Zou, Wang, 2010). Последнее связано с ростом доли тычиночных цветков и уменьшением доли пестичных (Zou, Wang, 2010).

В примерах, приведенных нами, влияние плотности популяции на изменения соотношения вегетативного и полового размножения гелофитов свидетельствует о том, что в данном вопросе нельзя пока сделать однозначный вывод о том, что увеличение плотности растений в популяции влияет на рост доли полового размножения. Возможно, такой результат связан с особенностями тех или иных жизненных форм. Между тем, в большинстве исследований (в том числе на примере некоторых растений вод) делается вывод о том, что с увеличением плотности особей доля вегетативного размножения (по сравнению с половым) снижается. При этом, в условиях низкой плотности полуляций наиболее часто считается, что активность вегетативного и генеративного размножения будут увеличиваться с ростом размера растений (Samson, Werk, 1986; Weiner, Thomas, 1986; Coelho et al., 2005).

4.4.9 Адаптивность вегетативных структур к перенесению неблагоприятных факторов среды (зимовка)

При рассмотрении соотношения клональной и генеративной репродукции необходимо брать во внимание характер зимовки растений. Так, по мнению C.G. Eckert et al. (2016) в пользу усиления компромисса между двумя типами размножения (клональным и половым) говорит то, что гелофиты, по сравнению с гидрофитами, нуждаются в накоплении большого объёма питательных веществ в специализированных органах (корневищах, клубнях, клубнелуковицах) для переживания неблагоприятных сезонных условий. Вегетативные диаспоры целого ряда гидрофитов (*Myriophyllum, Utricularia, Potamogeton, Hydrocharis* и др.), нередко сохраняются в виде небольших и мобильных клональных пропагул – турионов. Подобные структуры отмечены и для некоторых видов гелофитов (например, у *Caldesia grandis*). По-видимому, меньший расход питательных веществ на формирование турионов обеспечивает растениям больший компромисс между вегетативным и половым размножением. Это, в том числе, связано с тем, что турионы могут фотосинтезировать, по сравнению, например, с корневищами (например, у *Butomus umbellatus* и *Schoenoplectus lacustris*) или столонно-клубневым комплексом (например, у *Sagittaria sagittifolia*), требующими накопления существенного объема питательных веществ для обеспечения выживания растения в зимний период.

Отметим, что все усилия растения для дальнейшего возобновления будут напрасны, если турионы, клубни или иные потенциальные диаспоры вегетативного размножения и возобновления растений водоемов и водотоков после перезимовки попадут в неблагоприятные условия. В этом отношении некоторые гигрогелофиты оказались более приспособленными. Так, например, клубнелуковицы гигрогелофита *Bulboschoenus maritimus* могут оставаться в состоянии покоя в течение нескольких лет при наличии неблагоприятных условий (высокий уровень или

высокая соленость воды) для развития (Hroudová, Zákravský, 1995). Заметим, что на 1 м^2 *B. maritimus* может формировать до 290 клубнелуковиц (Смиренский, 1952).

Необходимо заметить, что успешная перезимовка вегетативных диаспор не говорит об их благополучном прорастании. Как показывают эксперименты, на прорастание клубней гигрогелофита *Sagittaria trifolia* (также, как и на прорастание семян), накладывает отпечаток преобладание того или иного участка светового спектра. Так прорастание клубней указанного выше вида было более эффективным под синей и прозрачной пленками, по сравнению с зеленой, красной и желтой (Han, Ryang, 1992). Возможно, такая же реакция клубней на тот или иной световой спектр должна быть характерна и, например, для *S. sagittifolia*. Наиболее оптимальными для всхожести клубней *S. trifolia* следующие показатели: температура – от 25 до 30°C, высокая освещенность, pH почвы – 6,0 и 7,0, глубина воды – от 0 до 3–5 см (Han, Ryang, 1992).

4.4.10 Зависимость генеративного и вегетативного размножения от факторов окружающей среды

Адаптивное значение механизмов вегетативного размножения, зависит от экологических особенностей местообитаний, занимаемых тем или иным растением. Так, в глубоководных условиях генеративные органы у растений могут не развиваться, а проростки нередко погибают (Hutchinson, 1975, Grace, 1993). Поэтому в таких условиях у растений вод нередко превалирует вегетативное размножение. Например, популяции *Sagittaria sagittifolia* и *Alisma gramineum* обитающие на глубинах более 1,5–1,8(2,0) м стерильны и размножаются только вегетативным путем (Glük, 1905; Смиренский, 1952; Дубына и др., 1993; Hroudová et al., 2004). На примере *Schoenoplectus lacustris* показано, что на оптимальной глубине (0,2–0,8 м) число соцветий, развивающиеся на вертикльных побегах – стрелках достигает 100 цветков, в то время как на больших глубинах преобладет клональное размножение, а соцветия на побегах не развиваются или представлены числом цветков менее 30 (Смиренский, 1952). Все сказанное в полной мере характерно и для других видов гелофитов (например, для *Sparganium*). Превалирование вегетативного размножения в указанных случаях связано с тем, что цветение погруженных в воду популяций гелофитов часто требует значительных инвестиций в генеративную сферу для выхода ее над водой либо на поверхность воды (Sculthorpe, 1967; Pollux et al., 2007a).

По мнению L. Li et al. (2018) рост доли вегетативного размножения в глубокой воде можно объяснить меньшей доступностью света на большой глубине, что может препятствовать или ограничивать переход меристем к генеративной репродукции. Поэтому компромисс в данном случае часто смещается в сторону вегетативного размножения. Подобное было отмечено как среди гидрофитов (*Vallisneria spinulosa* – по: Li et al., 2018), так и гигрофитов (*Ranunculus reptans* – по: van Kleunen et al., 2001). Однако погружение в воду может подавлять не только половую

репродукцию, но и, частично, вегетативное размножение. Так, например, было показано, что с возрастанием глубины произрастания у гелофитов (*Scolochloa festucaceae, Phragmites australis, Typha glauca, T. latifolia* и *T. domingensis, Schoenoplectus lacustris*) наблюдается снижение плотности и длины побегов, а также их надземной, подземной и общей биомассы (Grace, 1989; Squires, van der Valk, 1992; Kirkman, Sharitz, 1993). Увеличение глубины воды также способствовало снижению общего и компонентного (корень, стебель, лист) сухого веса и числа побегов у *Zizania aquatica*, а также снижало репродуктивные функции (Stevenson, Lee, 1987).

Отметим, что повышение уровня воды до некоторого предела все же может оказывать стимулирующий эффект на генеративное размножение. Так, на например *Zizania latifolia* было показано, что при увеличении уровня воды с 0,2–0,25 до 0,5 и 1,0 м не только возрастает продолжительность цветения популяций этого вида, но и наблюдается рост доли генеративных побегов, а, следовательно, и увеличение производства семян (Wang et al., 2014). При этом, увеличение уровня воды до 1,0 м не оказывает существенного влияние на характеристики общей биомассы растений (Wang et al., 2014). Однако, негативное воздействие на рост растений будет наблюдаться при повышении уровня воды выше некоторого критического предела и увеличения времени затопления. Так, например, увеличение уровенного режима до некоторых пределов также может способствовать перераспределению биомассы в пользу превалирования полового размножения у гигрогелофита *Bolboschoenus maritimus* (Lieffers, Shay, 1981). Однако, дальнейший рост уровня и увеличение его продолжительности способствует снижению плотности и длины побегов, а также их надземной, подземной и общей биомассы (Алексеев, 1995). Указанная особенность обусловлена уменьшением общей биомассы из-за низкой доступности света (Zhang et al., 2020), а также нарушением дыхания растений.

Частые изменения водного режима и продолжительные засушливые фазы (например, во временных водоемах и водотоках), напротив, создают сдвиг в сторону полового размножения. Подтверждением этого служат исследования R. Vitalis et al. (2002) и W. Higgisson et al. (2022), проведенные с гигрогелофитами *Eleocharis acuta, Marsilea drummondii* и *M. strigosa*. Вместе с тем, обильное цветение популяций гелофитов в условиях сильного обсыхания, не всегда позволяет говорить о получении с этих растений хорошо вызревших семян. Так, например, Н. Л. Чугунова-Сахарова (цит. по: Смиренский, 1952) показала, что обсыхание грунта в зарослях лотоса (с конца июля по начало августа) способствовало его сильному цветению, однако зрелые семена на растениях почти отсутствовали.

Скорость течения также влияет на репродуктивные функции гелофитов. Например, в популяциях *Sparganium emersum*, растущих в реках с быстрым течением (по сравнению с медленно текущими – менее 0,7 м/с), производство соцветий резко снижается (Pollux et al., 2007a). Подобное характерно и для других видов гелофитов. Например, по данным

А.А. Смиренского (1952) при глубине 1,0 м и скорости течения около 0,2 м/с *Sagittaria sagittifolia* не образует соцветий, а у *Schoenoplectus lacustris*, в условиях сильного течения, вертикальные побеги-стрелки практически не образуются, а если и образуются, то наиболее часто они оказываются стерильными. В перечисленных случаях функциональная эффективность генеративных структур, также может быть подавлена.

Условия освещения таже влияют на вегетативное размножение. Так, на примере гигрогелофита *Sagittaria trifolia* установлено (Yamakawa, 1999), что разница в интенсивности освещения между более равнинными участками и другими местообитаниями (например, в горных районах) приводит к дифференциации реакции на затенение при образовании клубней. Так при высокой (75%) освещенности была показана максимальнальная продуктивность клубней. При этом условия освещения, благоприятные для хорошего образования семянок, не показали чёткой связи с условиями окружающей среды места сбора образца (Yamakawa, 1999). Отметим, что для *S. trifolia* зеленый участок спектра был также наименее эффективным для увеличения количества и сырого веса сформированных клубней по сравнению с естественным (Han, 1993). Подобное, как нам кажется, должно быть характерно и для гелофита *S. sagittifolia.*

О зависимости компромисса между половым и клональным размножением от конкретных экологических факторов отмечено в работе китайских исследователей (Wu et al., 2022б). Так, высокое общее содержание фосфора в грунтах положительно влияет на вегетативное размножение у гелофита *Hippuris vulgarus* (Wu et al., 2022б). Китайскими исследователями также было показано, что высокое общее содержание азота (и вообще внесение удобрений) увеличивает репродуктивный рост и половое размножение гигрогелофита *Sagittatia trifolia* (Han, 1993; Huang et al., 2002). На примере гелофитов *Hippuris vulgarus* и *Phragmites australis* установлено, что увеличение концентрации соли в воде, в разной степени, ингибирует их физиологическую активность и рост, соленость воды также отрицательно влияет на половое размножение (Asaeda et al., 2003; Wu et al., 2022б; Guan et al., 2023).

Влияние условий среды на половую и вегетативную репродукцию продемонстрировано и на примере гидрофитов. Так, например, высота над уровнем моря (особенно на высоте 5400 м), также, как и низкое содержание в грунтах общего азота и фосфора, способны ограничивать половое размножение у представителей *Myriophyllum* sp.; отрицательная связь между годовой температурой и генеративным размножением выявлена для *Stuckenia filiformis*, то есть высокая температура отрицательно влияет на половое размножение этого растения (Wu et al., 2022б).

Смещение в сторону вегетативного размножения может быть вызвано комплексом экологических факторов, таких как снижение концентрации растворенного кислорода, повышение концентрации нефтепродуктов, хлорорганических соединений и поверхностно активных веществ. На примере гелофита *Sagittaria sagittifolia* показано (Сидорский и др., 1984;

Сидорский, 1995), что указанные факторы негативно сказываются на половой структуре соцветий. Последнее находит отражение в сокращении числа модификаций простых и сложных соцветий (в том числе снижении числа мутовок в составе соцветия), в существенном снижении доли растений со сложным соцветием, в соотношении пестичных и тычиночных цветов (Сидорский и др., 1984; Сидорский, 1995). Так, например, рост количества растворенного кислорода в воде приводит к сдвигу в соотношении цветков в мужскую сторону, а рост содержания в воде нефтепродуктов и поверхностно-активных веществ, способствует сдвигу половой дифференциации растений в женскую сторону (Сидорский и др., 1984). На примере *Phragmites* установлено, что низкая доступность кислорода, характерная для заболоченных почв, ограничивает его рост и вегетативное размножение (Amsberry et al., 2000).

Из всего сказанного выше следует, что на распределение ресурсов между половым и бесполым размножением влияет целый ряд факторов, среди которых генетический фактор, репродуктивная изоляция, фактор продолжительности жизни, внутри- и межвидовой конкуренции и, непосредственно, условия окружающей среды и др. Следует признать, что мы по-прежнему очень мало знаем о способах и факторах, регулирующих баланс между вегетативным и генеративным размножениями, так как для разных видов они могут быть взаимоисключающими.

Заключение по Главе 4

Как было показано выше, оценка репродуктивных особенностей того или иного вида является важным показателем его жизнеспособности. Поэтому анализ семенной продуктивности, особенностей прорастания семян и факторов, влияющих на него, а также оценка стратегий их рассеивания, остаются чрезвычайно важными направлениями работ по биологии видов.

Анализ показателей семенной продуктивности гелофитов, как нам удалось убедиться, достаточно высок и достигается, главным образом, в результате итеративного ветвления их побеговой системы, что часто позволяет им в течение вегетационного периода формировать целый ряд вегетативно-генеративных побегов замещения разных порядков ветвления и обеспечивать растянутое во времени созревание семян. На показатели семенной продуктивности сильное влияние оказывают особенности морфологии соцветий (степень их разветвленности, соотношение числа пестичных и тычиночных цветков или соцветий на генеративном побеге), стабильность факторов окружающей среды (от которых зависит качество опыления цветков) и наличие насекомых вредителей (от которых зависит доля нормально вызревших семян). При этом, как правило, растениями закладывается гораздо большее число семязачатков, чем

формируется нормально развитых семян. Отметим, что все сказанное характерно не только для гелофитов, на и для представителей других экологических групп растений вод.

Результаты работы по оценке жизнеспособности и роли факторов, влияющих на прорастание семян гелофитов показывают, что на увеличение показателя конечного прорастания (или лабораторной всхожести) благоприятное влияние оказывает влажная холодная стратификация. Неслучайно А.М. Овеснов (1965, с. 12) применительно к семенам гигро- и гидрофильных злаков (как и, собственно, к семенам других представителей водных и прибрежно-водных растений), писал, что те «…характеризуются в целом длительным и глубоким покоем, для преодоления которого обязательна влажная среда и соответствующая температура…». Это обусловлено тем, что именно в таких условиях происходит естественное семенное размножение таких растений. Наряду с этим, сочетание стратификации с различными методами скарификации способствует ускоренному выходу семян из состояния покоя, что ведет не только к увеличению показателя конечного прорастания, но и уменьшению лаг-времени и периода прорастания. По характеру предпосевной обработки гелофиты близки как к гидрофитам, так и гигрогелофитам.

Анализ литературы показывает, что у гелофитов преобладает физиологический (эндогенный) тип покоя, характеризующийся разной глубиной. При этом, для некоторых видов (представители рода *Sparganium*, а также *Alisma plantago-aquatica*) отмечен комбинированный тип покоя, связанный с сочетанием экзо- и эндогенного типа покоя. Глубина покоя семян может варьировать не только на уровне вида, но и на уровне той или иной таксономической группы. Так, по нашему мнению, если в первом случае на покой семян существенное влияние могут оказывать географические и природно-климатические факторы (в том числе природные условия конкретного вегетационного сезона), то во втором – разнообразие типов плодов и семян. Характер биологического покоя семян гелофитов, с нашей точки зрения, наиболее близок к представителям гигрогелофитов и гигрофитов, для большинства которых свойственен физиологический (эндогенный) покой или сочетание морфологического и физиологического типов покоя.

По показателю биологической стойкости к хранению в условиях влажной холодной стратификации, семена гелофитов, в своем большинстве, следует относить к мезобиотическим (классиф. по: Юарт, 1908 – цит. по: Крокер, 1950). В качестве исключения отметим *Nelumbo,* орешки которых относятся к макробиотическим семенам, с продолжительностью жизни от 15 и более лет. Как показывают приведенные нами в работе данные, как среди различных видов гелофитов, так и представителей близких к ним экологических групп растений вод, показатель биологической стойкости семян сильно варьирует. Отметим, что никто специально не занимался изучением порога биологической стойкости семян водных и прибрежно-водных растений, поэтому показанные нами данные из литературы (в том числе и результаты наших исследований

по *Sparganium*) лишь приблизительны и, по-видимому, несколько занижены. Объяснением этому может служить довод в пользу того, что длительность жизни семян напрямую зависит от периода сбора, физико-географических и природно-климатических условий той или иной местности, общего жизненного состояния растений и, конечно же, условий хранения.

Сведения по температурному режиму прорастания семян различных видов гелофитов и видов, близких к ним экологических групп растений вод показывает, что они обладают широким диапазоном, в котором семена могут прорастать. Однако оптимум температур для прорастания часто лежит в пределах +15…+25(30) ºС. Причем у тропических и субтропических видов оптимальный режим прорастания находится в более узких пределах – +25…+35 ºС. Существуют данные о том, что в ряде случаев температурные колебания способствуют прорастанию семян (Morinaga, 1926; Prausová et al., 2013). Стоит отметить, что высокая всхожесть семян может быть также обеспечена не сколько колебанием температурного режима непосредственно в процессе эксперимента по прорастанию[38], сколько изменением температурного режима хранения семян (Prausová et al., 2013).

Более высокие показатели конечного прорастания семян растений различных экологических групп растений вод на свету (по сравнению с таковыми в темноте) указывают на важность света для прорастания семян. Причем нередко высокие значения показателя конечного прорастания отмечаются именно при смене режима освещенности (свет/темнота), что часто используется в экспериментах. Влияние глубины воды на прорастание семян гелофитов показывает, что в лабораторных условиях они способны хорошо прорастать в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге. Последнее обеспечивает высокую влажность воздуха. В природе, по-видимому, наоборот, оптимальной для прорастания семян и сохранения жизнедеятельности проростков является глубина воды менее 5 см. Гидрофиты способны прорастать на больших глубинах, в то время как семена гигрогелофитов и гигрофитов прорастают на влажном грунте. В связи с тем, что семена гелофитов (как и гидрофитов) обычно прорастают в воде (обычно они еще погружены в грунты) они способны выдерживать условия гипоксии, хотя и при снижении показателя конечного прорастания. При этом, гигрогелофиты и гигрофиты, наоборот, предпочитают аэробные условия. Отметим, что согласно L.H. Fraser et al. (2014), те виды, которые могут прорастать при концентрации кислорода менее 1%, имеют весомое конкурентное преимущество перед видами, семена которых не прорастают в условиях гипоксии. В этом смысле в условиях обводнения гелофиты должны иметь значительное

[38] Так, например, температурные колебания (день/ночь) в процессе прорастания не требуются для семян гелофита *Alisma gramineum*, прошедших ранее стратификацию (Hroudová et al., 2004), в то время как на прорастание семян *Zizania aquatica*, переменные температуры, наоборот, могут оказывать положительный эффект (Simpson, 1966).

преимущество перед гигрогелофитами и гигрофитами и меньшее преимущество, либо близкое к равноценному, с гидрофитами. Последнее может быть обосновано наличием у целого ряда гидрофитов в природных условиях (без скарификации) относительно низких показателей прорастания (Muenscher, 1936; Prausová et al., 2013; Zhao et al., 2017). Важно, что указанные выше факторы, участвующие в инициации процесса прорастания семян, не работают по отдельности.

Оценивая особенности распространения плодов и семян гелофитов показано, что у них широко распространена полихория. На основе комбинаций и преобладания того или иного способа рассеивания для гелофитов показано четыре стратении рассеивания генеративных диаспор (стратегии по: Sádlo et al., 2018) – Lycopodium, Phragmites, Sparganium и Wolffia типы. Однако все эти типы стратегий объединяет одно – наличие этапа гидрохорного распространения и, соответсвенно, широкого спектра адаптаций к нему. Одной из таких адаптаций является наличие бимодальной плавучести, отмеченной у ряда видов *Sparganium*, благодаря которой достигается два варианта стратегии рассеивания – на короткие и длинные расстояния. Гидрохория также имеет важное значение и при рассеивании вегетативных диаспор гелофитов. Как правило, у представителей этой группы (в отличие от гидрофитов), гидрохорному распространению наиболее часто подвергаются фрагменты корневищ (а иногда и целые участки вегетативных побегов, что сближает гелофиты с некоторыми видами гидрофитов (Перлова, 1930; Pollen-Bankhead et al., 2011)), дальность плавания которых (как, собственно и генеративных зачатков) также зависит от меандрирования и особенностей зарастания русла реки, а также глубины воды и скорости течения. Адаптивным механизмом к длительному плаванию вегетативных фрагментов гелофитов служит, обычно, наличие значительного объема аэренхимы.

Анализируя имеющуюся в нашем распоряжении информацию о соотношении генеративного и вегетативного размножения, следует указать на то, что многие исследователи по-прежнему пренебрегают целым рядом важных особенностей, нашедших отражение в адаптивной эволюции клональных растений. Среди них, например, возможное превосходство молодых особей над взрослыми (или наоборот), клональная интеграция, сезонная динамика роста, особенности окружающей среды (в том числе дискретность водных местообитаний, соотношение периода обводнения и осушения) и структура метапопуляций (Winkler, Fischer, 1999; You et al., 2013; Higgisson et al., 2022). В исследованиях часто не учитывается тот факт, что естественный отбор действует в первую очередь на приспособленность целых организмов, а не их составные части (например, отдельные монокарпические побеги) (van Drunen, Dorken, 2012). Поэтому, в литературе до сих пор нет универсальных методик определения соотношения клонального и полового размножения.

Трудно не согласиться с мнением C.G Eckert et al. (2016) в том, что во всех проведенных ранее экспериментах по выявлению соотношения генеративного и вегетативного размножения

растений на сегодняшний день сравнивается успех спаривания и сексуальная приспособленность клональных и не клональных форм роста, что, не совсем правильно. Так, если у не клональных форм весь потенциал вегетативной сферы нацелен на получение максимального показателя половой репродукции, то у клональных растений, наоборот – на увеличение половой репродукции в разы. Прежде всего это осуществляется за счёт силлептического ветвления (без периода покоя), снижения интенсивности местной конкуренции за ресурсы уже только что вновь формируемых (van Drunen et al., 2015) и частично омоложенных рамет. Важно понимать, что уже на начальных фазах развития боковые побеги клональных растений способны использовать не только корневую систему и фотосинтезирующий аппарат материнского побега (посредством клональной интеграции), но и свои корневую систему и фотосинтезирующий аппарат. Кроме того, в исследованиях, призванных обсудить соотношение полового и клонального размножения, следует учитывать, что все усилия, потраченные на генеративную репродукцию у клональных растений вод, часто не окупаются из-за низкой всхожести либо гибели основной массы растений уже на стадии проростка. Поэтому именно способность к клональному размножению, наряду с половой генерацией, усиливает надежность и эффективность размножения растения, особенно при перенесении им неблагоприятных условий (Levin et al., 2003; Лапиров, 2012а, б), что успешно показано нами на примере гелофитов.

ГЛАВА 5: АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ОНТОГЕНЕЗА И МОРФОГЕНЕЗА ГЕЛОФИТОВ

Исследования онтогенеза и морфогенеза позволяют установить механизмы адаптации растений, обеспечивающие их длительное существование в разнообразных растительных сообществах под влиянием различных внешних факторов (Смирнова, 1976; Головацкая, 2016; Савиных, Черемушкина, 2018). Последние играют важнейшую роль в формообразовании в процессе индивидуального развития (Головацкая, 2016; Савиных, Черемушкина, 2018). Так, не случайно А.П. Хохряков (1981а, б) отмечал, что различные фазы и этапы онтогенеза неразрывно связаны с изменением жизненной формы растения. Поэтому в данной главе представлены и обобщены данные по различным аспектам онтогенеза и морфогенеза гелофитов с целью выявления всего разнообразия типов и путей их реализации, что важно для понимания и оценки их адаптивного потенциала.

5.1 Онтогенез и его адаптивные особенности

Исследование гелофитов показывает, что разнообразие типов и путей их онтогенеза может быть, прежде всего, связано с вегетативной подвижностью растений (Лапиров, 2010), типом модели побегообразования и, в гораздо меньшей степени, с продолжительностью жизни генет и рамет. Исходя из этого мы можем говорить об особенностях онтогенеза разных таксономических групп растений, входящих в состав одной экологической группы – гелофиты.

Разнообразие и взаимосвязь типов онтогенезов с адаптивными особенностями, сформировавшимися у различных видов гелофитов в процессе эволюции, проанализированы нами с нескольких наиболее важных позиций (см. ниже).

5.1.1 Вегетативная подвижность – одна из основных составляющих разнообразия типов онтогенеза гелофитов

Как мы отмечали ранее, основой для выделения трех основных типов биоморф (моноцентрической, явно- и неявнополицентрических) и изменений их в онтогенезе являются «…особенности размещения в пределах особи корней, побегов и почек возобновления …» (Смирнова и др., 1976, с. 28).

Среди гелофитов – однолетников, отмечены как моноцентрические (например, *Zizania aquatica*, обладающая симподиальной полурозеточной моделью побегообразования), так и явнополицентрические растения (например, *Monochoria korsakowii* с симподиальной длиннопобеговой моделью) В соответствии с классификацией типов онтогенеза (по:

Жукова, 1988, 1995а), в оптимальных условиях местообитания для них характерен надтип I (полный онтогенез осуществляется в пределах одного поколения особи генеративного происхождения), А-тип, А1-подтип. Особенность таких растений – отсутствие постгенеративного периода (Жукова, 1988, 1995а), поскольку в сезонном климате они полностью отмирают после заморозков. При этом, если *Monochoria vaginalis* и *M. korsakowii* обладают явнополицентрической вегетативно подвижной биоморфой, то с *Zizania aquatica* дела обстоят сложнее. Особи *Z. aquatica*, растущие на мелководьях или в периодически обсыхающих местообитаниях, являются моноцентрическими. Здесь на базе материнского побега формируется однолетний парциальный куст, развивающийся из пазушных почек, располагающихся в узлах розеточной части материнского побега (подробнее см. подраздел 3.1.1.2). Моноцентрическими остаются и особи, растущие на глубине (побеги нарастают моноподиально и формируют терминальное соцветие (ветвление побега мы не наблюдали). Однако, в последнем случае, отступление воды и полегание цветоносного побега на влажный грунт приводит к его укоренению в узлах и последующему развитию из их пазушных почек ветвящихся вегетативно-генеративных побегов (Ferren, Good, 1977; Беляков и др., 2025а). В результате этого процесса формируется неявнополицентрическая биоморфа.

Для многолетних видов гелофитов, также, как и для малолетников вегетативного происхождения, может быть характерен как надтип онтогенеза I, так и надтип II (осуществляется в ряду поколений вегетативно возникших особей). В данном случае отнесение к тому или иному надтипу может зависеть не только от длительности жизни особи и степени вегетативной подвижности, но и от модели побегообразования растения. Так у вегетативно-подвижных неявнополицентрических короткокорневищных – малолетника *Butomus umbellatus* и многолетника *Schoenoplectus lacustris* онтогенез проходит по II надтипу, Г типу (Лелекова, 2006; Лапиров, 2010) $Г_2$ подтипу. В то же время у вегетативно-неподвижных моноцентрических растений, таких как многолетник *Alisma plantago-aquatica* и одно- либо двулетник (малолетник) *A. gramineum,* характерен онтогенез надтипа I (Лапиров, 2010, 2012а, б). При этом, для *A. plantago-aquatica*, у которой на четвертом году жизни может наблюдаться постгенеративный период, характерен тип онтогенеза Б (Лелекова, 2009; Лапиров, 2010), в то время как для *A. gramineum* – у которой отсутствует не только постгенеративный период, но и вегетативное размножение, характерен А-тип А1-подтип онтогенеза (как и в случае с однолетними видами гелофитов) (Лапиров, 2010). У вегетативно-подвижных явнополицентрических гелофитов, *Sagittaria sagittifolia*, онтогенез проходит по II надтипу, Д-типу (Лелекова, 2009; Лапиров, 2010). Это связано с тем, что данное растение – вегетативный однолетник, онтогенез вегетативных потомков которого проходит на базе ежегодно формирующихся специализированных диаспор (клубней), после формирования которых материнское растение прекращает свое существование.

По-видимому, аналогичный тип онтогенеза характерен и для полурозеточного малолетника вегетативного происхождения *Sagittaria potamogetonifolia*, у которого столоны с клубнями образуются только после периода цветения (Liu et al., 2010). При этом в течение всего вегетационного сезона у этого растения из пазушных почек розеточного участка побега, вместо столонов и клубней на них, развиваются розеточные побеги, образующие корни и быстро переходящие к цветению. В результате активного ветвления в течение вегетационного сезона формируется достаточно плотный парциальный куст, развитие которого ведет не только к росту ассимилирующей поверхности растения, но и увеличению семенной продуктивности (с мая по октябрь растение формирует 3–12 рацемозных соцветий (Liu et al., 2010)). Судя по ранее описанному онтогенезу аналогичный тип (Д-тип) характерен и для полицентрического полурозеточного малолетника вегетативного происхождения *Nelumbo komarovii*, возобновление вегетативных потомков которого происходит за счет клубневидных структур, особенно в конце первого года развития особи семенного происхождения (Хроленко и др., 2019). По-видимому, это же характерно и для *N. nucifera* (Савиных и др., 2020). Однако, учитывая то, что морфологическая целостность особи *N. nucifera* может сохраняться не более двух лет (Савиных и др., 2020), то есть сохраняется возможность зимовки подземной побеговой системы в целости, то возможно следует отнести онтогенез этого растения к Г-типу. К II надтипу Г-типу Г2-подтипу онтогенеза относятся полицентрические длиннопобеговые – многолетник *Phragmites australis* и малолетники *Hippuris vulgaris, Scolochloa festucaceae*, а также все полицентрические полурозеточные малолетники – представители рода *Sparganium* и полицентрические полурозеточные многолетники – *Typha latifilia, T. angustifolia* (Мавродиев, 1997; Соловьева, Лапиров, 2013) и *Zizania latifolia* (Соловьева, Лапиров, 2013).

5.1.2 Онтогенез и его особенности, влияющие на жизненную стратегию гелофитов

Нами, как и рядом авторов (Савиных, 2003а, б; Лапиров, 2010, 2012а, б) отмечено, что именно степень вегетативной подвижности обуславливает особенности индивидуального развития растений водоемов и водотоков, приводя их к разной степени специализации и адаптации. Отсюда, не случайно, что по видовому разнообразию типов онтогенезов среди гелофитов лидирует группа явнополицентрических растений (по сравнению с неявнополицентрическими и моноцентрическими). Так явнополицентрические виды гелофитов демонстрируют тенденцию к формированию большого числа соединенных между собой (при помощи специализированных побегов – коммуникационных корневищ, столонов и т.д.) центров разрастания, в которых сосредоточены корни, почки и побеги возобновления (Смирнова и др., 2002; Савиных и др., 2015; Савиных, 2019). Именно за счет этого резко возрастает автономность вновь формируемых побегов и их систем. У этих растений основные жизненные потенции

направлены как на расширение популяции за счет итеративного ветвления, что способствует занятию новых (прилегающих к популяции), так и удержание уже ранее занятых территорий (Лапиров, 2010, 2012а, б; Савиных и др., 2015; Савиных, 2019). Причем, при разрастании популяций у явнополицентрических видов появляются большие возможности по приобретению локально распределенных богатых ресурсов, которые растение способно перенаправить на формирование генеративной сферы. При этом, у этих растений усиление вегетативной подвижности также связано с возможностями фрагментации корневищ. Вегетативное размножение у явнополицентрических растений превалирует над генеративным, несмотря на реализацию некоторыми видами, в течение вегетационного сезона, большого числа монокарпических генеративных побегов.

У явнополицентрических видов гелофитов онтогенез особей семенного происхождения, как правило, неполный, и заканчивается полной ранней специализированной дезинтеграций, нередко осуществляющейся при достижении растением виргинильного или молодого генеративного возрастного состояния. Уже после дезинтеграции онтогенез особи осуществляется в ряду сменяющих друг друга вегетативно возникших потомков (рамет), онтогенез которых является сокращенным. Таким образом, для большинства гелофитов (как и для других групп водных растений), размножающихся, преимущественно, вегетативным путем, в большей степени свойственно сочетание неполного и сокращенного типов онтогенезов (Савиных, 2003а, б). Сказанное выше характерно, например, для представителей рода *Sparganium, Nelumbo komarovii, Sagittaria sagittifolia* (Лапиров, 2010; Беляков, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019; Хроленко и др., 2019). Однако, если у двух последних видов онтогенез заканчивается отмиранием материнского побега после формирования вегетативных диаспор – клубней либо клубневидных структур (Хроленко и др., 2019; Лапиров, 2010), то у *Sparganium* дезинтеграция происходит при разрушении геофильных коммуникационных корневищ монокарпических побегов, завершивших фазу плодоношения. Причем здесь явно выделяется период вторичной деятельности[39] у розеточных участков монокарпических побегов, так как они отмирают в течение следующего вегетационного сезона (Беляков, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019). При этом, наличие мелких клубневидных структур (терминальных и пазушных) на корневищах у представителей подрода *Xanthosparganium* не играет важной роли в возобновлении побеговых систем в весенний период, в то время как у представителей подрода *Sparganium* – наоборот. Однако, здесь важно

[39] Наличие фазы вторичной деятельности побега или его части характерно не только для *Sparganium*. Так, например, в весенний период формирование надземных побегов у гелофита *Scolochloa festucaceae* наблюдается благодаря развитию пазушных почек прошлогодних корневищ. У *Phragmites australis*, растущего в субтропиках Ближнего Востока (в отличие от растений в умеренном климате), многие его стебли после плодоношения не отмирают, а продолжают вегетировать (Нухимовский, 2002).

подчеркнуть, что в отличие от вегетативных однолетников клубневидные структуры длительный период остаются связаны с материнскими побегами живыми коммуникационными корневищами. Отметим, что наличие клубней и клубневидных структур значительно усиливает надежность и эффективность вегетативного размножения и возобновления, а также способствует перенесению неблагоприятных условий окружающей среды (Лелекова, 2009; Лапиров, 2012а, б). У *Typha latifolia T. angistifolia*, *Glyceria maxima*, *Hippuris vulgaris*, *Scolochloa festucaceae*, *Phragmites australis* и *Zizania latifolia* клубни отсутствуют. При этом, у первых трех видов побеговые системы формируются также, как и у представителей рода *Sparganium* и образованы разновозрастными вегетативно-генеративными и вегетативными побегами. У двух последних видов – побеговые системы сформированы на базе моноциклических удлиненных анизотропных монокарпических побегов и побегов с неполным циклом развития, надземная часть которых отмирает в осенний период (Лелекова, 2009; Беляков и др., 2025а). Однако, у этих видов наблюдается способность к еще большей интенсификации вегетативной подвижности, связанной с увеличением площади ассимилирующей поверхности (Беляков и др., 2025а). Эта способность осуществляется не только за счет типичного вегетативного размножения при помощи фрагментации корневищ, но и в результате полегания надземной части побегов (плетей), боковые почки которых, располагающиеся в пазухах ассимилирующих листьев, способны формировать ортотропные и анизотропные побеги с последующим их укоренением в узлах (Дубына и др., 1993; Лелекова, 2009; Packer et al., 2017; Беляков и др., 2025а). Такая особенность характерна и для глубоководных форм однолетнего гелофита *Zizania aquatica* (Ferren, Good, 1977; Беляков и др., 2025а), а также для некоторых видов гигрогелофитов (Савиных, Мальцева, 2008; Мальцева, 2009). Отметим, что помимо увеличения ассимилирующей поверхности развитие пазушных почек на полегшем цветоносе способствует кратному увеличению репродуктивной способности целого растения (Савиных, Мальцева, 2008; Беляков и др., 2025а) и, по нашему мнению, должна рассматриваться как преадаптация к специфическим условиям обитания (Беляков и др., 2025а).

У мало вегетативно-подвижных неявнополицентрических растений, таких как *Butomus umbellatus* и *Schoenoplectus lacustris*, онтогенез особи генеративного происхождения также очень краток (Лапиров, 2010). Процессы возобновления, размножения и занятия территории осуществляются за счет плагиотропного роста моноподиально нарастающего ветвящегося корневища (Лелекова, 2009; Лапиров, 2010, 2012а, б). По мнению А.Г. Лапирова (2012а, б), наличие плагиотропного роста способствует увеличению площади питания и более сильному закреплению побегов в грунте. У перечисленных выше видов также превалирует вегетативное размножение за счет фрагментации корневищ, генеративное размножение, обычно, подавлено (Лапиров, 2010, 2012а, б). Отметим, что розеточные побеги *Butomus umbellatus* отличаются

значительно меньшей продолжительностью жизни (по сравнению с *Schoenoplectus lacustris*), так как их базальные метамеры часто разрушаются на следующий год, что обеспечивает частичную позднюю неспециализированную морфологическую дезинтеграцию.

Alisma plantago-aquatica, *A. gramineum*, а также полупогруженные и наземные формы *Zizania aquatica*, в отличие от полицентрических и неявнополицентрических растений, в процессе индивидуального развития «…демонстрируют тенденцию к формированию компактной биоморфы с невыраженной вегетативной подвижностью…» (Лапиров, 2010, с. 14). Так у *Alisma plantago-aquatica* и *A. gramineum* на базе материнского дициклического побега, путем акросимподиального нарастания, образуются побеги замещения нескольких порядков, формирующие сложные синфлоресценции (Лапиров, 2010, 2012а, б, 2015; Байкова, Мальцева, 2012; Савиных и др., 2015; Савиных, 2019). При этом моноцентричность особи поддерживается образованием большого числа придаточных корней при полной поздней неспециализированной морфологической дезинтеграции. Такая особенность компенсируется высокими показателями семенной продуктивности (за счет акросимподиального нарастания побеговой системы в течение вегетационного сезона, в результате которого на растении формируется до 3–4 соцветий) и активным возобновлением популяций семенным путем (Лелекова, 2009; Лапиров, 2010, 2012а, б; Савиных и др., 2015). Отметим, что если для перечисленных малолетников вегетативного происхождения характерен сокращенный онтогенез генеты, как, например, для *Alisma gramineum*, у которой в природных условиях не отмечалось наличия сенильных и субсенильных особей (Лапиров, 2015), то для однолетних видов – *Zizania aquatica* и *Monochoria*, характерен уже обрывающийся онтогенез генеты. Последнее связано с отсутствием постгенеративного периода, связанного с отмиранием растений в генеративном состоянии в результате воздействия низких температур.

5.1.3 Вегетативное размножение и его адаптационные особенности в онтогенезе гелофитов

Анализируя онтогенез гелофитов с точки зрения роли вегетативного размножения в этом процессе, необходимо, прежде всего, сосредоточиться на обсуждении характера омоложения диаспор (Жукова, 1995а; Смирнова и др., 2002). Рассмотрение онтогенеза с этих позиций «…дает основание говорить об усилении в процессе онтогенеза степени омоложения образующихся рамет…» (Лапиров, 2010, с. 14). Именно характер омоложения вегетативных диаспор, по мнению Л.А. Жуковой (1995а), является фактором, определяющим эффективность процессов вегетативного размножения и характер динамических явлений в ценопопуляциях. И, действительно, у явнополицентрических видов гелофитов и других групп водных и прибрежно-водных растений мы можем наблюдать значительное омоложение рамет до глубокого состояния (ювенильного возрастного) (Савиных, 2003а, б)), что, по-видимому, жестко

генетически запрограммировано (особенно у малолетников вегетативного происхождения). Таким образом именно глубокое омоложение вегетативных диаспор способно обеспечить непрерывность существования популяций растений (Заугольнова, Смирнова, 1978), подобных *Sparganium*. Примером высокой специализации вегетативного размножения у гелофитов, в рамках которой наблюдается значительное омоложение ramet благодаря образованию ювенильных особей из отделяющихся от материнского растения клубней, является *Sagittaria sagittifolia* (Лелекова, 2009; Лапиров, 2010, 2012а, б; Савиных и др., 2015) и, по-видимому, *Nelumbo komarovii* (Хроленко и др., 2019). Отметим, что у таких растений, как правило, не наблюдается переход в сенильное и субсенильное онтогенетические состояния, как это показано это для наземных растений на схемах О.В. Смирновой с соавт. (1976).

У моноцентрических и неявнополицентрических гелофитов, наоборот, наблюдается слабое омоложение ramet (Лапиров, 2010). Омоложение дочерних клонов до ювенильного возрастного состояния достигается некоторыми гелофитами с помощью псевдовивипарии – формирования в соцветиях вегетативных почек (*Caldesia grandis*), либо луковичек (*Butomus umbellatus*) (подробнее см. подглаву 3.2).

5.1.4 Явление поливариантности в онтогенезе гелофитов

Несмотря на наличие для того или иного вида модального пути онтогенеза, в ходе развития растения под влиянием различных биологических и экологических факторов у особей могут наблюдаться различные отклонения и вариации в развитии. В этом проявляется одна из ярких черт онтогенеза, называемая поливариантностью (Смирнова и др., 1976; Жукова, 1995а, 2001). Эта особенность в полной мере свойственна и для гелофитов. Поливариантность может наблюдаться в разных возрастных состояниях онтогенеза, в том числе, уже на ранних этапах развития генеты. Так, например, в осенний период могут сложиться благоприятные условия, при которых семена могут прорастать. При этом такие проростки («выскочки») часто гибнут, не успев накопить необходимый объем питательных веществ. То есть, в данном случае (как, собственно, и у однолетних видов), мы наблюдаем обрывающийся онтогенез генеты. Это явление мы можем наблюдать и весной, когда на первых этапах развития жизнь молодых растений зависит от конкретных условий окружающей среды (например, возврата холодов) и их конкурентных преимуществ в фитоценозах. Так, например, проростки *Zizania aquatica* и *Alisma gramineum* могут погибать при высоком уровне воды в результате гипоксии (Dore, 1969; Stevenson, Lee, 1987; Hroudová, Zákravský, 1998; Moravcová et al., 2001; Лапиров, 2015). По той же причине длительные наводнения способны вызывать гибель имматурных растений *Nelumbo komarovii* (Хроленко и др., 2019). Подобное явление может отмечаться и при повышении уровня воды, когда на растении уже развились воздушные листья (Stevenson, Lee, 1987). Если

повышение уровня воды произойдет на стадии плавающих листьев, когда корни у *Zizania aquatica* еще малочисленны и неглубоко уходят в грунт, то растения могут быть вырваны с корнем из мягких отложений за счет наличия плавающих на поверхности воды листьев (Chambliss, 1940; Stevenson, Lee, 1987). Гибель растения на ранних этапах развития, по-видимому, свойственна для большинства видов водных и прибрежно-водных умеренного пояса, которые в лабораторных условиях при изучении начальных этапов онтогенеза часто погибают уже на стадии проростка (Беляков, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019). Однако, если растениям удается выжить на начальных этапах онтогенеза, это не гарантирует им благополучного прохождения других возрастных состояний. При их прохождении растения нередко сталкиваются с разнообразными проявлениями поливариантности в результате изменения структурной организации растения, способов размножения и темпов развития, характерных для того или иного вида (Глотов, Жукова, 1995; Жукова, 2001; Жукова, Глотов, 2001; Нотов, Жукова, 2019).

Рассмотрим разнообразие надтипов и типов поливариантности в онтогенезе гелофитов:

Надтип I. Структурная поливариантность. Включает в себя морфологический, размерный и анатомический типы поливариантности.

– ***Морфологическую поливариантность*** можно проиллюстрировать у гелофитов на примере особенностей формирования побеговых систем и разнообразия в их структурно-функциональной орнанизации. Так, например, у видов с моноциклическими или озимыми побегами (например, у *Glyceria maxima*), одновременно можно наблюдать удлиненные и полурозеточные побеги (Экзерцева, 1976а), при этом вегетативные побеги часто бывают удлиненными с большим числом листьев по сравнению с генеративными (Серебрякова, 1971а, б). У представителей рода *Sparganium*, наряду с дициклическими побегами, имеются моноциклические, различающиеся в морфологическом и (как и в случае с *Glyceria maxima*) в структурно-функциональном плане. Морфологическая поливариантность может проявляться у гелофитов под воздействием абиотических факторов. Так Ю.А. Хроленко с соавт. (2019) показали, что у проростков *Nelumbo komarovii* скорость роста эпикотиля выше в условиях с температурой ≥ +25ºС (при этом эпикотиль и второе междоузлие выносятся за пределы семени), в то время как при более низких температурах (+18…+20 ºС) этого не происходит. В зависимости от от степени обводненности грунта структура первых листьев у проростков *Alisma plantago-aquatica* и *A. gramineum* изменяется от линейных (при развитии в воде) до дифференцированных на черешок и листовую пластинку (при развитии на суше) (Лапиров, 2014а, 2015). Интересным моментом служито то, что у *A. gramineum* в условиях Респ. Калмыкия, в нижней части базального утолщения в пазухах листьев имеются 2–3 почки, что ранее не было отмечено для растений, формирующихся на мелководных участках Рыбинского

водохранилища (подробнее см. подраздел 3.1.2.1), что также может быть расценено как морфологическая поливариантность.

Морфологическая поливариантность может проявляться в результате способности к трансформации одной структурно-функциональной зоны побега в другую, что резко повышает адаптационные возможности растений в меняющихся условиях окружающей среды (Беляков, Лапиров, 2015). Так, например, у наземных и полупогруженных растений *Zizania aquatica*, почки, располагающиеся на стебле с удлиненными междоузлиями, не развиваются (верхняя зона торможения), а его основная функция – вынос соцветия над травостоем. В то время как у погруженных форм, эта часть побеговой системы может полегать при снижении уровня воды и укореняться в узлах, а из пазушных почек развиваются побеги (Ferren, Good, 1977). В этом случае стебель с удлиненными междоузлиями меняет функцию верхней зоны торможения на зону обогащения, которая увеличивает ассимилирующую поверхность и биомассу растения и усиливает его репродуктивную функцию. Отметим и то, что проявлением морфологической поливариантности может являться и смена жизненной формы растения (Жукова, Глотов, 2001). Так, если в первом случае *Z. aquatica* – вегетативно-неподвижное моноцентрическое растение, то во втором – уже явнополицентрическое. Отметим, что полегание надземных побегов и укоренение их в узлах характерно для *Phragmites australis* (Дубына и др., 1993; Лелекова, 2006; Packer et al., 2017), *Scolochloa festucaceae* (Беляков и др., 2025а) и некоторых представителей рода *Sparganium*. У последних, почки, располагающиеся в узлах участка побега с удлинёнными метамерами (который расположен между розеточным участком монокарпического побега и его соцветием), обычно в рост не трогаются. Однако мы наблюдали случаи, когда у гибрида *Sparganium*×*foliosum* почки, располагающиеся на этом участке, формировали корневища с укореняющимися розеточными побегами на концах. Таким образом, в данном случае, также наблюдался переход верхней зоны торможения в зону обогащения (так как формирование побегов наблюдается над уровнем почвы!) с функциями зоны возобновления.

Мы полагаем, что к морфологической поливариантности онтогенеза растений следует относить и сочетание внутри- и вневлагалищного типов возобновления (смешанное возобновление), которое свойственно не только для гелофитов (например, *Scolochloa festucaceae*, *Glyceria maxima* и *Phragmites australis* (Лелекова, 2006; Беляков и др., 2025а)), но и для целого ряда других видов злаков (Серебрякова, 1971а; Курченко, 2010). По нашему мнению, (Беляков и др., 2025а, в), смешанное возобновление путем формирования особой биоморфы «парциальный куст» (терм.: Серебряков, 1952), может способствовать более сильному укоренению побеговой системы растения в грунте и, как следствие, формированию устойчивых (например, к действию волн, в случае гелофитов) зарослей.

– *Размерная поливариантность* у гелофитов может быть проиллюстрирована на примере *Sparganium emersum*. Так ранее было показано, что данный вид может формировать «карликовую наземную форму», которая демонстрирует признаки угнетенности (подобные растения не образуют генеративных побегов, листья не превышают длины 5–20 см, корневища короткие – до 10–15 см в длину) (Hejny, 1960; Бойко, Алексеев, 1990; Беляков, 2016). Подобное явление в период с 2014 по 2015 гг. отмечалось А.М. Черновой и Э.В. Гариным (устное сообщение – цит. по: Беляков, 2016) у популяций *S. emersum*, растущих на обсохших песчаных грунтах островов Рыбинского водохранилища (Беляков, 2016). В этом случае, растения цвели и плодоносили; длина цветоносной оси у побегов достигала длины 19,7±4,2 см и на ней развивалось не более 1–2 соплодий. Листья таких растений были светло-зеленого цвета, жесткие, трехгранные (длиной 22,6±4,4 см и шириной 0,26±0,02 см) (Беляков, 2016). Отметим, что низкорослые растения *Phragmites australis* мы наблюдали на обсохших песчаных берегах крупного соленого озера Маныч-Гудило (расположенном в Кумо-Манычской впадине на территории Респ. Калмыкия, Ставропольского края и Ростовской обл.).

Для гелофитов было установлено, что размеры растения либо его соцветия могут влиять на соотношение в них пестичных и тычиночных цветков. Так, на примере *Sagittaria pygmaea* Miq. и *Sagittaria brevirostra* Mack. & Bush было показано, что в более крупных соцветиях производство тычиночных цветков возрастало с увеличением размера растения (Kaul, 1979; Liu et al., 2009). У гигрогелофита *S. trifolia* число тычиночных и пестичных цветков возрастает пропорционально росту мощности растения (Huang et al., 2002). При этом, более мелкие соцветия этого растения формируют не более двух мутовок с пестичными цветками, а некоторые из их производят исключительно тычиночные цветки (Huang et al., 2002; Han et al., 2011). Размерная поливариантность в ходе онтогенеза ранее отмечалась и для гелофитов *Alisma gramineum* и *Alisma plantago-aquatica* (Лапиров, 2010, 2014а, 2015).

– примером ***анатомической поливариантности*** могут служить сведения об изменчивости анатомии ассимилирующих вегетативных и генеративных органов в средневозрастном генеративном состоянии у разных экологических форм *Butomus umbellatus* (наземной, полупогруженной и погруженной) (Sârbu et al., 2009). Как считают A. Sârbu et al. (2009), подобные изменения поддерживают успешное освоение видом местообитаний различных типов.

Надтип II. Динамическая поливариантность. У гелофитов динамическая поливариантность может быть прослежена как по темпам, так и по ритму развития побегов и особей.

– ***Поливариантность темпов развития*** или ***темпов онтогенеза*** может наблюдаться у неотенических форм *Alisma gramineum*, которые после плодоношения обычно отмирают. При

этом обрывающийся онтогенез, в данном случае, проходит по сокращенному типу, с выпадением имматурного возрастного состояния (Лапиров, 2015). Вообще, в процессе развития у наземной формы *Alisma gramineum* также зачастую наблюдается пропуск ряда возрастных состояний (ювенильного, имматурного и молодого вегетативного). Так, согласно данным А.Г. Лапирова (2015), растения, характеризующиеся по морфологическим характеристикам как взрослые вегетативные растения, могут зацветать. Ускоренное развитие (динамическая поливариантность) наблюдается и при развитии ramet явнополицентрических трав. Так, например, в рамках частного онтогенеза у *Sparganium emersum* имеются как моно- так и дициклические побеги. При развитии последних происходит значительное увеличение длительности виргинильного возрастного состояния, что сказывается на продолжительности частного онтогенеза побега. Последнее характерно и для монокарпических побегов *Glyceria maxima* (Экзерцева, 1976а). В данном случае различия по продолжительности жизни монокарпических побегов могут зависеть не только от сезонности климата, но и от глубины воды, в которой они растут (Экзерцева, 1976а; Лелекова, 2006). Кроме того, в зонах кущения длиннокорневищных видов часть побегов не проходит полный цикл развития и отмирает в вегетативном состоянии (например, у *Scolochloa festucacea*), что является результатом недоразвития побега, но ни в коем случае не его специализации (Серебрякова, 1971а). Оба вышеперечисленных явления в онтогенезе побегов следует относить к динамической поливариантности по темпам развития.

Отметим, что у представителей рода *Sparganium* морфологический и динамический типы поливариантности онтогенеза сильно связаны между собой, особенно на начальных этапах развития особей генеративного происхождения. На начальных этапах онтогенеза (проросток) формирование листьев и корней представителей подрода *Sparganium* идет более быстрыми темпами (формируется большее число листьев и придаточных корней), по сравнению с представителями подрода *Xanthosparganium*. У представителей подрода *Xanthosparganium* ярко проявляется период относительного покоя (как показатель генетически заложенной адаптации к сезонности климата), наблюдаемый нами в зимний период вегетации. Его морфологическим проявлением у представителей данного подрода служит не только уменьшение диаметра метамеров материнского, пока еще моноподиально нарастающего побега, но и формирование на нем более жестких укороченных листьев. У представителей подрода *Sparganium* также в зимний период наблюдается уменьшение диаметра метамеров материнского побега, однако на длине и консистенции формируемых на нем листьев это отражается слабо. В условиях, приближенных к естественным (по сравнению с аквариумной культурой), онтогенез у ежеголовников проходит быстрее. Так генеты представителей подрода *Xanthosparganium* уже к концу первого или к концу второго года жизни способны перейти в имматурное онтогенетическое состояние, характеризующееся появлением первых длинных корневищ из пазушных почек материнского

побега. У модельных видов подрода *Sparganium* начало ветвления главной оси происходит на 1–2 года позднее. Отметим, что в отличие от ежеголовников, особи генеративного происхождения некоторых видов гелофитов (например, *Phragmites australis*) уже в течение первого вегетационного сезона способны формировать до 3–6 порядков ветвления (Серебрякова, 1971б; Харламова, 1997).

Имеющиеся в нашем распоряжении сведения об онтогенезе ежеголовников позволяют предположить, что представители подрода *Sparganium* относятся к группе видов, у которых главная ось генеты не формирует соцветия, в то время как у представителей подрода *Xanthosparganium*, с большей долей вероятности, она способна переходить к цветению. Последнее, по мнению Т.И. Серебряковой (1971б, с. 106), имеет «…не только экологическое и биологическое, но и филогенетическое значение…». Кроме того, указанное может свидетельствовать о высокой лабильности большого жизненного цикла внутри рода.

Появление корневищ на более раннем этапе развития у представителей подрода *Xanthosparganium*, говорит о более раннем (по времени) по сравнению с представителями подрода *Sparganium* наступлении процессов дезинтеграции, и указывает на возможность одновременного (хоть и в течение краткого временного интервала) существования главной оси генеты и отделившихся от нее рамет (в результате разрушения коммуникационных корневищ). У представителей двух подродов имеются и различия в характере возобновления побеговой системы в генеративном периоде онтогенеза. Так у видов подрода *Sparganium* возобновление побеговой системы в весенний период происходит, преимущественно, в результате развития терминальных почек клубневидных структур, в то время как у представителей подрода *Xanthosparganium* – на базе пазушных почек розеточных участков побегов. При этом, у представителей последнего подрода, возможность формирования моноциклических побегов (на базе дициклических) является ярким проявлением сокращения продолжительности жизни монокарпического побега.

– ***Поливариантность по ритму развития* (*или феноритмологическая поливариантность*)** ярко проявляется у *Alisma gramineum, Sagittaria sagittifolia* и *Schoenoplectus lacustris*, у которых погруженные формы, в отличии от полупогруженных и наземных форм, не зацветают (Смиренский, 1952; Дубына и др., 1993; Лапиров, 2015; Glük, 1905; Hroudová, Zákravský, 1998; Hroudová et al., 2004; Moravcová et al., 2001), а если и зацветают, то нередко позднее, чем растения полупогруженных и наземных форм. При этом погруженные формы при падении уровня воды в течение вегетационного сезона переходят к цветению. Большое значение играют и другие факторы. Так, например, зацветание популяций *Butomus umbellatus* наблюдается раньше в условиях обсыхающих береговых низин, закрытых лагун и заводей (за счет более раннего прогрева воды) Рыбинского водохр., чем на его открытых

участках (Отчет…, 1995). По нашим наблюдениям, в популяциях *Zizania aquatica* наземная или мелководная формы переходят в генеративное состояние раньше, чем погруженные формы, растущие на глубине более 50–70 см. Таким образом, сроки наступления фенологических фаз, в зависимости от экологических условий, могут смещаться на более ранние или поздние сроки, что демонстрирует феноритмологическую поливариантность того или иного вида. В результате этого явления у одного и того же вида, на одном водоеме или на определенной территории мы можем наблюдать одну, либо одновременно две, фенобиоморфы (с генеративными органами и без). Однако, у гелофитов онтобиоморфа в течение вегетационного сезона может меняться не только фенологически, но и структурно. Такая особенность прослеживается у гелофита – однолетника вегетативного происхождения *Sagittaria sagittifolia*, у которого к концу сезона формируются столоны с клубнями, в результате чего особи становятся явнополицентрическими, а после дезинтеграции (отделения от материнского растения) клубни сохраняются в виде моноцентрических особей в составе диффузного клона. Таким образом, в данном случае наблюдается чередование двух фенобиоморф – янополицентрического и моноцентрического растения. Подобное явление можно отметить и, например, для *Aquarius grisebachii* и *A. macrophyllus*, в онтогенезе которых также могут просматриваться две фенобиоморфы – моноцентрическое и явнополицентрическое растения. Отметим, что полицентрическим это растение становится в случае полегания цветоноса и укоренения развивающихся на нем вегетативных розеточных побегов. В обоих случаях явнополицентрическая фенобиоморфа обеспечивает расселение и вторичное закрепление за собой ранее занятой территории.

Надтип III. Поливариантность способов размножения и воспроизведения. Известно, что для большинства гелофитов (в особенности, для явно- и неявнополицентрических) характерен, преимущественно, вегетативный способ размножения с дополнительным нерегулярным семенным (в особенности, для явнополицентрических). Так, например, у неявнополицентрического растения *Butomus umbellatus,* генеративное размножение является чрезвычайно редким явлением. Вегетативное размножение может происходить естественным (посредством частичной поздней неспециализированной морфологической дезинтеграции корневищ) и искусственным (в результате нарушения естественной целостности корневищ и отрыва пазушных почек) путями, а также луковичками, которые могут образовываться в соцветии (Luther, 1951; Lohammar, 1954; Hroudová et al., 1996) и, по-видимому, служат средством страховки на случай резких изменений экологических условий. У *Glyceria maxima* также наблюдается нерегулярное генеративное размножение в сочетании с двумя способами вегетативного размножения (побегами и псевдовивипарными структурами). У *Scolochloa fectucaceae* вместе с неругулярным генеративным размножением присутствуют два возможных способа вегетативного размножения (корневищами и побегами, формирующимися в

узлах надземной части побегов после их полегания (подробнее см. в подразделе 3.1.2.5)). У моноцентрического вида *Caldesia grandis*, размножение также, по-видимому, может осуществляться как генеративным путем (даже несмотря на то, что в экспериментах семена этого вида не прорастали (Gituru et al., 2002), то есть генеративное размножение осуществляется нерегулярно), так и вегетативным – главным образом, за счет развития турионов, формирующихся на осях соцветия (см. подраздел 3.1.2.3). Последний способ размножения у этого вида превалирует (Gituru et al., 2002). Кроме того, у явнополицентрических видов, как мы указывали выше (на примере *Phragmites australis*, *Scolochloa festucaceae*), способность к вегетативному размножению может значительно усиливаться не только за счет развития пазушных почек корневищ, но и пазушных почек надземных побегов, которые склонны к полеганию. У *Sparganium*×*foliosum* возможность формирования вегетативных розеточных побегов из пазушных почек цветоноса и способность к развитию розеточных побегов в соцветиях (псевдовивипария) также увеличивает разнообразие способов размножения. Отметим, что отдельные популяции этого гибрида может формировать плоды, способные к прорастанию.

У однолетних гелофитов преобладает семенное размножение. Однако, в течение вегетационного сезона при нарушении целостности побеговых систем этих растений может наблюдаться неспециализированное вегетативное размножение путем искуственного повреждения целостности побеговой системы.

Надтип IV. Функциональная поливариантность. Данный надтип поливариантности (Жукова, 2006) у гелофитов может быть рассмотрен на базе физиологических процессов (***физиологическая поливариантность***), протекающих у растений на разных этапах их онтогенеза. Так, например, Е.А. Алябышева (2012) установила, что у гелофитов *Typha latifolia* и *Alisma plantago-aquatica*, которые росли в условиях повышенного уровня трофности и антропогенного загрязнения, наблюдаются низкие значения синтеза вторичных метаболитов по сравнению с таковыми из водоемов с умеренным загрязнением. Отметим, что подобное явление было показано и другими исследователями на примере ряда гидрофитов (Крылова и др., 2024; Курашов и др., 2024). Так же на примере *Alisma plantago-aquatica* Е.А. Алябышевой (2023) были наглядно продемонстрированы происходящие физиологические изменения фотосинтетического аппарата на разных этапах онтогенеза. Так, был показан рост содержания хлорофиллов *a* и *b* (как, собственно, и общего содержания хлорофилла), а также рост содержания каротиноидов в органах ассимиляционного аппарата в ряду онтогенетических состояний растений от ювенильных до находящихся в средневозрастном генеративном состоянии (Алябышева, 2023). Отметим, что отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*, как и отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам, наоборот, падало от ювенильных растений, к генеративным (Алябышева, 2023). На примере *Butomus umbellatus* Г.А. Лукина (Отчет…, 1995) показала, что с увеличением возраста особей

генеративного происхождения (по годам – с 1 по 4 год развития) количество аминокислот (на единицу сухой биомассы), выделяемых в воду непостоянно. Отметим, что в течение первых двух лет развития этот показатель колеблется в пределах 1,1–1,3 мг/г, достигая максимального значения (4,1 мг/г) на третий год развития растения, после чего, на четвертый год – снижается до 3,8 мг/г.

Надтип V. Поливариантность путей онтогенеза. Такой надтип поливариантности ранее хорошо был проиллюстрирован нами на примере рода *Sparganium* (Беляков, 2016), для видов которого (как, собственно и для других гелофитов – многолетних, одно- и малолетников вегетативного происхождения) характерно сочетание неполного (из генеративного зачатка) и неполного частного (из терминальных почек клубневидных структур, пазушных почек корневищ и розеточных участков побега) типов онтогенеза. В последнем случае можно наблюдать и проявления сокращенного типа онтогенеза. Онтогенез генеты, частный онтогенез той или иной структуры у *Sparganium* могут быть обрывающимися, когда растение или побег погибает из-за каких-либо повреждений. Такое сочетаниие характерно для большинства гелофитов.

У *Alisma plantago-aquatica* поливариантность онтогенеза сильно зависит от окружающей среды. Судя по литературным данным (Алябышева, 2001; Лапиров, 2014а), онтогенез этого растения может идти по типу обрывающегося (особенно на начальных этапах развития), неполного онтогенеза (от семени до старого генеративного или сенильного возрастного состояния, с дальнейшей партикуляцией) и полного онтогенеза. У столонно-клубневого однолетника вегетативного происхождения – *Sagittaria sagittifolia*, также может быть реализован один вариант обрывающегося типа онтогенеза и два варианта неполного онтогенеза: 1) от семени до генеративного периода; 2 – частный онтогенез – от вегетативной диаспоры до генеративного возрастного сотояния (Алябышева, 2001).

Анализ показывает, что онтогенез различных представителей экологической группы гелофитов (в зависимости от вида) происходит по более-менее четко определенным модальным путям. Так онтогенез явнополицентрических гелофитов проходит по Г- и Д-типу (за исключением однолетних растений), у моноцентрических – по А- и Б-типу, в то время как неявнополицентрические травы отличаются особой консервативностью онтогенеза, протекающего исключительно по Г-типу. При этом, розеточная и длиннопобеговая моноподиальные и длиннопобеговая симподиальная модели побегообразования являются консервативными по разнообразию типов онтогенеза по сравнению с полурозеточной (включая и среднерозеточную) моделью, обладающей бóльшим разнообразием типов онтогенеза. Это обусловлено наличием в ее составе не только явнополицентрических, но и моноцентрических растений. Наряду со всем сказанным выше именно малолетники и однолетники вегетативного

происхождения (в совокупности) представляют собой наиболее разнообразную в таксономическом плане группу среди гелофитов, что, по-видимому, и послужило, появлением здесь наибольшего разнообразия типов онтогенезов (А-, Г- и Д-типов). Особенно это чётко проявляется при наиболее устойчивом сочетании признаков полицентричности и малолетности растения в одной жизненной форме.

Если для однолетних гелофитов (*Zizania aquatica, Monochoria vaginalis* и *M. korsakovii*) характерен обрывающийся онтогенез генеты, то для остальных видов (включая многолетники, одно- и малолетники вегетативногопроисхождения) – неполный онтогенез, нередко в сочетании с частным онтогенезом какой-либо специализированной структуры вегетативного размножения и возобновления (почки, клубня, клубневидной структуры, туриона). Отметим, что сам частный онтогенез раметы (в отличие от генеты) обычно проходит по сокращенному варианту, с выпадением начальных фаз онтогенеза и, соответственно, приводит к ускорению развития вновь формируемых ramet. Особенно это хорошо заметно у симподиально нарастающих трав, у которых каждый последующий монокарпический побег замещения проходит свой собственный частный онтогенез по сокращенному типу.

Среди гелофитов хорошо выражены такие надтипы поливариантности онтогенеза как структурная, динамическая, способов размножения и воспроизведения, функциональная и путей онтогенеза. Их сочетание у того или иного вида расширяет адаптацию гелофитов к условиям местообитания.

5.2 Морфогенез и его особенности

Еще в 1976 г. на основе типов биоморф по числу и степени выраженности отдельных центров разрастания особи, а также характеру морфологической дезинтеграции был установлен и описан целый ряд схем унификации хода морфогенеза наземных растений (Смирнова и др., 1976). При этом, среди приведенных примеров растений в этой работе (см. рисунок 1 и таблица 3 в работе: Смирнова и др., 1976) до сих пор не было отмечено ни одного, относящегося к экологическим группам растений водомов и водотоков, в том числе и гелофитам. Заметим при этом, что для понимания специфики онтогенеза водных и прибрежно-водных растений, по нашему мнению, важно учитывать, как минимум, три особенности: 1) наличие среди гелофитов большого числа видов, относящихся как к группе малолетников вегетативного происхождения, так и многолетников, способных продолжать свой онтогенез бесконечно долго за счет развитых механизмов омоложения вегетативных потомков; 2) наличие ранней морфологической дезинтеграции, что по-видимому связано со специфическими условиями окружающей среды;

3) нередко сильно растянутое по времени развитие растения, особенно на начальных этапах онтогенеза.

Морфогенез гелофитов на начальных этапах различается между собой. Несмотря на то, что особи генеративного происхождения на начальных этапах своего развития представлены первичным побегом, растения могут отличаться друг от друга наличием или отсутствием базального розеточного участка. Так у длиннопобеговых гелофитов (*Phragmites australis* (Харламова, 1997) и *Scolochloa festucaceae*), в прегенеративном периоде особи семенного происхождения не имеют базального розеточного участка и представлены удлиненными вегетативными побегами с придаточными боковыми корнями. У полурозеточных гелофитов (*Sparganium, Typha angustifolia, T. latifolia, Zizania latifolia, Butomus umbellatus, Schoenoplectus lacustris, Sagittaria sagittifolia, Alisma* и др.) уже с первых этапов жизни формируется розеточный побег или базальное утолщение (Бойко, Алексеев, 1990; Лапиров, Трусов, 1993; 2000; Мавродиев, 1997; Алябышева и др., 2000а, б; Алябышева, 2001; Лапиров, 2008, 2009, 2014а, 2015; Лапиров, Русакова, 2008; Беляков, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019). Однако, если у однолетних растений онтоморфогенез протекает быстро (за один год), то у малолетних и многолетних растений этот процесс идет более медленными темпами (Смирнова и др., 1976). Так, например, у однолетника *Zizania aquatica* еще на начальных стадиях развития формируется розеточный участок побега, который функционирует в течение всей жизни особи. Подобное можно отметить, например, и для неотенических форм *Alisma gramineum* (Лапиров, 2008, 2009, 2015). У однолетников *Monochoria vaginalis* и *M. korsakowii* (Чиков, 2016) на первых этапах также формируется базальное утолщение. Однако, в генеративном состоянии оно не играет важной роли.

Несмотря на сказанное выше на этом же этапе все гелофиты проходят фазу ***первичного одноосного розеточного или удлиненного вегетативного побега***, которая соответствует возрастным состояниям проростка, а, иногда, ювенильного растения. В этот период для растения характерно отсутствие ветвления. Длительность фазы морфогенеза часто превышает один год.

В дальнейшем, как мы указывали ранее, в зависимости от типа модели побегообразования, степени выраженности воздействия отдельных центров в составе особи и от характера морфологической дезинтеграции онтоморфогенез большинства гелофитов часто проходит по хорошо очерченному пути, сопровождающемуся характерной для того или иного вида (либо группы видов) сменой последовательности фаз. При этом, в отдельных случаях, в зависимости от экологических условий в рамках онтоморфогенеза может прослеживаться поливариантность. Ниже нами приведена схема, показывающая этапы онтоморфогенеза растений (по: Смирнова и др., 1976) с отмеченным на ней разнообразием путей онтогенеза различных видов гелофитов (рисунок 5.1). Заметим, что данная схема изначально была разработана для наземных растений.

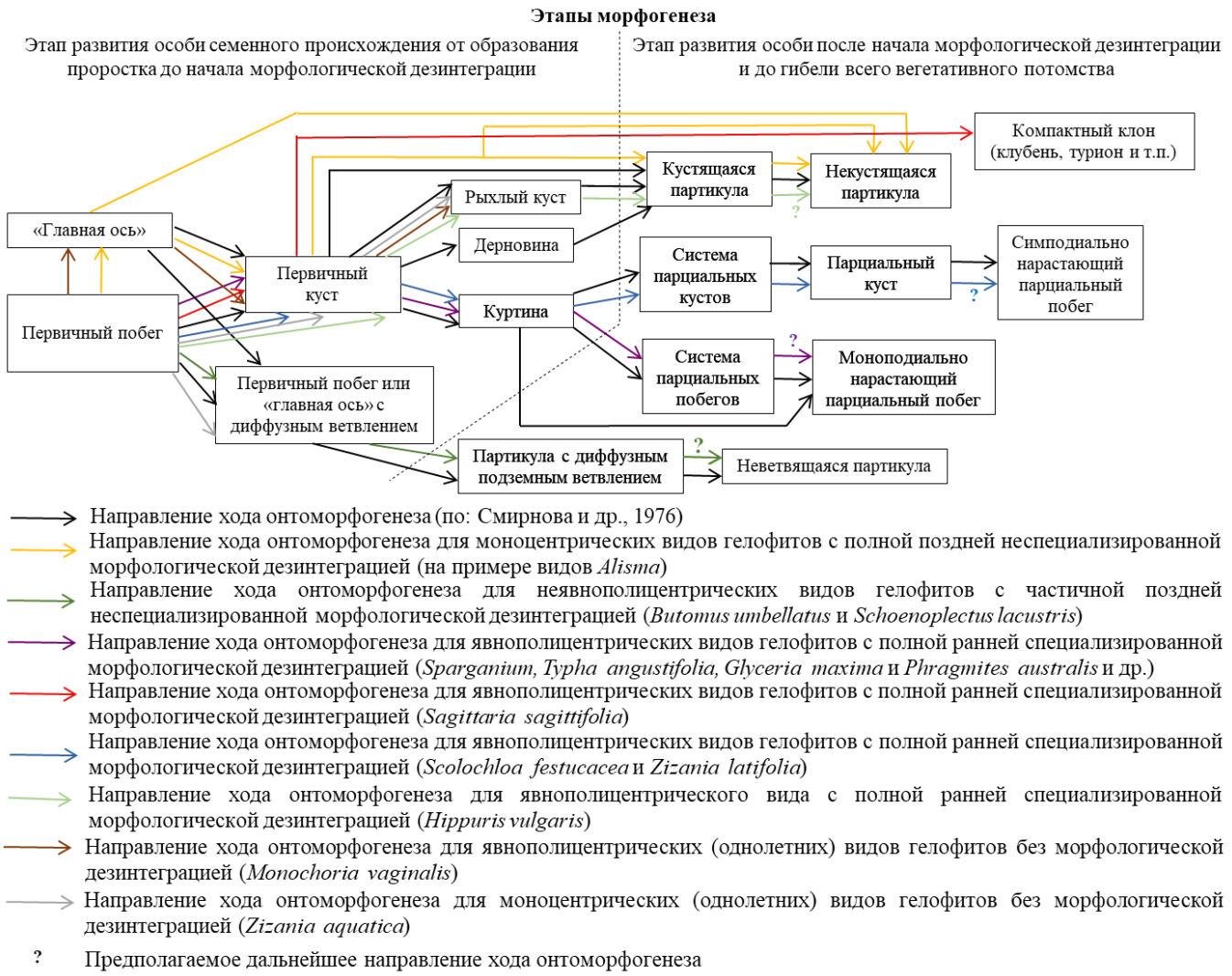


Рисунок 5.1 – Этапы морфогенеза растений (схема по: Смирнова и др., 1976) с изменениями (различными цветами выделены пути онтогенеза различных видов гелофитов, введена фаза морфогенеза «компактный клон»)

Примечание. Пунктирной линией обозначно разделение этапов развития особи генеративного происхождения до и после начала морфологической дезинтеграции.

У водных и прибрежно-водных растений, в связи с их образом жизни (в отличие от наземных), онтогенез идет, преимущественно, по пути сменяющих друг друга вегетативных потомков.

У моноцентрических полурозеточных гелофитов (*Alisma plantago-aquatica*, *A. gramineum* и *Caldesia grandis*), переход ***первичного побега*** в следующую фазу онтоморфогенеза связан с формированием одного (в результате акросимподиального ветвления) или системы (например, 2-х) побегов замещения в результате развития терминального соцветия в скрытогенеративном периоде онтогенеза (Алябышева и др., 2000а, б; Алябышева, 2001; Лапиров, 2008, 2014а, 2015; Лапиров, Русакова, 2008; Беляков и др., 2025в). В первом случае особь переходит в фазу ***«главной оси»*** (рисунок 5.2), которая, согласно О.В. Смирновой с соавт. (1976) представляет собой симподиально нарастающую серию побегов (рисунок 5.2), но в нашем случае, она (главная ось), как правило, имеет только вторичную корневую систему (хотя, например, у стержнекорневых трав может сохраняться и первичная корневая система). Таким образом, уже на этом этапе растение теряет способность к кущению. Морфологической дезинтеграции, в этом случае, как таковой, не наблюдается. Происходит постепенное отмирание симподия с базального конца наряду с нарастанием его с апикального. Последнее характерно, как для обоих видов *Alisma*, так и *Caldesia grandis*. Однако, О.В. Смирнова с соавт. (1976) ранее не принимали во внимание, что первичный побег, в основу разития которого заложено акросимподиальное нарастание, в зависимости от определенных условий, может не перейти в фазу ***«главной оси»***, закончив свой жизненный цикл терминальным цветоносом как монокарпический побег, представляющий собой, в данной ситуации, частный случай одноосного побега (по: Гатцук, 1974). Последнее может наблюдаться, например, у неотенических форм *Alisma plantago-aquatica*, *A. gramineum*, либо у растений, оказавшихся в неблагоприятных условиях на первых этапах своего развития (рисунок 5.2).

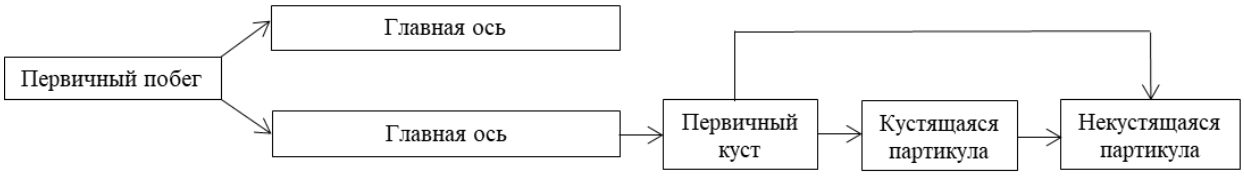


Рисунок 5.2 – Поливариантность онтоморфогенеза на примере *Alisma plantago-aquatica* (пояснения в тексте).

Во втором случае, если *A. plantago-aquatica* формирует два побега замещения (Лапиров, 2014а), то растение из фазы ***главной оси*** переходит в ***фазу первичный куст*** (Беляков и др., 2025в; см. рисунки 5.1 и 5.2) – образования, возникшего вследствие однократного (в нашем случае) или двукратного ветвления первичного побега в его базальной части (Смирнова и др., 1976). Последнее характерно, например, для некоторых кистекорневых гигрогелофитов – *Caltha palustris* (Мальцева, 2009) и некоторых гидрофитов – *Lobelia dortmanna* (Lapirov et

al., 2018). В дальнейшем, в результате морфологической дезинтеграции растение переходит в ***фазу кустящейся партикулы*** (в случае, если у партикулы продолжают развиваться более одного побега замещения). В сенильном возрастном состоянии может наблюдаться переход в фазу ***некустящейся партикулы***, существующей относительно короткий промежуток времени и менее жизнеспособной (по сравнению с материнским растением) (рисунки 5.1 и 5.2). В отдельных случаях, при поздней дезинтеграции первичный куст может сразу перейти в фазу ***некустящейся партикулы*** или одна из двух отделившихся партикул может находиться в фазе ***кустящейся партикулы***, а другая – в фазе ***некустящейся партикулы*** (рисунки 5.1 и 5.2). Такая особенность может быть связана с тем, что партикулы имеют слабое омоложение.

Однолетнее полурозеточное моноцентрическое растение *Zizania aquatica* (дезинтеграция, как таковая, не наблюдается!), растущее на мелководьях и на обсыхающих отмелях, проходит следующие фазы онтоморфогенеза – ***первичный побег с кистекорневой системой → первичный куст → рыхлый куст*** (Беляков и др., 2025в; см. рисунок 5.1, 5.3). Отметим, что в данном случае, переход от фазы морфогенеза «***первичный куст***» к фазе «***рыхлый куст***» происходит за счет увеличения порядка ветвления боковых осей, развивающихся из почек базальной части материнского полурозеточного побега. Подобный ход морфогенеза характерен и, например, для гигрофита *Cyperus fuscus* L. (Алексеев, 1996б). В отличие от этого, у растений *Z. aquatica*, проходящих весь свой жизненный цикл на значительных глубинах, ***первичный*** побег не переходит в фазу «***первичный куст***», так как ветвление в основании (розеточной части) побега не наблюдается (рисунок 5.3). У растений *Zizania aquatica*, изначально растущих на значительных глубинах, после отступления воды и полегания стебля, и его укоренения в узлах, которое сопровождается развитием пазушных почек (в результате снижения уровня воды) фаза ***первичного одноосного розеточного побега с кистекорневой системой*** сменяется фенобиоморфой ***вегетативно-подвижный явнополицентрический анизотропный полегающий полурозеточный монокарпический побег*** с боковыми розеточными побегами в верхней зоне торможения или, по общепринятой системе смены биоморф в ходе онтогенеза (по: Смирнова и др., 1976) – фазой ***первичного побега (главной оси) с диффузным ветвлением*** (рисунок 5.3). Последняя, в данном случае, может служить для обозначения сложной по своей совокупности особи семенного происхождения. Однако, на самом деле, в этом случае, дело обстоит сложнее, так как боковые побеги, развивающиеся из пазушных почек, располагающихся на стебле, вряд ли можно считать специализированными. Хотя, при искусственном разрушении морфологической и физиологической связи с материнским побегом они могут успешно развиваться, то есть обладают определенной самостоятельностью за счет формирования собственной корневой системы. Отметим, что в данном случае вряд ли правильно будет говорить о фазе ***первичного побега с диффузным клоном***, выделенной ранее для не относящихся к группе

однолетних растений гигрогелофитов (*Caltha palustris*, *Oenanthe aquatica* (Мальцева, 2009) и *Rorippa amphibia* (Шабалкина, 2013)), у которых также может наблюдаться полегание генеративной части побега, так как для этих растений свойственна дезинтеграция.



Рисунок 5.3 – Этапы онтоморфогенеза *Zizania aquatica* в различных экологических условиях (пояснения в тексте).

У неявнополицентрических гелофитов с моноподиальной розеточной либо длиннопобеговой моделями побегообразования и частичной поздней неспециализированной морфологической дезинтеграцией вне зависимости от того, является ли растение малолетником (*Butomus umbellatus*) или многолетником (*Schoenoplectus lacustris*), в процессе онтоморфогенеза ***фаза первичного одноосного розеточного побега*** сменяется ***фазой диффузно-ветвящейся системы первичного побега или главной оси*** (Беляков и др., 2025в) или ***системы скелетного моноподиального побега*** (Лапиров, 2009) (рисунок 5.1). Отметим, что оба описания фаз морфогенеза равноценны по своей сути. Переходу к этой фазе морфогенеза способствует не только начало диффузного ветвления главного побега, но и формирование специализированных генеративных побегов – стрелок. Отмирание материнского побега с его базальной части приводит к дезинтеграции и обособлению боковых побегов, которые переходят в ***фазу диффузно-ветвящейся партикулы***. При этом, продолжающий свое развитие с апикального конца материнский побег (первичный побег) продолжает существовать в ***фазе диффузно-ветвящейся системы первичного побега***. Лишь отмирание или уничтожение терминальной почки, вызванной какими-либо причинами, может способствовать переходу растения из ***фазы диффузно-ветвящейся системы первичного побега или главной оси*** в ***фазу диффузно-ветвящейся партикулы*** (Беляков и др., 2025в). В естественных местообитаниях нами не отмечен переход *Butomus umbellatus* и *Schoenoplectus lacustris* в сенильное и субсенильное состояние, поэтому переход растений в ***фазу неветвящейся партикулы*** (у генеты) или ***неветвящегося главного побега*** (у раметы), мы не наблюдали. Хотя отрицать наличие такого сценария развития, с определенной долей вероятности, мы не можем.

У явнополицентрических симподиальных трав с полной нормальной специализированной морфологической дезинтеграцией (например, у *Sparganium, Typha angustifolia, Glyceria maxima, Scolochloa festucaceae* и *Phragmites australis* и др.) переход из фазы первичного одноосного побега в последующую фазу морфогенеза осуществляется благодаря началу ветвления побега или смене характера его нарастания (с моноподиального на симподиальное), что наблюдается также у моноцентрических гелофитов. Так, например, ветвление материнского побега у особей генеративного происхождения *Typha angustifolia* и *Phragmites australis* (как и у представителей рода *Sparganium* (Беляков, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019)), наблюдается в имматурном возрастном состоянии (Мавродиев, 1997; Харламова, 1997). У этих растений морфогенез происходит по схеме, характерной для видов рода *Sparganium*: ***первичный побег → первичный куст → куртина → система парциальных побегов → парциальный побег*** (Беляков и др., 2025в; см. рисунок 5.1). Поэтому рассмотрим морфогенез представителей этого рода более подробно, так как в даже в рамках отдельных подродов существуют свои индивидуальные особенности.

Так, независимо от принадлежности растений рода *Sparganium* к какому-либо подроду *фазы проростка* и *ювенильного растения* у них соответствуют ***фазе первичного одноосного розеточного вегетативного побега***. После отмирания первичного корня, рост материнского розеточного побега сопровождается постепенным отмиранием метамеров (с базальной части побега) и формированием новых стеблеродных придаточных корней на вновь образованных метамерах. По мере роста усиления в *имматурном возрастном состоянии* отмечается начало ветвления первичного розеточного побега, что характеризует переход растений в фазу ***системы первичного одноосного побега*** или фазу ***первичного куста***, образующегося в результате одно- или двукратного ветвления первичного побега. В этот период происходит формирование 1 (редко 2-х) коротких корневищ, оканчивающихся либо терминальными розеточными побегами на концах (у представителей подрода *Xanthosparganium*), либо клубневидными структурами (как у представителей подрода *Sparganium*). Однако, если у первых терминальная почка материнского побега способна как продолжить свое развитие (что происходит наиболее часто), так и отмереть, то у представителей подрода *Sparganium* далее развиваются только боковые побеги (которые, по нашему мнению, в данный период с неполным циклом развития), при этом связь с материнским побегом еще не утрачивается. Дальнейшее развитие особей генеративного происхождения (имматурное и виргинильное возрастные состояния) происходит в результате увеличения порядка ветвления, но, как правило, при сохранении связи с материнским побегом. Последнее соответствует фазе ***куртины*** (Смирнова и др., 1976; Жукова и др., 1989) или как мы писали ранее – фазе ***системы главного (первичного) и парциальных побегов***, связанных друг с другом посредством коммуникационных корневищ (Беляков, 2016).

Отметим, что дезинтеграция у особей *Sparganium* генеративного происхождения может наблюдаться либо уже в виргинильном (переход в это возрастное состояние связан с увеличением порядка ветвления боковых побегов), либо молодом генеративном возрастном состоянии. У представителей подрода *Sparganium* она связана с окончательным отмиранием материнского розеточного побега, у представителей подрода *Xanthosparganium* – с разрушением первых коммуникационных корневищ, появившихся из пазушных почек материнского (главного) розеточного побега. Таким образом, у представителей подрода *Sparganium* после отмирания главной оси генеты и прекращения ее физиологической, а затем и морфологической связи с боковыми побегами, наблюдается полная ранняя специализированная дезинтеграция и переход растения в фазу ***клона*** (Беляков, 2016), которая по своим морфологическим характеристикам полностью соответствующей фазе ***системы парциальных побегов*** (терм. по: Смирнова и др., 1976; Жукова и др., 1989). Эта же фаза морфогенеза характерна и для растений, находящихся в генеративном возрастном состоянии. У представителей подрода *Xanthosparganium* при сохранении моноподиального нарастания главной оси генеты сначала наблюдается лишь частичная ранняя специализированная дезинтеграция, так как пока сохраняется связь материнского растения с другими, позднее реализованными корневищами. То есть в данный период особь генеративного происхождения может одновременно существовать в виде двух онтобиоморф – в фазе ***куртины*** и в фазе ***системы парциальных побегов***. Окончательная полная дезинтеграция и переход в фазу онтоморфогенеза ***системы парциальных побегов*** у *Sparganium* наблюдается лишь в *генеративном периоде онтогенеза* (g_2), после полного плодоношения и отмирания материнского побега.

Отметим, что у *Scolochloa festucaceae* на дуге побега, наряду с экстравагинальными (как, например, у *Sparganium*) могут формироваться несколько боковых интравагинальных побегов (Беляков и др., 2025в), что, по-видимому, может указывать на способность этого растения из ***фазы куртины*** переходить в ***фазу системы парциальных кустов*** (рисунок 5.1). Такое явление характерно и для *Zizania latifolia*, у которой в основании монокарпического побега, наряду с удлиненными экстравагинальными подземными корневищами, могут формироваться интравагинальные побеги, приводящие к формированию парциальных кустов.

Как и в случае с представителями рода *Sparganium*, у указанных выше растений мы не наблюдали наличия сенильного и субсенильного онтогенетических состояний. Однако, Э.И. Харламова (1997), рассматривая онтогенез *Phragmites australis* на территории Казахстана, отмечает, что сенильные растения тростника представляют собой отдельные партикулы, образованные 1–2-мя живыми вегетативными (не переходящими к цветению) и 3–7-ю отмершими побегами (в виде «пеньков»). Возможно, описываемое Э.И. Харламовой (1997) возрастное состояние, по нашему мнению, было спровоцировано не сколько естественным

течением онтогенеза, сколько существованием растения в неблагоприятных условиях (растения с пониженной жизненностью (по: Воронцова и др., 1987))[40]. Наше предположение согласуется с мнением о способности растений в неблагоприятных условиях переходить в квазисенильное состояние (Работнов, 1975), которое в литературе часто характеризуют как морфологическую имитацию сенильности (старости) (Жукова, Смирнова, 1988). Если такие растения поместить в благоприятные условия, то они начинают нормально развиваться (Жукова, Смирнова, 1988). Такая особенность ранее была показана для ряда дерновинных злаков, у которых в неблагоприятных условиях отмечалось снижение интенсивности кущения до формирования однопобеговых растений (Жукова, Смирнова, 1988). Однако, несмотря на все сказанное, в полной мере отрицать возможность перехода длиннокорневищных растений в сенильное состояние мы не можем, тем более что о старении зарослей тростника, выражающемся в ослаблении побегообразования, уменьшении размерных характеристик надземных побегов и отсутствии у них цветения, указывают и другие исследователи (Arber, 1934; Федоров, 1966; Серебрякова, 1971а, б). Обобщая все вышесказанное, отметим, что онтоморфогенез явнополицентрических трав может заканчиваться сенильным возрастным состоянием. В этом случае растение переходит в фазу онтоморфогенеза ***парциальный куст***. Последнее характерно и для многих наземных трав (Смирнова и др., 1976; Курченко, 1997, 2010 и др.).

У явнополицентрических трав с полной ранней специализированной морфологической дезинтеграцией, онтоморфогенез проходит несколько иначе. Особи семенного происхождения *Sagittaria sagittifolia* в первый год жизни не зацветают[41] (Кривохарченко, Жмылев, 1996; Лелекова, 2006), но при этом, начиная с имматурного онтогенетического состояния у них наблюдается формирование пазушных экстравагинальных столонов с терминальными клубнями (Коровкин, 1987; Кривохарченко, Жмылев, 1996; Лелекова, 2006; Лапиров, 2009), в результате чего растение становится явнополицентрическим. У *S. sagittifolia*, как и у других столонно-клубневых явнополицентрических видов, побег переходит из ***фазы первичного одноосного побега*** в ***фазу первичный куст*** (рисунок 5.1). Осенью, после отмирания материнского побега и столона, когда сохраняется лишь клубень, растение переходит сначала в ***фазу компактного клона*** (партикулы в широком смысле слова (см. Жмылев и др., 2005; Беляков и др., 2025в), в нашем случае – совокупности клубней) рисунок 5.1). Далее мы можем проследить только

[40] К сожалению, с точки зрения экологических условий мест произрастания, кроме того, что растения для исследования изымались из песчаных и аллювиально-тугайных почв с периодом затопления 3–4 месяца (Харламова, 1997), в работе ничего не отмечено.

[41] Подобное явление отмечено ранее и для A*lisma plantago-aquatica* (Лапиров, 2014а).

онтогенез раметы, в ходе которого партикула из ***фазы компактный клон***[42] переходит в ***фазу первичного побега*** (нарастает моноподиально), затем в ***фазу первичный куст*** (при этом главная ось нарастает симподиально), в ходе которой формируется 2–3-х членный симподий со столонами и клубнями (Лелекова, 2006; Лапиров, 2009). Отметим, что первые столоны у *S. sagittifolia* начинают развиваться в момент развертывания терминального соцветия на первом (сформированном из клубня) монокарпическом побеге, аксимподиальное нарастание, в этот момент, еще отсутствует. После отмирания клона в грунте снова остаются только вновь сформированные клубни, в результате чего растение вновь переходит в ***фазу компактного клона*** (рисунок 5.1). Таким образом, в результате замкнутого цикла воспроизведения (путем ежегодного формирования клубней), осуществляется неограниченно длительное существование особей *S. sagittifolia* в виде однолетника вегетативного происхождения. Здесь мы не наблюдаем ни фазы формированиия куртины, ни последующей фазы системы парциальных кустов, как у ранее рассмотренных нами явнополицентрических гелофитов. Отметим, что у *Sagittaria potamogetonifolia*, в отличии от *S. sagittifolia*, как мы указывали ранее, активно формирует боковые вегетативно-генеративные полурозеточные побеги, нарастающие акросимподиально (по типу материнского (первичного) побега). В данном случае онтоморфогенез, по нашему мнению, протекает по следующей схеме: ***первичный побег → первичный куст → куртина → система парциальных кустов***. В осенний период с появлением столонов и клубней растение переходит в фазу ***компактный клон***. Весной в процессе развития раметы из терминальной почки клубня наблюдается прохождение всех выше показанных фаз.

У особей генеративного происхождения явнополицентрического гелофита с полной ранней специализированной морфологической дезинтеграций *Nelumbo komarovii* в конце первого года развития на концах корневища формируются утолщенные покоящиеся клубневидные структуры, благодаря которым растения (особенно, находящиеся в виргинильном возрастном состоянии) зимуют (Хроленко и др., 2019). В отличие от *Sagittaria sagittifolia*, генета *N. komarovii* в течение первого года развития проходит, как и другие столонообразующие явнополицентрические виды, фазы ***первичный побег → главная ось*** (формируется система симподиально сменяющих друг друга побегов возрастающих порядков) → ***компактный клон*** (в виде клубневидной структуры) (Хроленко и др., 2019). Дальнейшее развитие *Nelumbo komarovii* (также, как и *N. nucifera*) в литературе детально не описано. Между тем Г.Е. Титова и В.Е. Васильева (2000) вслед за рядом других ученых, также указывают на ежегодное формирование у *N. nucifera* перезимовывающих клубней, на базе которых в весенний период и происходит возобновление популяций. Однако, на основе устного сообщения С.В. Кособоковой, у взрослых растений *N. nucifera* корневища в

[42] Под терм. «компактный клон» понимаем клон, образованный из ежегодно обособляемых специализированных побегов возобновления (по: Коровкин, 2013).

течение зимнего периода не перегнивают, а остаются живыми. Поэтому ранее нереализованные боковые почки, располагающиеся на корневищах (кроме одночленных клубней), также могут способствовать возобновлению популяции. Поэтому мы можем предположить, что у представителей *Nelumbo* морфогенез идет в направлении: ***первичный побег → главная ось → первичный куст → куртина → система парциальных кустов***.

Среди явнополицентрических гелофитов отмечены и однолетние растения, такие, например, *Monochoria vaginalis*. У этого растения, в отличие от остальных видов явнополицентрических гелофитов, отсутствует специализированная морфологическая дезинтеграция. Как и все гелофиты, на первых этапах своего развития, это растение нарастает моноподиально, образуя сначала розеточный участок. В этот период побеговая система соответствует фазе морфогенеза – ***первичный побег***. В дальнейшем растение формирует несколько удлиненных метамеров, в результате чего побег полегает. Формирование первого терминального и последующих цветоносов приводит к переходу от моноподиального к симподиальному характеру нарастания побеговой оси. Отметим, что в узлах удлиненных метамеров развиваются придаточные корни, растение становится явнополицентрическим. В этот период растение переходит в промежуточную фазу морфогенеза – ***симподиально нарастающего побега*** или ***главной оси***, представляющего собой систему, состоящую из главной оси и системы симподиальных побегов замещения. В дальнейшем, наблюдается развитие пазушных почек, располагающихся в узлах базального участка побега, что соответствует фазе морфогенеза ***первичный куст***. Многократное симподиальное нарастание главной оси и боковых побегов способствует переходу растения в ***фазу рыхлый куст***, в которой растение отмирает.

Таким образом на основе классификации биоморф по особенностям хода онтогенеза, разработанной О.В. Смирновой с соавт. (1976) нами показано, что гелофиты обладают широким спектром разнообразия путей онтоморфогенеза.

Поливариантность развития в онтоморфогенезе (в зависимости от характера обводненности) ярко проявляется как у многолетних (*Alisma plantago-aquatica*) и малолетних (*Alisma gramineum* и *Caldesia grandis*) моноцентрических гелофитов, так и у однолетника *Zizania aquatica*.

Поливариантность онтоморфогенеза у частух состоит, прежде всего в том, что в процессе акросимподиального нарастания побега возможно формирование не только одного замещающего побега, но и двух. В первом случае первичный побег переходит в фазу главной оси, что соответствует схеме 1а (см. таблицу 3 в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976)) разработанной для моноцентрических трав без дезинтеграции. Во втором случае растение продолжает свой онтоморфогенез, переходя из фазы главной оси в фазу первичного куста, а затем

кустящейся и некустящейся партикулы (либо из фазы первичного куста, и, далее, переход в фазу некустящейся партикулы). Последняя соответствует сенильному и субсенильному онтогенетическим состояниям. Этот случай соответствует схеме морфогенеза 3б (см. таблицу 3 в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976)), изображенной для моноцентрических растений с полной ранней (поздней) неспециализированной морфологической дезинтеграцией. Отметим, что в описанных случаях моноцентрические гелофиты (малолетники) в процессе своего онтоморфогенеза не переходят ни в фазу куртины, ни в фазу дерновины, ни в фазу рыхлого куста.

У *Zizania aquatica* поливариантность онтоморфогенеза проявляется в условиях изменения уровенного режима (Беляков и др., 2025а, в). В сезонном климате дезинтеграция у этого растения не наступает так как морфологическая и физиологическая связь с главной осью и боковыми побегами не теряется до полного отмирания растения. При этом боковые побеги имеют некоторую самостоятельность из-за наличия собственных придаточных корней. В данном случае лишь вариант 2 (см. таблицу 3 в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976)), описанный для моноцентрических видов с частичной поздней неспециализированной морфологической дезинтеграцией), в полной мере соответствует направлению онтоморфогенеза наземной или мелководной формы *Z. aquatica*. Заметим, что в сезонном климате, нахождение этого растения в сенильном и субсенильном онтогенетических состояниях в фазе онтоморфогенеза рыхлый куст (терм. по: Смирнова и др., 1976) – невозможно. Схема онтоморфогенеза для погруженной (глубоководной) формы этого вида и первоначально погруженной (глубоководной) формы после отступления воды в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976) не отражена.

Ход онтоморфогенеза неявнополицентрических гелофитов с моноподиальной розеточной моделью побегообразования и частичной поздней неспециализированной морфологической дезинтеграцией в полной мере соответствует схеме 2 (см. таблицу 3 в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976)) для неявнополицентрических растений. Кроме гелофитов (*Butomus umbellatus* и *Schoenoplectus lacustris*) по такому же пути проходит онтоморфогенез гигрогелофита *Acorus calamus.* Отметим, что одной из наиболее важной черт этих видов, по нашему мнению, является нахождение растения в генеративном возрастном состоянии одновременно в двух фазах морфогенеза – в фазе диффузно-ветвящейся системы первичного побега (то главная ось продолжает свое моноподиальное нарастание) и в фазе диффузно-ветвящихся партикул, отделившихся от материнского побега с апикального конца.

Онтоморфогенез у большинства явнополицентрических симподиально нарастающих гелофитов с полной ранней специализированной морфологической дезинтеграцией, преимущественно, соответствует типу 2б (см. таблицу 3 в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976)) для явнополицентрических особей с полной ранней (поздней) специализированной морфологической дезинтеграцией. Однако морфогенез *Scolochloa festucaceae* и *Zizania latifolia*

может соответствовать типу 2в (см. таблицу 3 в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976)). На примере *Sparganium* выявлено, что длительность нарастания первичного побега (генеты) отражается, в хоть и кратковременном, но возможном существовании одновременно двух морфогенетических состояний (как в случае с неявнополицентрическими гелофитами) – фазы куртины и в фазы системы парциальных кустов.

Наибольшая сложность в выделении фаз морфогенеза характерна для явнополицентрических столонноклубневых видов гелофитов с ранней полной морфологической дезинтеграцией. Так, по нашему мнению, *Sagittaria sagittifolia* не способна к формированию ни куртины, ни дерновины, как таковой. Здесь не наблюдается многократного ветвления первичного побега, а также не происходит развития новых парциальных кустов из клубневидных структур в нынешнем вегетационном сезоне. Кроме того, связь клубневидных структур посредством столонов слишком недолговечна для всех выше указанных фаз онтоморфогенеза. Особь генеративного происхождения проходит ряд фаз (первичный побег → первичный куст → компактный клон), которые в полной мере соответствуют таковым для раметы (если считать первичный побег – моноподиально нарастающим побегом, развивающимся из терминальной почки клубня). Введенная нами фаза морфогенеза «компактный клон», прежде всего, призвана показать продолжительность периода пребывания специализированного побега (например, клубня или туриона у гидрофитов) в данной фазе морфогенеза без какого-либо видимого развития. Можно отметить некоторое сходство онтоморфогенеза *S. sagittifolia* с гидрофитом *Stuckenia pectinata* – столонно-клубневым явнополицентрическим малолетником вегетативного происхождения, в ходе онтоморфогенеза которого фазе компактный клон предшествует фаза куртины (терм. по: Жукова и др., 1989). Это, по-видимому, характерно и для *Nelumbo nucifera*.

У *Monochoria vaginalis* – явнополицентрического однолетника гелофита в сезонном климате естественные процессы дезинтеграции не наблюдаются (как и у *Zizania aquatica*). Подобного пути онтоморфогенеза О.В. Смирновой с соавт. (1976) не описано. Однако, наиболее близким для данного вида следует считать путь 1 (см. таблицу 3 в работе О.В. Смирновой с соавт. (1976)) для явнополицентрических растений с частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией.

Заключение по Главе 5

У гелофитов, как у большинства растений, существуют два модальных пути развития – семенной и вегетативный, что, как указывает А.Г. Лапиров (2010, с. 15), «…не только создает неодинаковые потенциальные возможности, но и ведет к реализации разнообразных путей онтогенеза в различных условиях окружающей среды…».

Характер вегетативной подвижности, формируемый в процессе онтогенеза у различных видов гелофитов, влияет на их жизненную стратегию. Так, у видов, относящихся к явнополицентрической биоморфе, вегетативное размножение превалирует над генеративным, а их жизненные потенции направлены на относительно равномерное освоение нового и удержание ранее занятого пространства (Смирнова и др., 2002). Последнее, как указывает О.В. Смирнова с соавт. (2002), затрудняет проникновение других видов в популяции растений с явнополицентрической биоморфой, что замедляет ход сукцессии либо в корне меняет ее направление. Подобное, в полной мере характерно и для неявнополицентрических растений.

Успешность вегетативного размножения, как у явно-, так и неявнополицентрических растений определяется значительным омоложением формируемых растениями вегетативных диаспор (последнее наиболее успешно реализуется у столонно-клубневых гелофитов), что обуславливает особенности возрастной структуры популяций (Смирнова и др., 2002). Пропуск ими начальных фаз онтогенеза ведет к сокращению времени прохождения частного онтогенеза (например, онтогенеза побега пазушной почки или клубней) и общей длительности жизни клонистов, быстрота замещения которых новыми клонистами способствует пролонгации большого жизненного цикла генеты, которая становится практически бессмертной (Серебрякова, 1983; Савиных и др., 2015; Савиных, 2019). Таким образом, особенностью онтогенеза явно- и неявнополицентрических растений является то, что онтогенез их генет проходит в ряду поколений рамет и неразрывно связан с процессами ранней морфологической дезинтеграции (Смирнова и др., 2002; Савиных и др., 2015; Савиных, 2018а, б, 2019). Сказанное выше по праву может считаться механизмом популяционного уровня, повышающим устойчивость популяции.

У моноцентрических растений, в результате их компактизации, наоборот, превалирует генеративное размножение за счет высоких показателей семенной продуктивности, что объясняется высокой смертностью растений (Смирнова и др., 2002; Лапиров, 2012б). В отличие от явно- и неявнополицентрических растений, моноцентрические растения часто не могут долго удерживать за собой пространство, если это не антропогенно-нарушенные ценозы.

В процессе онтогенеза и морфогенеза, у гелофитов (как и у других растений) проявляется структурная, динамическая, функциональная поливариантность и поливариантность путей онтогенеза. Несмотря на это тот или иной вид растения имеет, как правило, один основной модальный путь онтогенеза, который определяется спецификой его жизненной формы.

На поливариантность онтогенеза ряда видов гелофитов важное значение оказывает сочетание у них неполного и частного онтогенезов, что зачастую связано с высокой лабильностью вегетативных органов. Так, например, типичные побеги замещения трав сезонного климата могут отличаться неодинаковой длительностью жизни и отсутствием отдельных онтогенетических состояний при прохождении ими частного онтогенеза. Высокая лабильность

вегетативных органов гелофитов проявляется в возможности перехода одной функциональной зоны побега в другую (например, верхней зоны торможения в зону обогащения), что может вызвать повышение уровня его жизненности за счет увеличения общей ассимилирующей поверхности, интенсификации семенного и вегетативного размножения (Жукова, 2001; Беляков и др., 2025в) и значительно увеличивает мобилизационный резерв изменчивости (Нотов, Жукова, 2019). Все это, в конечном итоге и позволяет осуществить переход одной жизненной формы в другую (как это может происходить, например, у однолетника *Zizania aquatica*).

Наличие поливариантности по способу размножения у гелофитов обеспечивает компенсаторные механизмы для самоподдержания популяции (Жукова, 1995б). Имеющиеся у гелофитов механизмы ритмологической поливариантности нередко обеспечивают асинхронность и растянутость периода цветения и плодоношения, как в одной, так и в разных локальных популяциях. Таким образом, сочетание различных типов поливариантности онтогенеза у гелофитов способствует устойчивому существованию видов за счет расширения их адаптивных возможностей для более полного освоения биотопа в меняющихся условиях окружающей среды (Жукова, 2001; Лапиров, 2010).

Все указанное в полной мере характерно и для представителей двух других пограничных с гелофитами экологических групп – гидрофитов и гигрогелофитов. Правда в отличие от гигрогелофитов, возможность изменения жизненной формы в процессе онтогенеза (при воздействии различных факторов, например, уровенного режима) (Мальцева, 2009; Петрова, 2016), встречается у гелофитов лишь в немногочисленных случаях.

На последовательность прохождения фаз онтоморфогенеза гелофитов влияют не только степень вегетативной подвижности и продолжительность жизни побеговых систем, а также тип и период наступления (отсутствия) дезинтеграции (Смирнова и др., 1976), но и характер нарастания побеговой системы, поэтому строгая последовательность фаз онтоморфогенеза может быть не всегда очевидной (Савиных, 2014в; Савиных, Черемушкина, 2015). Примером сказанному могут служить такие виды как *Zizania aquatica* и *Alisma plantago-aquatica*, которые в зависимости от тех или иных факторов среды или особенностей онтогенеза способны трансформировать свою биоморфу и, соответсвенно, проявлять поливариантность путей онтоморфогенеза. При этом для большинства видов характерно наличие достаточно четкой смены последовательности фаз онтоморфогенеза, что связано с особенностями их архитектурной модели и жизненной формы.

ГЛАВА 6: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕЛОФИТОВ

В главе обобщены и проанализированы данные по экологии местообитаний разных видов видов гелофитов, их биологической продуктивности и естественным сукцессионным изменениям, происходящим в их сообществах.

6.1 Экологические особенности местообитания

Гелофиты – это прибрежно-водные растения, поэтому различия в характере местообитаний большинства видов кроются в трофическом статусе водоемов, минерализации, pH, солесодержании, типе грунтов и т.п. Между тем, большинство видов гелофитов (*Phragmites australis, Alisma plantago-aquatica, A. gramineum, Butomus umbellatus, Sagittaria sagittifolia, Schoenoplectus lacustris, Sparganium emersum, Zizania aquatica, Typha angustifolia* и *Equisetum fluviatile*) индифферентны к этим показателям (Ferren, 1977; Смиренский, 1952; Короткевич, 1970; Богачев, Филин, 1990; Мавродиев, 1997; Зиновьева, Дурникин, 2012; Беляков, 2016). Они заселяют прибрежные мелководья олиго-, мезо- и эвтрофных (Дубына и др., 1993) озер, прудов, рек, стариц (Смиренский, 1952; Casper, Krausch, 1980; Егорова, 2005; Лисицына и др., 2009; Краснова, Кузьмичев, 2013). В прохладных, насыщенных минералами (Misson et al., 2016) стоячих и слабопроточных мезо- и эвтрофных водах растет *Hippuris vulgaris* (Дубына и др., 1993; Gałczyńska et al., 2019). *Alisma gramineum, A. plantago-aquatica,* а также *Sparganium erectum* и *S. neglectum* принадлежат, преимущественно, к теплолюбивым мезоэвтрофным видам (Беляков и др., 2019; Ефремов, Евженко, 2021). Наряду с этим среди гелофитов, как и среди других экологических групп водных растений, присутствуют виды, предпочитающие водоемы с низким или средним уровнем трофического статуса (от олиготрофного до мезотрофного типа), например, *Scolochloa festucacea* (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а). Среди *Sparganium* к таковым относятся гелофиты *S. angustifolium*, *S. glomeratum, S. natans* и *S. hyperboreum* (Беляков и др., 2017, 2020, 2021, 2022; Беляков, Лапиров, 2018; Беляков, Филиппов, 2018 и др.), а также гидрофит *S. gramineum* (Belyakov, Lapirov, 2018), который, как и *S. angustifolium,* относится к «изоэтидам» (Марков, Грушенков, 2023) – особой морфоэкологической розеткообразующей группе водных растений (в которую входят *Isoëtes, Lobelia dortmanna, Subularia aquatica*).

По показателю минерализации *Sparganium* можно разделить на виды, растущие в водоемах с минерализацией не более 200 мг/л (*S. angustifolium, S. glomeratum, S. gramineum, S. natans* и *S. hyperboreum*), виды, растущие в водоемах с минерализацией от 120 до 500 мг/л (*S. erectum,*

S. microcarpum и *S. neglectum*) и виды, с широким диапазоном минерализации (от 20 до 1440 мг/л), такие как *S. emersum*. При этом, если представители подрода *Xanthosparganium*, как и большинство других видов гелофитов встречаются в водах с широким спектром pH (от 5,8 до 8,5–9,0), нередко предпочитая реакцию среды близкую к нейтральной, а в некоторых случаях хорошо растут в условиях слабокислой (либо иногда переносят умеренно-кислую) реакции pH, то представители подрода *Sparganium* – предпочитают водоемы со слабощелочной реакцией pH.

Широкие градиенты ключевых гидрохимических параемтров у разных видов растений могут быть связаны с природно-климатическими особенностями конкретных регионов. Так, например, *Sparganium emersum* (распространен от зоны лесотундры до зоны степей и полупустынь), на территории Западно-Сибирской равнины растет в водоемах с минерализацией вод до 1440 мг/л, а pH – 4,9–8,0 (Свириденко и др., 2016), на севере Европейской части России – минерализация находится в пределах от 21 до 307–500(700) мг/л., а pH – 6,1–9,2 (Бобров и др., 2006; Дурникин, 2014; Беляков, 2016; Мосеев и др., 2023; наши данные и др.). В Северо-Восточной Азии *S. emersum* отмечен в водоемах с низкой минерализацией и диапазоном pH от 6,0 до 8,5 (Mochalova, Efimov, 2022). Подобное можно проиллюстрировать и на примере *S. hyperboreum* (распространен в пределах от северной тайги до типичных тундр), популяции которого на территории Архангельской обл. отмечены в озерах с минерализацией до 1000 мг/л и pH 7,6–8,1 (Мосеев и др., 2023). На территории Западно-Сибирской равнины вид растет в водах с минерализацией от 6 до 200 мг/л и pH 5,1–7,5 (Свириденко и др., 2013; Мочалова и др., 2014; Беляков и др., 2022) и цветностью до 255°, а на крайнем северо-востоке Северо-Восточной Азии – от 0,04–1,3 до 10,2 мг/л и pH 5,4–8,1 (Mochalova, Efimov, 2022; Мочалова и др., 2023).

Отметим, что эвтрофикация водоёмов и, как следствие, снижение прозрачности вод способствует появлению широко распространенного в Европейской части России гибрида *S. ×foliosum* (Mäemets, 2016; Беляков и др., 2017). На территории Европейской части России (где обнаружено большее число наших находок), гибрид встречается в литоральной зоне олигомезотрофных, мезотрофных и мезоэвтрофных слабоминерализованных (12,0–51,0 (иногда до 140,0 мг/л)) озерах с реакцией pH от 5,8 до 9,5 (Беляков и др., 2017; Беляков и др., 2020, 2021), прозрачностью до 0,7–1,25 м и цветностью от 25–85 до 250–290° (в озерах, где гибрид растет со *S. gramineum*, цветность воды не превышает 135–190°). Отметим, что самый низкий показатель pH (5,8–7,6) в разные годы отмечен нами на оз. Тихмень (Тверская обл.) и Полево (Ивановская обл.), а самый большой (9,5) – на оз. Новинское (Респ. Карелия).

Заметим, что соленость воды является одной из основных химических характеристик, ограничивающих распространение растений вод (Kaijser et al., 2019). По отношению к солености воды все виды *Sparganium* принадлежат к пресноводным гелофитам, к олигогалинным (соленость 300–3000 mg l^{-1} Cl^- (классиф. по: Kaijser et al., 2019)) – *Schoenoplectus lacustris, Zizania*

aquatica, *Typha angustifolia* и *T. latifolia*, к мезогалинным (соленость 3000–10,000 mg l^{-1} Cl^- (классиф. по: Oertli, 1964; Kaijser, et al., 2019)) – *Phragmites australis* (Kaijser, et al., 2019). Имеются и виды (например, *Glyceria maxima* и *Zizania palustris*) с промежуточными показателями солености вод, которые относятся к пресноводно-олигогалинным (Kaijser, et al., 2019; Varty et al., 2024). Кроме указанных выше видов в солоноватых водоемах могут встречаться *Scholochloa festucaceae* и *Butomus umbellatus* (Смиренский, 1952).

По отношению к степени освещения все виды гелофитов следует относить к гелиофитам (в том числе и виды *Sparganium*), поэтому популяции различных видов, в большинстве своем, встречаются на хорошо освещенных участках. Так, наблюдения Г.А. Бойко и Ю.Е. Алексеева (1990) показывают, что при затенении заросли *Sparganium emersum* исчезают. По нашим материалам ряд видов, в том числе *S. emersum* (Беляков, 2016), *S. glomeratum* и *S. natans*, успешно выдерживают затенение. Первый вид неоднократно отмечался в условиях сильного затенения кустами *Salix cinerea* (на р. Сунога в окрестностях п. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н), под мостами, а два остальных – в условиях затененных канав и в старых обводненных колеях на лесных дорогах, лесных ручьях. Затенение могут выдерживать и другие виды гелофитов, например, *Sagittaria sagittifolia*, причем для *Phragmites australis* небольшое затенение растений даже благоприятно (Короткевич, 1970).

По отношению к скорости течения большинство видов гелофитов принадлежат к группе реоксенов (Thienemann, 1912 – цит. по: Кокин, 1982; Sculthorpe, 1967) – растений вод, встречающихся в стоячих или слабо проточных водоёмах со скоростью течения до 0,2 м/с. К таким видам, прежде всего, относятся *Phragmites australis* (Roll, 1938 – цит. по: Кокин, 1982; Gessner, 1955), *Phalaroides arundinaceae*, *Zizania aquatica* (Ferren, Good, 1977; Tucker et al., 2011) и *Z. latifolia*, а также ряд видов *Sparganium* (*S. erectum*, *S. angustifolium*, *S. gramineum*, *S. glomeratum*, *S. natans*, *S. hyperboreum*). Лишь немногочисленные виды гелофитов могут быть отнесены к реобионтам – растут на скоростях течения от 0,2 до 0,7 м/с (Thienemann, 1912 – цит. по: Кокин, 1982; Sculthorpe, 1967). Среди них – *Glyceria maxima* (Roll, 1938 – цит. по: Кокин, 1982), *Schoenoplectus lacustris*, *Hippuris vulgaris* (Gessner, 1955), *Sparganium microcarpum* и *S. neglectum*, наиболее часто встречающиеся (в рамках своего ареала) в речных экосистемах (Беляков, 2015, 2016). Отметим, что *S. angustifolium* также, нередко, можно обнаружить на течении в речных условиях (Yu et al., 2018), хотя он обычно растет в озерах. Между тем, отдельные виды одинаково успешно могут расти как в стоячих, так и текущих водах. Так, например, популяции *S. emersum* были обнаружены нами на р. Позимь (г. Ижевск, Респ. Удмуртия) на потоке со скоростью течения около 0,7 м/с (Беляков, 2016). Данный вид способен расти и на более низких на скоростях течения от 0,2–0,3 до 1,7 м/с (Gessner, 1955). Отметим, что *Sagittaria sagittifolia* и *Butomus umbellatus*, как и *Schoemoplectus lacustris*, могут

быть обнаружены в широком диапазоне скоростей течения – от 0,4 до 0,7–1,2 м/с (Смиренский, 1952; Gessner, 1955). На примере некоторых видов хорошо заметен относительный характер классификации A. Thienemann, так как в отдельных регионах один и тот же вид может вести себя по-разному (Gessner, 1955). Так, например, в одних регионах *Alisma plantago-aquatica* указывается как реобионт (Кокин, 1982), для других – как реофил (Gessner, 1955).

Вместе с тем большинство гелофитов (например, *Equisetum fluviatile, Schoenoplectus lacustris, Sagittaria sagittifolia, Typha angustifolia* и все *Sparganium*) не устойчивы к волновым явлениям и сильному ветру, поэтому они предпочитают поселяться на участках закрытой литорали (Смиренский, 1952; Богачев, Филин, 1990; Мавродиев, 1997). В этом смысле исключением является *Scholochloa festucaceae*, предпочитающий открытые местообитания, где конкуренция с другими растениями может быть сведена к минимуму (Смиренский, 1952).

Гелофиты достаточно лабильны к различным типам грунтов, то есть относятся к группе эвритрофов (Смиренский, 1952; Экзерцев, 1966; Лисицына, 1979; Casper, Krausch, 1980; Катанская, 1981; Дубына и др., 1993; Краснова, Кузьмичев, 2013; Gałczyńska et al., 2019 и др.). Например, *Zizania aquatica, Sagittaria sagittifolia, Hippuris vulgaris, Typha angustidolia* и *T. latifolia* (Козлов, 1926; Смиренский, 1952; Капитонова и др., 2012), *Equisetum fluviatile* (Смиренский, 1952; Богачев, Филин, 1990) и *Sparganium* (Беляков, 2015, 2016; Беляков, Филиппов, 2018; Belyakov, Lapirov, 2018; Беляков и др., 2019б; Belyakov, 2023) могут расти на песчаных, песчано-каменистых, песчаных с наилком, илистых и торфянистых грунтах. Однако, наиболее часто гелофиты, в основной своей массе, хорошо растут на илистых донных отложениях либо на заиленных минеральных грунтах (Смиренский, 1952; Gessner, 1955; Шехов, 1962; Лисицына, Жукова, 1971; van den Brink et al., 1995; Капитонова и др., 2012; наши наблюдения). Для некоторых видов гелофитов это подтверждено экспериментами по изучению биомасы растений, выращиваемых на различных типах грунтов (Лисицына, Жукова, 1971; Капитонова и др., 2012). Между тем, некоторые виды все же предпочитают минеральные грунты. К последним можно отнести, например, *Scholochloa festucaceae*, который наиболее часто встречается на крупнозернистых песчано-каменистых грунтах бедных азотом (Смиренский, 1952), но может расти на кислых и слабокислых почвах (Бобров, Филиппов, 2024).

Гелофиты оптимально чувствуют себя либо на увлажненных грунтах, либо на глубинах до 0,3–0,7 м. Однако они могут расти и на глубинах до 1,5–2,5(3,0) м. Так, например, на территории Ленинградской обл. и Карелии *Equisetum fluviatile* способен поселяться на глубинах до 1,7–2,2 м при высоте побегов в 2,4 м., *Schoenoplectus lacustris* может быть обнаружен на глубине до 1,5–2,0(2,5) м (в Средней Азии – до 4,0 м) (Смиренский, 1952), *Zizania aquatica* и *Hippuris vulgaris* до 1,5–2,0(3,0) м (Arber, 1920; Ferren, Good, 1977; Casper, Krausch, 1980; Дубына и др., 1993; Tucker et al., 2011 и др.). *Alisma gramineum, A. plantago-aquatica, Scholochloa festuaseae, Butomus*

umbellatus, *Sagittaria sagittifolia* и *Sparganium natans*, также могут расти на глубинах до 1,5–2,0 м (Glück, 1905; Смиренский, 1952), а иногда и 4,5 м, где растения образуют стерильные формы (Экзерцев, 1966; Лисицына, 1979; Дубына и др., 1993; Jacobs et al., 2011).

Отметим, что максимально возможная глубина произрастания растений регулируется прозрачностью и цветностью воды, зависящей от содержания в ней гуминовых кислот и показателя общей щелочности. Так, цветность вод в местообитаниях *S. natans* и *S. glomeratum* на территории Вологодской обл. изменяется от 63,4 и до 432,2° для первого вида и в пределах 124,2–432,2° – для второго (Филиппов, 2015). Такая цветность обусловлена тем, что данные виды обычно встречаются в межкочьях и мочажинах низинных и переходных болот, в болотных озёрах и ручьях, по заболоченным берегам рек, озёр, в техногенно-трансформированных водоемах (Панарина, 2006; Sun, Simpson, 2010; Филиппов, 2008, 2015; Лисицына и др., 2009; Беляков, Филиппов, 2018; Гафурова, 2019; Волкова и др., 2020; Verkhozina et al., 2020 и др.). В западной Сибири *S. hyperboreum* встречается в водоемах с цветностью до 255°. Цветность вод в местообитаниях *S. angustifolium* и *S. gramineum* в Европейской части России и на ее Северо-Западе колеблется в пределах 0–100° – для первого и 7–120° – для второго вида, соответственно. Последние два вида обычны для непроточных озер.

Изменение уровенного режима водоемов влечет за собой перестройку большинства абиотических условий, с которыми сталкиваются водные растения (Hamann, Puijalon, 2013; Zhao et al., 2021). Поэтому, некоторые виды водных растений приспособились формировать различные экологические формы, которые выражаются в изменении морфологических, анатомических или физиологических признаков (Arber, 1920; Горлова, 1992; Li et al., 2011; Hamann, Puijalon, 2013). Так, например, для гелофитов такая адаптация присуща, например, стрелолисту, частухам, водяной сосенке (Смиренский, 1952; Воронихин, 1953; Кокин, 1982; Горлова, 1992; Беляков, 2015), а также большинству видов *Sparganium* (Cook, 1962; Cook, Nicholls, 1986; Беляков, 2016; Филиппов, Беляков, 2018; Belyakov, 2023). При повышении уровня воды они способны вновь образовывать либо полупогруженную форму (с возвышающимися над водой листьями), либо форму с плавающими на поверхности воды листьями. Однако, для гелофитов наиболее характерным является лишь частичное погружение побегового тела в воду, что способствует активному транспорту кислорода к корням (van den Brink et al., 1995). Затопление растений на продолжительный срок в течении вегетационного периода препятствует передаче растениями кислорода и, соответственно, приводит к прекращению их роста (Armstrong, 1969; van den Brink et al., 1995). В некоторых случаях длительные, а иногда и многократные изменения уровенного режима, особенно если растение растет на донных отложениях с восстановительными свойствами (так как отложения такого типа могут вызывать больший кислородный стресс, поскольку потребность в кислороде их намного больше

(Armstrong, 1969)), способствуют снижению показателей роста (van den Brink et al., 1995), а иногда и исчезновению популяции (Belyakov, 2023). Так, например, после продолжительного стояния высокого уровня воды (в течение 2-х лет выше обычного на 1 м), популяции *Scolochloa festucacea*, *Schoenoplectus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, *Sparganium erectum* и *Typha latifolia* полностью или почти полностью исчезали (van der Valk, 1994; van den Brink et al., 1995). Терпимость к длительному повышению уровенного режима ранее была отмечена для популяций *Sagittaria sagittifolia* и *Phragmites australis* (в меньшей мере для *Typha angustifolia* и *T.* ×*glauca*) растущих на минеральных, умеренно восстановительных и органических, сильно восстановительных донных отложениях (van der Valk, 1994; van den Brink et al., 1995; Мавродиев, 1997). Последнее также наблюдалось нами на территории Верхнего и Нижнего Поволжья на популяциях *Sparganium erectum*, длительное затопление которых способствовало сильному изреживанию зарослей (Беляков, 2016; Беляков и др., 2019б; Belyakov, 2023).

По экологическим особенностям гелофиты можно разделить на две группы: виды с широкой экологической амплитудой, приуроченные к разнообразным экотопам в большом спектре природно-климатических зон (*Phragmites australis*, *Sparganium emersum*, *Equisetum fluviatile* и др.) и виды, отличающиеся приуроченностью к специфическим типам водных объектов, характеризующихся низким или средним трофическим статусом, высокой прозрачностью, низкой минерализацией и близкой к нейтральной (или смещенной в какую либо сторону pH) (например, *Scholochloa festucaceae*, *Sparganium angustifolium*, *S. glomeratum*, *S. gramineum*, *S. natans* и *S. hyperboreum*). Максимальная глубина, на которой могут расти представители этой экологической группы, достигает 3(4) м и зависит от показателя прозрачности и цветности вод. Как правило, практически все виды гелофитов – гелиофиты, встречаются на различных типах грунтов. По отношению к скорости течения масса гелофитов принадлежит к группе реоксенов (растущих в стоячих либо медленнотекущих водах) и лишь немногие из них могут быть отнесены к реобионтам (например, *Glyceria maxima, Schoenoplectus lacustris, Hippuris vulgaris, Sparganium microcarpum*).

Гелофиты могут служить хорошими индикаторами гидрологического режима водоемов, но в большинстве случаев не способны выполнять эту роль по отношению к гидрохимическим гидрофизическим факторам среды, так как обычно, в своем большинстве, проявляют высокую лабильность к показателям pH и минерализации вод, типу субстрата и трофическому статусу водоема.

6.2 Оценка продукции надземной биомассы

В подглаве представлены оригинальные данные (по представителям рода *Sparganium*) и обобщены сведения о динамике накоплении гелофитами надземной биомассы и влиянии на её максимальные показатели ряда экологических факторов среды, обсуждено соотношение надземной и подземной биомассы у моноцентрических и неявнополицентрических, а также явнополицентрических гелофитов.

Как правило, пик накопления различными видами гелофитов и гидрофитов надземной биомассы наблюдается в начале-середине июля – в августе (Смиренский, 1952; Довбня, 1978; Ballesteros et al., 1989; Tsuchiy et al., 1993; Asaeda et al., 2010; Liffen et al., 2013a), что связано с вступлением растений в фазу плодоношения и дальнейшем продолжением роста и развития. Так, по данным В.Г. Папченкова (1985в), максимальные значения надземной биомассы *Equisetum fluviatile* были отмечены в начале июля, в то время как у *Typha angustifolia* – к середине августа (как у *Sparganium*). По нашим данным, пик надземной биомассы на территории Верхнего Поволжья достигается ежеголовниками к концу июля – в августе, что показано нами на примере изучения сезонной динамики биомассы (на территории Ярославской обл.) четырех видов *Sparganium* – *S. erectum*, *S. microcarpum* (секция *Erecta* подрод *Sparganium*, таблица 6.1 и 6.2), *S. emersum* (секция *Natantia* подрод *Xanthosparganium*, таблица 6.3) и *S. natans* (секция *Minima* подрод *Xanthosparganium*, таблица 6.4). Заметим, что пик накопления биомассы у одного и того же вида в различных местообитаниях может достигать в разные периоды. Нами показано, что *S. emersum* в зоне свободного течения рек (по сравнению с зоной устьевых областей Рыбинского водохр.) накапливает максимальную биомассу раньше, чему способствует более ранний период спада половодья (Беляков, 2015, 2016). Подобное отмечено и у *Butomus umbellatus*, у которого в условиях обсыхающих береговых низин, закрытых лагун и заводей Рыбинского водохр., прогревание воды наблюдается раньше, поэтому вегетационный период длится 150–155 сут., а, соответственно, и достижение максимальной биомассы происходит раньше, чем в прибойной полосе и на открытых прибрежных мелководьях, где период вегетации длится 100–130 сут. (Отчет…, 1995). При этом, именно в закрытых от волнобоя лагунах, заводях и небольших заливах водохранилища *Butomus umbellatus* имеет наибольшие продукционные показатели по сравнению с прибойной полосой и пересыхающими в летний период береговыми низинами (Отчет…, 1995).

По объемам накопления сырой надземной биомассы *Sparganium* часто не уступают другим видам гелофитов. Рекордсменами по накоплению надземной биомассы среди *Sparganium* являются представители секции *Erecta* (подрод *Sparganium*). Максимальные ее значения отмечены нами в середине – конце августа, в момент созревания плодов. Так у *S. erectum* максимальные значения сырой биомассы достигают 5,300 кг/м^2, а воздушно-сухой – 1,223 кг/м^2.

У *S. microcarpum* максимальные величины сырой биомассы – 8,300 кг/м^2, а воздушно-сухой – 1,612 кг/м^2. Наименьшую надземную биомассу накапливают представители секции *Mimima* подрода *Xanthosparganium*. Так у исследованного нами представителя этой секции – *S. natans*, максимальное значение сырой биомассы в середине августа достигает 0,869 кг/м^2, а воздушно сухой – 0,084 кг/м^2). Последнее обусловлено малыми размерными характеристиками этого вида (как, собственно, и у *S. hyperboreum*) по сравнению с другими *Sparganium*. Отметим, что, по-видимому, биомасса *S. natans* может быть сопоставима с таковой у *S. hyperboreum*. Максимальные значения надземной биомассы у исследованных нами представителей секции *Natantia* подрода *Xanthosparganium*, как правило, в два раза меньше, чем у представителей секции *Erecta* подрода *Sparganium*. Так, например, у *S. emersum* максимальные значения сырой надземной биомассы колеблются в пределах 2,720–3,638 кг/м^2, а воздушно-сухой – 0,126–0,269 кг/м^2. У единственного среди всех исследованных нами представителей ежеголовников, относящегося к экологической группе гидрофитов – *S. gramineum*, максимальные зарегистрированные нами значения сырой надземной биомассы колеблются в пределах 1642,96–2,520 кг/м^2, а воздушно-сухой – 0,214–0,352 кг/м^2, что сопоставимо, а в некоторых случаях даже ниже, чем показатели сырой и воздушно-сухой надземной биомассы представителей рода *Potamogeton* (Чемерис, Бобров, 2020).

Таблица 6.1 – Сезонная динамика биомассы надземных органов *Sparganium erectum* на территории Ярославской обл.

Даты скашивания биомассы (число укосов)	Сырая биомасса (в г/м^2)	Воздушно-сухая биомасса (в г/м^2)
1	2	3
11 VII 2013 г. (n=5)	3278,96±753,37	324,54±98,21
13 VIII 2013 г. (n=2)	2922,76±24,64	617,47±2,61
30 VIII 2013 г. (n=4)	4535,00±635,00	694,50±225,10
10 IX 2013 г. (n=4)	2442,8±1197,6	667,44±323,28
24 IX 2013 г. (n=4)	1417,08±224,00	291,87±12,99

Таблица 6.2 – Сезонная динамика биомассы надземных органов *Sparganium microcarpum* на территории Ярославской обл.

Даты скашивания биомассы (число укосов)	Сырая биомасса (в г/м^2)	Воздушно-сухая биомасса (в г/м^2)
1	2	3
01 VII 2013 г. (n=5)	2264,86±758,80	296,63±108,03
20 VIII 2013 г. (n=3)	2382,71±814,24	415,69±162,83
31 VIII 2013 г. (n=6)	4566,66±2133,33	468,08±160,99
16 IX 2013 г. (n=6)	3477,50±1414,42	436,64±199,43
10 X 2013 г. (n=4)	3450,20±1240,65	585,98±237,01

Таблица 6.3 – Сезонная динамика биомассы надземных органов *Sparganium emersum* на территории Ярославской обл.

Даты скашивания биомассы (число укосов)	Сырая биомасса (в г/м^2)	Воздушно-сухая биомасса (в г/м^2)
1	2	3
27 VI 2013 г. (n=4)	1014,78±221,87	79,87±29,92
18–23 VII 2013 г. (n=4)	2577,68±1157,68	247,86±71,17
25–30 VIII 2013 г. (n=12)	1701,5±545,33	162,73±35,92
16–19 IX 2013 г. (n=4)	1707,30±984,70	207,45±54,51
06–10 X 2013 г. (n=4)	1046,74±608,85	124,93±65,38

Таблица 6.4 – Сезонная динамика биомассы надземных органов *Sparganium natans* на территории Ярославской обл.

Даты скашивания биомассы (число укосов)	Сырая биомасса (в)	Воздушно-сухая биомасса (в г/м^2)
1	2	3
2015 год		
31 V 2015 г. (n=2)	108,68±70,36	7,07±4,67
28 VI 2015 г. (n=2)	233,25±14,85	16,89±0,93
25 VII 2015 г. (n=2)	323,72±146,64	30,05±14,83
16 VIII 2015 г. (n=3)	435,94±106,58	46,72±2,36
13 IX 2015 г. (n=3)	274,13±82,72	28,73±10,57
02 X 2015 г. (n=2)	211,46±61,76	25,31±8,55
2016 год		
11 VI 2016 (n=2)	162,73±36,40	13,95±3,67
08 VII 2016 (n=2)	143,34±38,22	13,25±2,21
31 VII 2016 (n=2)	544,7±154,04	51,41±13,13
20 VIII 2016 (n=2)	650,88±217,92	62,70±19,15
27 IX 2016 (n=2)	579,33±106,75	64,34±14,94

Средние показатели надземной биомассы гелофитов в различных природно-климатических условиях неодинаковы. Так у *Typha latifolia* на территории Вятско-Камского междуречья сырая надземная биомасса в благоприятных условиях достигает 7,05±0,59 кг/м^2 (Капитонова и др., 2012), на территории Среднего Поволжья – 5,5 кг/м^2 (Папченков, 2001), в Респ. Армения 3,3–7,4 кг/м^2 (1,2–2,5 кг/м^2 – воздушно-сухая биомасса) (Барсегян, 1990). При этом для Горьковской обл. ранее было указано, что *T. latifolia* может формировать до 23,0 кг/м^2 сырой биомассы (Павлинова, 1939 – цит. по: Барсегян, 1990). Сырая надземная биомасса *T. angustifolia* так же в различных географических условиях изменяется. Так, например, на территории Среднего Поволжья она достигает 7,00±0,20 кг/м^2 (Голубева и др., 1990а, б; Папченков, 2001), на территории Вятско-Камского междуречья – 5,06±0,50 кг/м^2 (Капитонова и др., 2012), в Курганской лесостепи – 5,75 кг/м^2, Армении – до 5,8 кг/м^2, Украине – от 2,6–3,8 до 5,2 кг/м^2 и в дельте р. Селенги – 4,4 кг/м^2 (Барсегян, 1990; Дубына и др., 1993; Мавродиев, 1997). Надземная биомасса *T. ×glauca* на территории Вятско-Камского междуречья достигает 5,76±0,36 кг/м^2

(Капитонова и др., 2012), что сопоставимо с таковой у рогоза узколистного. Сырая надземная биомасса *T. laxmanni* на территории Украины не превышает 1,1–1,8 кг/м^2 (Дубына и др., 1993). Отметим, что средний показатель сырой надземной биомассы другого гелофита – *Glyceria maxima*, приведенная для Среднего Поволжья, также высока – 4,7±0,51 кг/м^2 (Голубева и др., 1990а, б; Папченков, 2001).

Нередко значительные размеры растения и образуемые ими плотные заросли не показывают высокие значения накопления сырой надземной биомассы. Примером тому могут служить длиннокорневищные длиннопобеговые гелофиты. Так, сырая надземная биомасса *Phragmites australis* на территории Украины колеблется в пределах от 1,3 до 4,8 кг/м^2 и 3,17 кг/м^2 для Чехии (Дубына и др., 1993), в Армении – до 2,9 (при среднем числе побегов – 32 шт. и их высоте – 2,5 м) (Барсегян, 1990). Максимальная сырая надземная биомасса (с 91–100% проективным покрытием) на территории Средней Волги достигает 3,70 кг/м^2 при среднем показателе для этого вида и данного региона – 2,80±0,10 кг/м^2 (Голубева и др., 1990а, б; Папченков, 2001). Близкий показатель сырой надземной биомассы *P. australis* (сделано 6 укосов) отмечен нами и для Волжского плеса Рыбинского водохр. (Ярославская обл.) – 2,70±0,58 кг/м^2 (воздушно-сухая биомасса – 1,14±0,26 кг/м^2). В эстуариях рек Приморья сырая биомасса тростниковых зарослей колеблется от 1,22±0,24 до 5,27±0,35 кг/м^2 (Колпаков, 2013). Таким образом, представленные для *P. australis* значения сырой надземной биомассы, как правило, не превышают 4–5 кг/м^2. Из этого значения выбивается показатель сырой надземной биомассы 8,2 кг/м^2 (при среднем числе побегов – 48 шт. и их высоте – 4,7 м), так же ранее приведенный для Армении (Барсегян, 1990). Судя по высоте побегов, эта биомасса, по нашему мнению, может быть более характерна для другого вида тростника – *P. altissimus* (Капитонова и др., 2020). У *Equisetum fluviatile* средний показатель сырой надземной биомассы для рек Среднего Поволжья достигает 3,0±0,7 кг/м^2 при том, что при 91–100% проективном покрытии этого вида биомасса достигает рекордных показателей 6,2–7,6 кг/м^2 (Папченков, 2001). Высокая продуктивность хвоща подтверждается и А.А. Смиренским (1952). Согласно этому ученому, в 1946 г., сырая надземная биомасса *Equisetum fluviatile* на оз. Глубоком (Московская обл., Рузский р-н) колебалась в пределах от 0,70 до 6,64 кг/м^2, при средней биомассе – 2,66 кг/м^2 и числе побегов – от 86 до 680 на м^2. На территории Украины сырая надземная биомасса у вида составляет 0,2–0,3 кг/м^2 (Дубына и др., 1993), что говорит нам о не высоком общем проективном покрытии (~60%) этого растения на данной территории. Показатель сырой надземной биомассы для *Hippuris vulgaris* составляет от 0,82 кг/м^2 в Чехии и до 1,0–1,3 кг/м^2 на Украине (Дубына и др., 1993).

Наши данные свидетельствуют о том, что в период своего максимального значения средний показатель надземной сырой биомассы популяций *Sparganium erectum*, растущих на территории

Верхнего Поволжья (4,53±0,63 кг/м^2) сопоставим с таковым для территории Среднего Поволжья (4,60±0,37 кг/м^2 – по: Папченков, 2001). На Куйбышевском водохранилище сырая надземная биомасса этого вида достигает больших величин – 5,2±0,34 кг/м^2 (Голубева и др., 1990а, б). Сырая надземная биомасса *S. erectum* на территории Украины, Чехии и Словакии, нередко оказывается значительно ниже, чем в Поволжье (от 1,7–2,3 до 2,2–4,7 кг/м^2 (Дубына и др., 1993)). То же явление характерно и для рек Англии, в которых сырая надземная биомасса достигает 2,3 кг/м^2 (Liffen et al., 2013a). Заметим, что по нашим данным, в условиях Верхнего Поволжья средние показатели сырой надземной биомассы *S. erectum* и *S. microcarpum*, в целом, сопоставимы (таблицы 6.1 и 6.2). Анализ данных по среднему показателю сырой надземной биомассы *S. emersum* на территории Верхнего и Среднего Поволжья различаются. По нашим данным, средняя сырая биомасса укоса надземных органов этого вида в пик развития биомассы на территории Верхнего Поволжья в конце июля достигает 2577,68±1157,68 кг/м^2 (при максимальной биомассе укоса 3,73±0,04 кг/м^2)[43]. Сырая надземная биомасса этого вида на территории Среднего Поволжья, по данным В.Г. Папченкова (2001), достигает 3,90±0,76 кг/м^2. Отметим, что чаще величина биомассы этого вида имеет более низкий показатель. Так надземная биомасса *S. emersum*, растущего в прудах Подмосковья, в воздушно-сухом состоянии составляет 0,26 кг/м^2 (Бойко, Алексеев, 1990), что укладывается в полученные нами значения воздушно-сухой биомассы, скошенной в период с 18–23 VII 2013 г. (таблица 6.3). Для *S. natans* с территории Украины Д.В. Дубына с соавт (1993) указывают значительные величины сырой надземной биомассы – 0,5–1,2 кг/м^2. По нашим данным сырая надземная биомасса этого вида на территории Ярославской обл. (при проективном покрытии 70–85%) достигала 0,65±0,22 кг/м^2.

Надземная биомасса, продуцируемая некоторыми гибридами гелофитов, может превышать таковую у их родительских видов. Так нами установлено, что к середине августа надземная биомасса *S. ×foliosum* (сырая биомаса – 3240,0±1051,4 г/м^2, воздушно-сухая – 298,9±120,6 г/м^2; число укосов – 7) в 2,3 раза больше ($p= 0,0322$) чем у *S. gramineum* (сырая биомаса – 1413,4±119,3 г/м^2, воздушно-сухая – 162,8±25,7 г/м^2; число укосов – 4) и в 3,2 раза больше ($p= 0,000859$) по сравнению со средним показателем биомассы *S. emersum* по рекам Ярославской обл. (сырая биомаса – 998,2±765,4 г/м^2, воздушно-сухая – 116,05±59,3 г/м^2; число укосов – 30). При этом, максимальная сырая надземная биомасса *S. emersum* в этот период, обычно, колеблется в пределах 1180–1880 г/м^2, а воздушно-сухая – 126,0–269,0 г/м^2. Однако, анализ биомассы гибридов и их родительских видов у гидрофитов (на примере рода *Potamogeton*) чаще говорит о том, что гибриды занимают промежуточное положение по биомассе между двумя родительскими видами (Чемерис, Бобров, 2020).

[43] Укос выполнен нами на р. Великая в зоне ее подпора Горьковским водохр., Ярославский р-н, Ярославская обл.

Средние показатели короткокорневищных гелофитов в водоемах, в некоторых случаях, сопоставимы по накоплению сырой надземной биомассы с длиннокорневищными гелофитами. Так, например, средний показатель сырой надземной биомассы у *Butomus umbellatus* в реках Среднего Поволжья достигает 4,1±0,32 кг/м^2, при том, что при высоком показателе общего проективного покрытия (91–100%) биомасса увеличивается в два раза (Папченков, 2001). Средний показатель сырой надземной биомассы этого вида на территории Украины в 2,5 раза меньше средней надземной биомассы по рекам Среднего Поволжья – от 1,1 до 1,6 кг/м^2 (Дубына и др., 1993). Низкие значения сырой надземной биомассы у *B. umbellatus* были ранее приведены и для пойменных водоемов Средней оби (Дубына и др., 1993). Сопоставимую сырую надземную биомассу со *S. erectum* на территории Среднего Поволжья формирует и *Schoenoplectus lacustris* (5,60±0,61 кг/м^2) (Голубева и др., 1990а, б; Папченков, 2001). Нами установлено, что сырая надземная биомасса *S. lacustris* на территории Волжского плеса Рыбинского водохр. (Ярославская обл.) достигает 3,57±0,76 кг/м^2, а воздушно-сухая – 1,12±0,18 кг/м^2 (сделано 10 укосов). При этом, в западносибирской лесостепи максимум надземной сырой биомассы достигает 8,10 кг/м^2, воздушно-сухой – 1,20 кг/м^2 (Смиренсий, 1952). Заметим, что согласно А.А. Смиренского (1952), биомасса камыша в озерах Средней Волги в два раза больше таковой в финских озерах. Сырая надзмная биомасса других видов камыша – *S. litoralis* и *S. tabernaemontani* – невелика. У первого на территории Украины и Чехии она достигает 1,1–2,3 кг/м^2 (Дубына и др., 1993). В диапазон данного показателя попадает значение средней сырой надземной биомассы этого вида из эстуариев рек Приморья (1,37±0,77 кг/м^2 (Колпаков, 2013)). У второго вида, сырая надземная биомасса достигает 0,9–2,6 кг/м^2 (воздушно-сухой вес 0,3–0,8 кг/м^2) (Армения, оз. Цовер и Атан) (Барсегян, 1990).

Полурозеточные гелофиты также нередко обладают высокой продуктивностью. Например, среднее значение сырой надземной биомассы однолетника *Zizania aquatica* в Иркутской области (к первой декаде сентября) достигает 1,98 кг/м^2 (Недзельский, Пастухов, 2010). *Sagittaria sagittifolia* в условиях рек Среднего Поволжья способна формировать заросли со средним показателем сырой надземной биомассы 5,0±0,81 кг/м^2 (максимальное значение биомассы – 10,1 кг/м^2) (Папченков, 2001), хотя на самом деле биомасса часто оказывается ниже (Голубева и др., 1990а, б; Дубына и др., 1993; Папченков, 2001). Так, например, на в Клязьминском водохр. сырая надземная биомасса этого вида достигает 3,6 кг/м^2 при 0,41 кг/м^2 сухого веса (Кабанов, 1959 – цит. по: Кривохарченко, Жмылев, 1996). То же самое касается и *Alisma plantago-aquatica*. Отметим, что несмотря на то, что А.А. Смиренским (1952) для широколиственной зоны Европейской части России были указаны очень высокие значения сырой надземной биомассы для этого вида 5,4–6,4 кг/м^2 (14–34 растения на м^2), обычно они не превышают 0,7–1,7 кг/м^2, либо 0,23–0,28 кг/м^2 (Смиренский, 1952; Дубына и др., 1993;

Папченков, 2001). Хотя существуют данные, что сырая надземная биомасса этого вида в плотных зарослях (20–34 побега/м^2 при высоте растений 1,0 м) может достигать 6,0 кг/м^2, а воздушно-сухая – 0,85 кг/м^2 (Смиренский, 1952).

Объемы биомассы одного и того же вида, собранные, приблизительно, в одно время, так же могут различаться по годам. Подобный случай ранее был показан для *Sparganium emersum* с территории Респ. Армения. Так по данным А.М. Барсегяна (1990), биомасса чистых зарослей *S. emersum*, скошенная 05 IX 1968 г., оказалась в три раза меньше, чем биомасса, скошенная 15 IX 1970 г. Наши данные, показывают обратное. Так, несмотря на то, что средний вес укосов сырой биомассы надземных органов *Sparganium natans* из дренажной канавы песчаного карьера (Ростовский р-н, Ярославская обл.) 16 VIII 2015 г. и 20 VIII 2016 г., на первый взгляд, различается почти в 1,5 раза (435,94±106,58 г/м^2 и 650,88±217,92 г/м^2, соответственно (см. таблицу 6.4)), значимых различий между ними нами не обнаружено (p= 0,7728).

На биомассу гелофитов может влиять не только глубина произрастания и тип грунта, но и индивидуальные предпочтения конкретного вида по характеру местообитания и др. (Короткевич, 1970). Так, снижению продукции гелофитов (например, *Phragmites australis*) может способствовать длительное обсыхание их местообитания, значительное засоление почвы, а также сильное загущение, приводящее к угнетению их зарослей (Смиренский, 1952; Короткевич, 1970).

Важным показателем, иллюстрирующим продуктивность фитоценоза, так же является тип грунта. Так нами ранее уже было показано, что сырая надземная биомасса *Sparganium microcarpum* на каменистых почвах в два раза меньше, чем на песчаных и песчаных с наилком (Беляков, 2015, 2016). Аналогичная особенность отмечена и на примере других видов гелофитов. Так, надземная биомасса популяций *Typha latifolia* и *T. ×glauca* на илистых донных отложениях больше, чем на глинистых и песчаных (Капитонова и др., 2012). Исследованием по влиянию типов грунтов на биомассу *Schoenoplectus lacustis* было установлено, что на торфянистых грунтах его надземная биомасса в два раза ниже, а на песчаных – в 4 раза ниже по сравнению с илистыми грунтами (Лисицына, Жукова, 1971).

Наличие у видов *Sparganium* индивидуальных предпочтений в экологических особенностях местообитания может подтвердить ряд фактов. Например, биомасса *S. emersum* в Рыбинском водохранилище и устьевых областях его рек в 2,5–3 раза выше, чем биомасса в зоне свободного течения рек (Беляков, 2015, 2016). В то же время биомасса *S. microcarpum* в устьевой области рек меньше, чем в их зоне свободного течения (Беляков, 2015, 2016). Такая особенность может быть связана с различиями в объеме биогенных элементов в водной среде. Зависимость биомассы от концентрации биогенных элементов в водоеме ранее уже была показана на примере *Phragmites australis*, где продукция надземной биомассы этого растения в эвтрофных водах оказалась значительно больше чем в мезо- и олиготрофных (Карпова, 2010).

Отношение надземной биомассы к подземной также отличается для разных видов. Например, для многолетних и малолетних длиннокорневищных явно- и неявнополицентрических гелофитов среднее значение этого показателя колеблется от 0,1 до 0,8 (у *Schoenoplectus lacustris*, *Typha angustifolia* и *Phragmites australis*) до 1,3 (*Sparganium erectum* и *Glyceria maxima*) (Смиренский, 1952; Папченков, 2001). У кистекорневых моноцентрических (*Alisma plantago-aquatica*) и короткокорневищных неявнополицентрических гелофитов (*Butomus umbellatus*) этот показатель изменяется от 1,5 до 2,0 (Смиренский, 1952; Папченков, 2001). У столонно-клубневых гелофитов, например, у стрелолиста, отношение надземной биомассы к подземной достигает 1,6–2,0 (Смиренский, 1952; Папченков, 2001, 2003в, г). Указанные данные свидетельствуют о том, что у ряда видов накопление основного объема биомассы приходится на подземную сферу (коэффициент <1), а то время как у других – наоборот, на надземную (коэффициент >1). Так, например, у *Schoenoplectus lacustris*, *Phragmites australis* и *Typha angustifolia* вес подземных структур превышает таковой у надземных, в то время как у *Sparganium erectum, Glyceria maxima, Butomus umbellatus* и *Alisma plantago-aquatica* – наоборот, основные запасы биомассы приходятся на надземную сферу. При этом, в разных группах водных растений (коротко-, длиннокорневищные (розеточные и безрозеточные), столонноклубневые, розеткообразующие) какой-либо четкой закономерности с точки зрения основного вклада биомассы в надземную или подземную сферу не установлено.

Таким образом, сезонная динамика надземной биомассы гелофитов изменяется по одновершинной кривой, пик которой достигается в начале-середине июля – в августе. В северных регионах пик биомассы может смещаться на более поздние сроки.

На скорость достижения максимальных значений биомассы надземных органов гелофитов влияет специфика условий конкретного биотопа.

Предельные значения накопления биомассы гелофитов зависят и от климатических условий, так в северных регионах (по сравнению с более южными) биомасса одного и того же вида часто падает.

Надземная биомасса, формируемая представителями рода *Sparganium*, не уступает таковой у других видов гелофитов. По максимальному значению накопления биомассы надземных органов виды данного рода выстраиваются по убыванию в следующий ряд – *S. erectum* → *S. microcarpum* → *S. ×foliosum* → *S. emersum* → *S. gramineum* → *S. natans*.

Гибриды (например, *S. ×foliosum*) способны формировать надземную биомассу, значительно превышающую таковую у одного родительского вида (*S. gramineum*) и превышающую, либо близкую биомассу, которую может накопить второй родительский вид (*S. emersum*).

У многолетних явно- и неявнополицетрических видов гелофитов накопление основного объема биомассы приходится на подземную сферу, в то время как у однолетников и малолетников вегетативного происхождения (в том числе вегетативных однолетников) наоборот – на надземную сферу (как, например, у видов рода *Sparganium*).

Заключение по Главе 6

Гелофиты способны заселять прибрежные мелководья различных водных объектов, в том числе и с колеблющемся уровенным режимом, основным приспособлением к которому у них является особая экологическая пластичность. Эта же особенность позволяет гелофитам расти на глубинах до 2–3 м. Среди представителей исследуемой группы большинство видов занимают обширные ареалы и, возможно поэтому, являются политопными и индифферентеными к трофическому статусу водоемов, минерализации и pH, типу грунтов (например, *Sparganium emersum, Phragmites australis, Alisma plantago-aquatica, Butomus umbellatus, Sagittaria sagittifolia* и др.). Причем некоторые виды гелофитов способны выносить даже небольшое засоление (*Schoenoplectus lacustris, Typha angustifolia* и *T. latifolia, Phragmites australis, Scholochloa festucaceae* и *Butomus umbellatus*). Имеются и виды с более узкой экологической амплитудой, часто маркирующие прохладные пресноводные водоемы с низким содержанием питательных веществ (от дистрофных до олигомезотрофных). Причем, некоторые из этих видов нередко характеризуются специфическими типами местообитаний. Так, например, *Sparganium angustifolium* и *S. gramineum* (относящиеся к сборной группе изоэтид) приурочены, главным образом, к озерным экосистемам, в то время как *S. natans* и *S. glomeratum* – преимущественно, к болотным экосистемам (Беляков, 2016). Ряд видов предпочитают хорошо прогреваемые мезотрофные и эвтрофные водоемы с питательными грунтами (например, *Sparganium erectum, S. neglectum, Glyceria maxima, Alisma gramineum, Nelumbo, Zizania latifolia, Z. aquatica*). По отношению к освещению все гелофиты, в том числе и *Sparganium*, принадлежат к гелиофитам, однако способны выдерживать и небольшое затенение. Большая экологическая пластичность позволяет большинству видов гелофитов адаптироваться к местообитаниям с различной скоростью течения воды. Так, например, основная масса гелофитов (например, *Sparganium emersum, Hippuris vulgaris, Zizania aquatica, Sagittaria sagittifolia, Schoenoplectus lacustris* и *Butomus umbellatus*) сочетают в себе черты реоксенов и реобионтов. Хотя, есть виды, проявляющие черты реоксенов (*Sparganium erectum, S. gramineum, S. glomeratum, S. natans, S. hyperboreum, Monochoria*). Большинство гелофитов не устойчивы к сильному ветру и волновым явлениям, поэтому предпочитают закрытые участки литорали.

Нами и рядом исследователей показано, что величина и скорость набора максимума биомассы вида зависит от специфики экологических условий конкретного экотопа (закрытое или открытое для волнобоя и ветров пространство, быстро или медленно происходит прогрев воды, условия обводнения (уровень воды и длительность стояния половодья), характер грунта и т.п.) и того, подходит ли он (данный биотоп) конкретному виду. Так, есть виды (например, *Sparganium gramineum*), которые формируют максимальные объемы биомассы в олиготрофных и олиго-мезотрофных водных объектах. Переход степени трофности водоема на более высокий уровень ведет к снижению запаса биомассы и вымиранию популяции. И наоборот, есть достаточно устойчивые виды, которые встречаются в широком диапазоне трофности вод, но дают максимальную биомассу лишь на одном либо двух трофических типах водных объектов. Так, например, *S. emersum* продуцирует больше биомассы в мезотрофных и эвтрофных водных объектах. Изменение биомассы одного и того же вида может наблюдаться и по годам. Причиной этого могут быть сложившиеся в тот или иной период благоприятные либо неблагоприятные условия или же наступление на популяцию других, нередко более продуктивных видов.

Максимальная биомасса в средней России достигается гелофитами к середине июля – в августе. Однако, существуют данные, что на севере (например, в Финляндии) максимум биомассы может приходиться на начало сентября (Luther, 1983). Поэтому максимальная накопленная тем или иным видом биомасса также сильно зависит от географических особенностей. Представленные значения сырой надземной биомассы представителями разных экологических групп растений вод показывают, что именно различные виды гелофитов (нередко независимо от жизненной формы!) играют лидирующую роль в накоплении биомассы водоемов (из расчета на $м^2$), или же нередко они делят это место с некоторыми видами гидрофитов (например, *Potamogeton lucens, Elodea canadensis*) (Luther, 1983; Папченков, 2001). Высокие значения биомассы надземных органов многолетних явно- и неявнополицетрических видов гелофитов нередко компенсируются не менее высокой биомассой подземных органов.

Представители ряда видов рода *Sparganium*, как ряд других видов гелофитов (например, *Alisma plantago-aquatica, Butomus umbellatus, Phragmites altissimus*, виды рода *Typha*) являются пионерами зарастания нарушенных экотопов. Устойчивость сообществ этих растений обеспечивается их высокой адаптацией не только к колеблющемуся уровенному режиму водоемов, но и наличием у них конкурентных преимуществ, связанных с возможностью (особенно у длиннокорневищных явнополицентрических трав) активного занятия окружающего пространства как в горизонтальной, так и вертикальной плоскости, так и удержания ранее занятой территории, за счет ее вторичного освоения. Несмотря на эти особенности ряд видов (*Sparganium glomeranum* и *S. natans*) способны существовать только на ранних стадиях сукцессии, так как не могут противостоять активной экспансии в их сообщества многолетних

видов гелофитов, таких как, например, *Equisetum fluviatile, Phragmites australis* и др. Вместе с тем, сообщества, сформированные гелофитами либо при их участии очень динамичны и подвержены естественным изменениям. Основным и наиболее важным фактором здесь выступает динамика уровенного режима водоема и наличие или отсутствие резких и длительных периодов отступления воды (осушение), или наоборот, ее поднятие. Именно этот фактор усиливает или ослабляет конкурентные преимущества одних видов перед другими. Кроме того, естественные сукцессии в сообществах гелофитов могут быть вызваны естественным старением зарослей.

ГЛАВА 7: ОБЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ АДАПТАЦИОГЕНЕЗА И АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ГЕЛОФИТОВ

В главе определены и рассмотрены основные тенденции и модусы (направления) морфологической эволюции представителей экологической группы гелофитов, оценена их роль в формировании жизненных стратегий, что представляет собой одну из теоретических основ экологических исследований.

7.1 Основные тенденции и модусы морфологической эволюции

7.1.1 Тенденции морфологической эволюции

Проведенный нами анализ свидетельствует о том, что у гелофитов наблюдаются следующие тенденции морфологических адаптаций, обеспечивающие их существование в условиях постоянного обводнения и колеблющегося уровенного режима:

1. Ускорение (акселерация) темпов роста и развития вегетативной и генеративной сферы. Связано с итеративным ветвлением, представляющим собой один из вариантов силлептического ветвления (Костина и др., 2022), которое проявляется в сокращении фазы почки в ходе развития монокарпического побега и дальнейшими процессами полимеризации, отражающимися в симподиальном нарастании силлептических побегов замещения и обогащения в течение всего вегетационного сезона (Серебрякова, 1968; Савиных, 2018а, б, 2019). Силлептическое ветвление побеговой системы растений способствует быстрому росту биомассы и общей площади ассимилирующей поверхности раметы, а также захвату нового и удержанию ранее занятого пространства (Савиных и др., 2015; Савиных, 2018а, б, 2019).

Увеличение семенной репродукции посредством акросимподиального нарастания с образованием сложных синфлоресценций наблюдается, например, у представителей родов *Alisma* и *Sagittaria*, формирующих в течение одного вегетационного сезона акросимподиальную систему однотипных ортотропных монокарпических вегетативно-генеративных побегов замещения (Лелекова, 2006; Савиных, 2014а, б, 2018а, б; Савиных и др., 2015; Шабалкина, Савиных, 2022). Причем, в данном случае не важно, принадлежит вид к моноцентрическим (*Alisma gramineum, Alisma plantago-aquatica*) или полицентрическим (*Sagittaria sagittifolia*) малолетникам вегетативного происхождения. У явнополицентрических видов рост семенной репродукции может быть связан со способностью монокарпичских побегов переходить в фазу цветения и плодоношения в течение одного вегетационного сезона (как, например, у представителей рода *Sparganium*).

Итеративное ветвление наблюдается и у моноподиально нарастающих трав с побегами, резко дифференцированными на два типа – например, у *Schoenoplectus lacustis* и *Butomus umbellatus*. В отличие от полурозеточных и безрозеточных длиннопобеговых трав, итеративное ветвление у указанных видов заключается в повторяющемся ветвлении, выражающемся в развитии систем боковых однолетних ортотропных полурозеточных генеративных побегов (Savinykh, Shabalkina, 2021), как центров укоренения и формирования в рамках явнополицентрической биоморфы. У однолетних травянистых растений умеренной зоны (в том числе и гелофитов, например, *Zizania aquatica*) все боковые побеги (а том числе и генеративные в составе зоны обогащения), образуется в результате итеративного (силлептического) ветвления (Костина и др., 2022).

Таким образом, силлептическое ветвление способствут разновременному и продолжительному цветению и плодоношению, что повышает вероятность успешного семенного воспроизведения.

2. Усиление вегетативной подвижности. Способствует более эффективному расселению и вторичному удержанию ранее занятых территорий. У гелофитов, как и у других водных и прибрежно-водных растений вегетативная подвижность достигается путем формирования длиных корневищ (оканчивающихся монокарпическими побегами (как, например, у *Sparganium, Phragmites*) и отличающимися высокой степенью автономизации за счет формирования при их основании мощной корневой системы) и столонов (оканчивающимися монокарпическими побегами, либо специализированными органами вегетативного размножения и возобновления, как, например, у *Sagittaria sagittifolia*). Для таких растений характерна высокая степень омоложения формируемых ими рамет. Отметим, что сохраняющаяся, пусть и непродолжительный период, взаимосвязь (клональная интеграция) между материнскими и дочерними монокарпическими побегами способствует захвату и перераспределению ресурсов растений в гетерогенной среде. К усилению вегетативной подвижности ведет способность к полеганию монокарпических побегов и дальнейшее укоренение их в узлах с последующим развитием силлептических боковых вегетативных побегов (как у *Phragmites australis* и *Scolochloa festucaceae*). Последнее характерно и для некоторых видов гигрогелофитов (Вишницкая, 2009; Шабалкина, 2013).

3. Ускорение процессов дезинтеграции. Переход к нормальной и ранеей морфологической дезинтеграции с одной стороны способствует автономизации побегов и обеспечивает существование отдельного монокарпического побега (раметы) как монокарпика при сохранении поликарпичности растения в целом, а, с другой стороны, усиливает способность растения к вегетативному размножению. Подобное ранее отмечалось Н.П. Савиных (Савиных, 2014а, б, 2017, 2019; Савиных и др., 2015) для растений, растущих в условиях

переменного увлажнения. Ускорение процессов дезинтеграции способствовало появлению группы однолетников и малолетников вегетативного происхождения.

4. Усиление тенденции к вегетативному размножению. Проявляется не только в наличии у гелофитов силлептического ветвления (наряду с сильной автономизацией монокарпических побегов) и способностью к формированию разнообразных специализированных органов возобновления (например, клубни у *Sagittaria sagittifolia*)), но и в высокой способности вегетативных органов растения к регенерации, благодаря которой на основе любого фрагмента побеговой системы может развиться растение характеризующееся всеми свойствами и характеристиками материнского. Усиление тенденции к вегетативному размножению наиболее сильно проявляется у растений, растущих на больших глубинах, где реализация генеративного размножения полностью подавлена. Усиление способности к вегетативному размножению также может быть вызвано низкими показателями конечного прорастания плодов и семян (независимо от их качества) и, в большинстве случаев, частой гибели молодых растений на их начальных этапах развития.

5. Структурная дифференциация монокарпических побегов с расширением и замещением функций отдельных зон. Связана с высокой лабильностью структурно-функциональных зон монокарпического побега, которые, в зависимости от конкретных сложившихся условий в конкретный момент времени способны полностью или частично брать на себя функции другой зоны. Так, например, у *Zizania aquatica* (изначально растущей на большой глубине) после спада воды верхняя зона торможения может полегать на грунт, укореняться и начать силлептически ветвиться. В таком случае эта зона принимает на себя функции зоны обогащения, которая помимо ассимилирующей функции в данном случае несет репродуктивную функцию и функцию вегетативного размножения (так как формируемые боковые побеги за счет активного развития придаточных корней получают самостоятельность от материнского растения). Кроме того, нижняя зона торможения в данном случае также меняет свои функции на функции зоны обогащения. У *Sparganium×foliosum* верхняя зона торможения может переходить в разряд зоны возобновления за счет развития пазушных почек в укороченные корневища, которые после полегания этой части побега способны к укоренению. У тех же *Sparganium* верхняя зона торможения частично несёт генеративную функцию, так как в некоторых ее узлах могут находятся не развивашиеся цветоносные оси, которые позднее могут развиться. В результате чего будет наблюдаться появление или увеличение в размерах уже существующей зоны обогащения.

6. Увеличение степени экологической пластичности. Приспособление растения к среде неразрывно связано с перестройками его внешнего облика, которые зачастую становится потребностью для данного вида (Шенников, 1950; Серебряков, 1952, 1966). В этой связи

экологическая пластичность является важной особенностью прибрежно-водных растений. Так, например, успешное развитие различных видов рода *Sparganium* (Glück, 1924; Беляков, Лапиров, 2015; Беляков, 2016; Беляков, Филиппов, 2018; Беляков, 2023; Belyakov, 2023), а также целого ряда других видов гелофитов (*Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica, A. gramineum*, *Hippuris vulgaris* (Glück, 1924; Смиренский, 1952; Воронихин, 1953; Кокин, 1982; Горлова, 1992; Belyakov, 2023), в условиях межсезонных и межгодовых колебаний уровенного режима водоемов происходит за счет качественных изменений (Беляков, Лапиров, 2015), отражающихся в способности к формированию наземной, полупогруженной и полностью погруженной экологических форм (структурная поливариантность). В основе изменения экологической формы у гелофитов заложено явление гетерофилии. В условиях повушенного уровня воды способность к формированию плавающих на поверхности воды листьев позволяет транспортировать атмосферный кислород к корням (van den Brink et al., 1995; Соловьева, Лапиров, 2013) и обеспечивает рост растения.

По мнению М.В. Михалина и др. (2010), за способность растений к смене экологической формы отвечают механизмы опережения – запаздывания, реализующиеся при согласовании ритмов внутренней и внешней сред организма. В благоприятных для роста и развития условиях среды (низкий уровень воды) этот механизм может инициировать опережающее зацветание особей, а в неблагоприятных условиях (высокий уровень воды) – отсроченное зацветание.

7. Сокращение темпов развития в онтогенезе. Важный результат естественного отбора в эволюции растений водоемов и водотоков (Савиных, 2018а, б, 2019) и связан с возможностью появления неотенических форм (например, у *Alisma gramineum* (Лапиров, 2015)) либо с сокращением длительности жизни сменяющих друг друга монокарпических побегов. Например, у малалетников вегетативного происхождения и однолетников вегетативного происхождения с явнополицентрической биоморфой, сокращение темпов развития проявляется в сочетании в ходе индивидуального развития генет неполного и сокращённого типов онтогенезов всех дочерних особей с выпадением стадий постгенеративного периода и нахождения вегетативных потомков в генеративном периоде онтогенеза в качестве клонов (Савиных и др., 2015; Беляков, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019). Кроме того, как показали наши исследования, на базе частного типа онтогенеза (например, у *Sparganium* на базе пазушных почек или клубневидных структур), возможен вариант сокращённого онтогенеза. Такая особенность проявляется в ускорении развития моноциклических (по сравнению с дициклическими) монокарпических побегов при сокращении продолжительности виргинильного онтогенетического состояния (Беляков, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019).

Таким образом, нами рассмотрены нами 7 тенденций морфологический эволюции гелофитов в основе большинства которых лежит силлептическе ветвление побеговых систем,

результатом которого является ускорение темпов роста растения, увеличение степени автономизации его побегов, сокращение периода начала дезинтеграции, усиление вегетативного размножения и увеличение потенциала семенной репродукции.

7.1.2 Модусы морфологической эволюции

Анализ материала позволяет оценить ряд общих тенденций эволюционно-морфологических изменений, произошедших у гелофитов на уровне рамет и генет. Так, например, благодаря водной среде в процессе эволюции у гелофитов наблюдается ускорение отмирания проксимальных участков побегов, переход к развитию побегов с длинными геофильными участками, которые, в большинстве случаев, являются переходным образование от корневища к столону. Кроме того, ускорение темпов развития побегов в онтогенезе привело к преобладанию среди гелофитов малолетников вегетативного происхождения, а в последующем, и однолетников вегетативного происхождения (стрелолист). Формирование однолетних видов гелофитов, по-видимому, в повышенных условиях увлажнения и обводнения, происходило независимо в различных таксономических группах «…по принципу максимальной экономии, на основе существующего уровня организации у исходных малолетних растений…» (Барыкина, 1999, с. 49).

Так, уже на начальных этапах развития у гелофитов могут наблюдаться такие модусы морфологической эволюции, как ретардация и аббревиация. Так, например, на первых этапах онтогенеза особей генеративного происхождения у представителей подрода *Xanthosparganium* рода *Sparganium* ведущим модусом преобразования является ретардация, проявляющаяся в увеличении продолжительности розеточной фазы морфогенеза до нескольких лет. У представителей подрода *Sparganium*, наоборот, на начальных этапах онтогенеза главную роль, по-видимому, играет терминальная аббревиация, выражающаяся в преждевременном завершении роста терминальной почки розеточного побега, сопровождающемся ранним формированием симподиальной системы ветвления за счет формирования корневищ.

На последующих этапах малого жизненного цикла у большинства гелофитов, наблюдается сочетание целого ряда модусов морфологической эволюции (Серебрякова, 1983), таких как пролонгации, девиации, аббревиации и гетерохронии (Савиных, 2014а, б, 2017, 2019; Савиных и др., 2015). Например, аббревиация широко распространена у гелофитов на уровне онтогенеза (Савиных, 2019). Так в процессе итеративного ветвления у гелофитов наблюдается как базальная аббревиация в развитии побега, выражающаяся в сокращении длительности фазы почки (силлептическое ветвление), так и терминальная аббревиация, связанная с укорочением частного онтогенеза монокарпических силлептических побегов за счет выпадения у них постгенеративных стадий развития. Гетерохрония у гелофитов проявляется в разновременном развитии пазушных

почек. Последнее наиболее ярко выражено у многолетних гелофитов, у которых на корневищах располагаются почки, которые трогаются в рост не одновременно, что резко увеличивает шансы популяции к выживанию и восстановлению при нарушении ее целостности. Гетерохрония также способствует увеличению продолжительности периода цветения и плодоношения внутри популяции.

В структурной организации гелофитов важную роль играли и девиации, благодаря которым эта группа растений способна существовать в условиях экотона вода–суша. Девиации привели к формированию гелофитами специализированных запасающих структур для вегетативного размножения и расселения (корневища, столоны, клубни) (Савиных, 2014а, б, 2017, 2018а, б, 2019), которые часто определяют эколого-ценотическую стратегию вида. Так, например, в результате девиации у *Sparganium erectum* и *S. microcarpum* на концах корневищ, развивающихся в осенний период, формируются клубневидные структуры (Лапиров, Беляков, 2011; Беляков, 2016), у *Sagittaria saggitifolia* – основным органом возобновления и размножения служат клубни, развивающиеся на концах столонов. По-видимому, к явлению девиации можно отнести как наличие специализированных генеративных побегов (соцветия-стрелки) у многолетних гелофитов (*Schoenoplectus lacustris* и *Butomus umbellatus*), так и феномен псевдовивипарии – как результат формирования новой репродуктивной стратеги (Нотов, 2021).

Таким образом, на разных этапах жизненного цикла гелофитов наблюдается сочетание целого ряда модусов морфологической эволюции, таких как пролонгации, девиации, аббревиации (базальная и терминальная аббревиации в развитии побега) и гетерохронии.

7.2 Разнообразие эколого-ценотических стратегий гелофитов и их особенности

Многие исследователи (Дубына и др., 1993; Greulich, Bornette, 1999, 2003; Hroudová et al., 2004) присваивают различным видам растений лишь один из немногочисленных типов эколого-ценотических стратегий, рассматриваемых Л.Г. Раменским (1935) и J.P. Grime (Grime, 1979; Grime et al., 1988). Например, такие гелофиты как *Equisetum fluviatile* и *Nelumbo nucifera* Д.В. Дубына с соавт. (1993) относят к *S*-стратегам. К *R*-стратегам принадлежат *Monochoria corsakovii*, а также ряд представителей рода *Alisma* (Дубына и др., 1993; Hroudová et al., 2004). При этом в литературе для одного и того же вида могут быть показаны совершенно разные типы стратегий. Так, для представителей рода *Sparganium* S. Greulich и G. Bornette (1999, 2003) в качестве первичной указывают *C*-стратегию. Д.В. Дубына и др. (1993) относят *S. emersum* и *S. erectum* к *S* (стресс-толерант), а *S. natan*s – *R*-стратегам. Такое расхождение обусловлено не сколько пониманием фитоценотической роли того или иного вида в составе растительного покрова, сколько особенностями их местообитания (например,

нарушенные местообитания), а также размножения (полового и клонального), а также способности различных фрагментов растения к регенерации и колонизации (Беляков, 2016). Так M.-H. Barrat-Segretain et al. (1998) относят *Sparganium emersum* к *R*-стратегам только на основе того, что этот вид способен к быстрому вегетативному размножению и колонизации участков, нарушение растительного покрова которых ранее было вызвано наводнениями. Подобное также отмечено для *Hippuris vulgaris*. По одним данным последний принадлежит к *R*-стратегам[44] (Barrat-Segretain et al., 1998; Misson et al., 2016), по другим – к *S*-стратегам (Дубына и др., 1993). Аналогичное явление характерно не только для гелофитов, но и целого ряда представителей других групп растений вод (Дубына и др., 1993). Разные представления о стратегиях одного и того же вида могут быть связаны ещё и с тем, что экологические стратегии могут отличаться в региональном масштабе (Babur et al., 2021). Так выживаемость водных и прибрежно-водных растений во многом зависит от местных факторов окружающей среды, так как именно водные экосистемы проявляют высокую чувствительность к климатическим изменениям и антропогенному давлению (Arthaud et al., 2012; Chappuis et al., 2014). Кроме того, прибрежные мелководья характеризуются большими колебаниями гидрофизических и гидрохимических факторов, что подчеркивает большую уязвимость водных и прибрежно-водных растений (Bornette et al., 2008; Arthaud et al., 2012). Поэтому, для любого из видов растений водоемов и водотоков потенциально свойственна *S*-стратегия. Хотя существует и другая точка зрения, что среди водных растений не должно быть представителей толерантных к стрессу, «…так как ни один вид в пресноводных местообитаниях не может существовать при высокой частоте стрессового воздействия и низком ресурсном обеспечении…» (Babur et al., 2021, с. 219).

На самом деле для каждого вида, свойственно наличие промежуточных типов жизненных стратегией (так называемых вторичных типов), одна из которых часто превалирует над другой(другими) (Grime, 1977; Протасов, 2009; Arthaud et al., 2012). Определение этого реального сочетания для вида – сложная задача, так как при ее решении необходимо учитывать целый ряд особенностей биологии вида (Протасов, 2009; Pedraza, Martorell, 2019).

Как показывают литературные данные (Franzaring et al., 2007; Старовойтова, 2013; Vukovic et al., 2014), большее число видов в сообществах обладают вторичной жизненной стратегией, для которых (в отличие от первичных), свойственна важная черта, характерная для

[44] Принадлежность к *R*-стратегам объясняют наличием длительновегетирующего (летнезимнезеленого) фенoритмотипа, большими размерами растения и высокой способностью к клональному размножению (Barrat-Segretain et al., 1998; Misson et al., 2016). Однако, летнезимнезеленый фенoритмотип, с одной стороны, не является для *Sparganium emersum* и *Hippuris vulgaris* главным конкурентным преимуществом, так как эти виды не способны активно расти до начала нового вегетационного периода (Greulich, Bornette, 2003), а с другой – его наличие способствует быстрому началу роста растений при наступлении благоприятных условий.

многих видов гелофитов – экологическая пластичность, позволяющая менять характер своего поведения при изменении условий окружающей среды (Arthaud et al., 2012; Старовойтова, 2013).

Сочетание конкурентных и стресс-толерантных свойств характерно для целого ряда симподиально нарастающих длиннокорневищных гелофитов – *Scolochloa festucaceae* и *Phragmites australis* (Дубына и др., 1993; Greulich, Bornette, 1999), с той лишь разницей, что в отдельных водных объектах первый вид может быть охарактеризован с точки зрения первичной стратегии как стресс-толерант, последний вид – как конкурент (Дубына и др., 1993; Greulich, Bornette, 1999, 2003; Марков, 2012). Отметим, что у *Phragmites australis*, как, по-видимому, и у *Scolochloa festucaceae*, объемы биомассы перераспределены практически равномерно между надземной и подземной сферой (Tsuchiya et al., 1993). В благоприятных условиях обводнения и минерального питания *Phragmites australis* является конкурентом, который благодаря снижению уровня освещенности (внутри сообщества) препятствует развитию других видов растений. В условиях стресса (засоления или нехватки влаги) у *Phragmites australis* наблюдается снижение морфометрических показателей побегов и уменьшение их продуктивности (Дубына и др., 1993), что говорит о стрессовом воздействии на растения. С точки стресс-толерантных свойств, проявляемых *Scolochloa festucaceae*, то этот вид может расти в условиях с низким минеральным питанием, выдерживает значительное засоление почв, ветровое и волновое влияние (Смиренский, 1952). По данным А.А. Смиренского (1952) в условиях торфяных болот Барабы[45], жизненность *S. festucaceae* так велика, что при увеличении сухости торфяной залежи это растение способно вытеснить тростник. В условиях Европейской части России *S. festucaceae*, наоборот, вытесняется тростниковыми и осоковыми зарослями (Смиренский, 1952).

Более высокой скоростью формирования надземной биомассы, по сравнению с двумя предыдущими видами, обладают *Zizania latifolia*, *Typha austro-orientalis*, *T. ×glauca* (Tsuchiya et al., 1993; Капитонова и др., 2012; Капитонова, 2019) и *Glyceria maxima* (Ecke et al., 2016; Булохов и др., 2020), что характерно для *C*-стратегов (McNaughton, 1975; Дубына и др., 1993; Панасенко, 2021). В отличие от *Scolochloa festucaceae* и *Phragmites australis*, заросли которых сохраняются (за счёт достаточно глубоко погруженных в грунт корневищ) на участках подверженных воздействию волн и ветра (наличие стрессовых факторов свидетельствует о возможности применения к ним вторичной *CS*-стратегии), заросли *Z. latifolia* не могут доминировать на открытых участках водоемов (Козлов, 1926; Sakurai, 1981). Её корневища поверхностные и в таких условиях подвергаются вымыванию из грунта. Отметим, что такие извлеченные из грунта куртины *Z. latifolia* хорошо приживаются (в отличии от таковых у

[45] Бараба или Барабинская низменность – обширная территория, охватывающая большую часть Новосибирской и, частично, Омской обл., протянувшаяся от г. Барабинск до г. Каргат.

Phragmites australis и *Typha*), что, по-видимому, обусловлено их способностью к формированию большой массы корней и боковых побегов даже в поздний период вегетации (Tsuchiya et al., 1993). Однако такой механизм колонизации *Z. latifolia* местообитаний, занятых хорошо развитыми зарослями высокотравных гелофитов, не приводит к положительному результату (Tsuchiya et al., 1993; наши наблюдения). Вторичная *CS*- или первичная *S*-стратегия характерны и для *Hippuris vulgaris* (Дубына и др., 1993; Greulich, Bornette, 1999, 2003), часто встречающегося в местообитаниях с довольно низким содержанием питательных веществ и прохладной водой, что ограничивает производство биомассы и оказывают систематический стресс на растение (Greulich, Bornette, 1999). Вместе с тем *H. vulgaris* способен конкурировать в устоявшихся плотных сообществах с другими слабыми конкурентными видами и имеет адаптивные особенности к быстрой колонизации свободных от другой растительности мест (Greulich, Bornette, 1999; Misson et al., 2016). Поэтому, не случайно Д.В. Дубына с соавт. (1993) отнесли его к *S*-стратегам по причине того, что это растение способно быстро заселять участки, очищенные от растений наводнениями (Barrat-Segretain et al., 1998). В пользу наличия *C*-стратегии (Arthaud et al., 2012) у *H. vulgaris* говорит и то, что он способен к быстрому росту и в том, что в условиях погружения побеги этого растения остаются ассимилирующими в зимний период (Смиренский, 1952; Дубына и др., 1993; Misson et al., 2016).

В отличие от указанных выше видов, в составе своей эколого-ценотической стратегии *Typha angustifolia, T. latifolia* и *T. shuttlewortii* имеют не только доминирование элементов конкурентной стратегии (как уже было указано выше), основанной как на накоплении большого объема биомассы, так и на наблюдениях, показывающих, что эти виды не вытесняются другими водными и прибрежно-водными растениями (McNaughton, 1975; Дубына и др., 1993; Капитонова и др., 2012). Однако, для рогозов характерно наличие *R*-стратегии (например, *Typha elata, T. incana* и *T. intermedia*) либо сочетания *RS*-стратегий (*Typha smirnovii, T. laxmanii* и *T. intermedia*), обеспечивающиеся на основе их адаптации к антропогенным местообитаниям (McNaughton, 1975; Капитонова и др., 2012; Капитонова, 2019). Последнее проявляется в том, что они являются пионерами зарастания нарушенных экотопов (McNaughton, 1975; Капитонова и др., 2012) за счет их большой фактической семенной продуктивности, высокого потенциала рассеивания семян и высокой толерантности к фактору увлажнения (Капитонова и др., 2012).

По мнению H. Babur et al. (2021) у ряда видов *Sparganium* (например, *S. emersum, S. erectum* и *S. microcarpum*) превалирует особый переходный тип стратегии – *CR*, в рамках которого виды обладают высокой скоростью роста и продуктивностью. В отсутствии конкуренции со стороны других видов, наряду с достаточным ресурсным потенциалом местообитания, у *Sparganium* может превалировать *R*-стратегия. Так именно *Sparganium*, нередко, одними из первых заселяют свободные местообитания (Casper, Krausch, 1980; Barrat-Segretain, Amoros, 1996) благодаря

наличию высокого потенциала к вегетативному размножению. Однако, наши наблюдения говорят о том, что для *Sparganium* больше присущ *C*- или *CS*-тип стратегии. Так, например, на основе исследования гидрохимических характеристик лагунных водоемов Черного моря (в Турции), морфометрических характеристик растений, их фенологии и индексов Шеннона-Винера и Симпсона показано, что для *Sparganium erectum* может быть свойственна и «чистая» *C*-стратегия (Babur et al., 2021). Однако, этот вид не всегда выдерживает конкуренцию, особенно с другими видами высокотравных гелофитов (например, *Phragmites australis* и *Typha angustifolia*). Усиление межвидовой конкуренции, приводит к снижению проективного покрытия *S. erectum* в сообществах, а иногда и к его полному исчезновению. Кроме того, этот вид не встречается на бедных почвах, не выносит их сильной задернованности, а также длительного стояния высокого уровня воды (Беляков, 2015, 2016). Затопление вегетативных органов в процессе наводнения создаёт условия для недостатка кислорода в подземной сфере растения (van der Valk, 1994), к чему, по-видимому, ежеголовник не приспособлен. Однако, обитание вида в условиях высокого содержания питательных веществ, высокая скорость роста и наличие запасающих органов, прежде всего, говорят о нем как о *C*-стратеге. *Sparganium microcarpum* (в отличие от *S. erectum*) предпочитает малые реки, с более прохладными проточными водами и водами с более низким трофическим статусом, обеспечивающим ему большие конкурентные условия по сравнению с другими видами (Беляков, 2016). Способность вида переживать временные затопления, селиться на течении и бедных питательными веществами грунтах, также говорит о том, что стратегия жизни этого вида может быть обеспечена сочетанием конкурентных и стресс-толерантных свойств. О наличии конкурентной стратегии у *Sparganium* говорит и способность популяций к восстановлению надземной биомассы после скашивания, что также характерно и для других розеткообразующих гелофитов (например, *Sagittaria sagittifolia*) (Bal et al., 2017).

По нашим наблюдениям *Sparganium emersum* кроме конкурентно-рудеральных свойств может проявлять и терпимость к стрессовым факторам. Таким образом он подпадает под *CS*-стратегию. Совмещение двух типов стратегии у одного вида позволяет говорить о том, что он обладает как высокими уровнями стрессоустойчивости к различным факторам, так и различному характеру нарушений среды обитания (Pedraza, Martorell, 2019). Например, в условиях водохранилищ с нестабильным уровенным режимом (например, Рыбинское водохр.), этот вид может подвергаться стрессовому воздействию, связанному с периодическим обсыханием и обводнением. В этом отношении его адаптивные возможности способствуют переходу растения из полупогруженной в наземную экологическую форму и наоборот (Arthaud et al., 2012). Сильное течение также может являться постоянным стрессом для растения. В этом отношении *S. emersum* смог адаптироваться к этим условиям. Несмотря на то, что на течении, его лентовидные листья имеют большую площадь поверхности на единицу веса, их простая форма позволяет

располагаться по направлению к течению наименьшей поверхностью, что обеспечивает им наименьшее сопротивление на потоке (O'Hare et al., 2007). Кроме того, этот вид широко адаптирован к водоемам с различной степенью трофности (Беляков, 2016).

Среди *Sparganium* существует ряд видов, которые характеризуются более узкими границами в своих предпочтениях трофического статуса. К таковым относятся, например, гелофит *Sparganium angustifolium* и гидрофит *S. gramineum*. Мы полагаем, что эти виды могут быть отнесены к *SC*-стратегам. Здесь важная роль принадлежит *S*-стратегии (специализированный патиент – Т.А. Работнов – цит. по: Марков, 2012), в рамках которой указанные выше виды могут быть отнесены к «экотопическим патиентам». В рамках этой стратегии растения адаптированы к жизни в исходно бедных местообитаниях с постоянным абиотическим стрессом, вызванным низким содержанием ресурсов минерального питания (Grime, 1977) в воде и почве (оба вида встречаются в водах от дистрофных до олиго-мезотрофных, редко в мезотрофных; см. подраздел 6.1). Отметим, что эти виды обладают узкими листьями и розеточными формами роста, чему может способствовать дефицит питания (Grime, 1977). С точки зрения конкурентных свойств, в большинстве случаев, они обитают в свободных от других видов местообитаниях, так как низкий уровень питательных веществ способен ограничивать конкурентные способности видов (Kennedy, Murphy, 2003). Между тем, конкуренция с придонными видами гидрофитов мало влияет на *S. angustifolium* и *S. gramineum* за счет особенностей при занятии пространства (Yu et al., 2018). Проявление рудеральных свойств для этих видов не характерно, так как их плоды показывают низкий процент прорастания.

К «экотопическим патиентам» можно отнести *S. glomeratum, S. natans* и *S. hyperboreum*. Эти виды также растут в исходно бедных местообитаниях с постоянным абиотическим стрессом (Беляков, Филиппов, 2018; Беляков и др., 2022; см. подглаву 8.1). Несмотря на то, что Д.В. Дубына и др. (1993) относят *S. natan*s (а, по-видимому, и два других перечисленных нами выше видов из-за сходности их экологических условий обитания) – *R*-стратегу, мы полагаем, то это не совсем так. Эти виды (особенно *S. natans* и *S. hyperboreum*) не характеризуются высокой семенной продуктивностью и высокими показателями всхожести плодов, в рамках своих малых размеров они также не обладают большой биомассой. Месте с тем, *S. hyperboreum* (как и *S. natans*) обладает относительно высокой скоростью роста (как и другие конкуренты), ограниченной коротким летним сезоном и низкой температурой в водоемах Арктики и высокогорий, а также дефицитом минеральных питательных веществ (Grime, 1977). В ценотическом смысле все они являются слабыми конкурентами и нередко выпадают из травостоя если в местообитаниях отсутствуют периодические нарушения растительного покрова (например, щадящая расчистка кюветов и канав). Отметим, что *S. emersum* может быть отнесен к *SC*-типу стратегии в том случае, если место его произрастания связано с условиями низинных

болот с низким pH воды и грунта либо популяции, растущей при сильном затенении. В этих условиях результатом стрессового воздействия является ослабление вида и снижение его биомассы (Grime, 1977).

Симподиально нарастающие полурозеточные столонно-клубневые гелофиты (моноцентрические – *Sagittaria* (Лапиров, 2012а, б; Савиных и др., 2015), явнополицентрические – *Nelumbo nucifera* и *N. komarovii* (Masuda et al., 2006; Хроленко и др., 2019)) также могут характеризоваться первичными либо вторичными стратегиями. Так, например, по данным Д.В. Дубыны и др. (1993) *R*-стратегия свойственна для *Sagittaria platyphylla* и *C*- либо *RS*-стратегия – для *S. sagittifolia*. Преимущественное возобновление представителей этой группы в естественных условиях из вегетативных зачатков – клубней (в которых накапливаются питательные вещества), свидетельствует скорее о наличии первичных – *C*- либо *S*-стратегий, или их сочетания (Grasset et al., 2015), нежели о наличии *R*-стратегии. Кроме того, еще J.P. Grime (1979) обращал внимание на то, что наличие запасающих органов является важной чертой, связанной со стрессоустойчивостью вида. И, действительно, развитие растений из клубней (по отношению к особям семенного происхождения) обеспечивает не только раннее появление всходов, но и позволяет в кротчайшие сроки развить мощное растение и сформировать в течение одного вегетационного сезона до 2–3 генераций цветоносов (как, например, это наблюдается у *S. sagittifolia*) (Смиренский, 1952). Заметим, что раннее появление всходов обеспечивает конкурентные преимущества в сообществах. Наличие свойств *S*-стратега у *S. sagittifolia*, обусловлено, прежде всего тем, что он способен расти в различных по трофности водных объектах, адаптирован к изменению уровенного режима, устойчив к обсыханию грунтов, к воздействию скорости течения, ветра и волнениям, теневынослив (Смиренский, 1952). Отметим, что по своим биологическим свойствам все указанные выше виды близки к *S. sagittifolia* (Смиренский, 1952). По мнению Д.В. Дубыны и др. (1993) для *Nelumbo* оптимальной также является *S*-стратегия. По-видимому, такой подход может быть обусловлен его теплолюбивостью (Смиренский, 1952) и особенностями среды обитания, нередко связанной с колеблющемся уровнем воды. Наличие элементов *S*-стратегии проявляется у этого вида и при перезимовке. Так, например, лотос хорошо переносит промерзание водоемов и низкие температуры (Смиренский, 1952). В условиях водоемов столонно-клубневые гелофиты способны образовывать собственные сообщества. Так, например, в благоприятных условиях *S. sagittifolia* образует собственные сообщества, в которых он успешно конкурирует с гидрофитами. При этом короткокорневищные (например, *Butomus umbellatus*) и длиннокорневищные (например, *Phragmites australis, Typha angustifolia, Glyceria maxima*) гелофиты способны вытеснить их. Скашивание и эродирование грунта угнетающе сказывается на стрелолисте (Смиренский, 1952). Между тем, лотосы избегают не защищённых от ветра и волнения мест, примыкая к зарослям

высокотравных гелофитов (*Phragmites australis, Typha angustifolia*). Лотосы обладают большими конкурентными свойствами, что, по-видимому, позволяет им занимать обширные площади. Так, по наблюдениям К.В. Доброхотовой (цит. по: Смиренский, 1952), в оптимальных условиях густые заросли лотоса способны противостоять внедрению тростника и других видов растений. Таким образом, по нашему мнению, для столонно-клубневых гелофитов наиболее приемлемой является первичная *C*- или вторичная *CS*-стратегии.

У моноподиально нарастающих розеточных короткокорневищых многолетних гелофитов с неявнополицетрической биоморфой (например, *Butomus umbellatus* и *Schoenoplectus lacustris*) в разных экологических условиях могут быть как первичные, так и вторичные эколого-ценотические стратегии. Так, например, *Butomus umbellatus* относят либо к *CS*-стратегам, либо к *C*-стратегам, в то время как *Schoenoplectus lacustris* – может рассматриваться как *CS*-стратег, так и *S*-стратег (Дубына и др., 1993; Babur et al., 2021). В этом отношении, на сочетание *C*- и *S*-стратегий, прежде всего, указывает нам наличие запасающих органов (корневищ) (Grasset et al., 2015), устойчивых к промерзанию на мелководьях (Gessner, 1955), как, например, у стрелолиста и лотоса (см. выше). Конкурентные свойства этих видов обеспечиваются за счёт образования стабильно существующих больших куртин и зарослей (Смиренский, 1952) при ограниченном росте биомассы. Плотные сплетения корневищ камыша и сусака практически препятствуют проникновению других видов растений в сообщества (Смиренский, 1952; Экзерцев, 1971). При этом, оба вида способны конкурировать с различными длиннокорневищными видами (в том числе гелофитами, *Glyceria maxima, Phragmites australis* и др.) (Дубына и др., 1993). Наличие у этих видов *S*-стратегии связано с их широкой экологической амплитудой, характеризующейся не только их устойчивостью к изменению уровенного режима, способностью выживать в условиях с низким уровнем питательных веществ и способностью противостоять ветру и волнобою, но и с возможностью обитания в солоновато-водных условиях (Смиренский, 1952; Дубына и др., 1993; Sârbu et al., 2009).

К «чистым» *R*-стратегам относятся, преимущественно, однолетние симподиально нарастающие моноцентрические (*Zizania aquatica*) либо неявнополицентрические (в случае активного ветвления побеговой системы при основании материнского побега – симподиально нарастающие) (*Monochoria vaginalis* и *M. corsakovii*) гелофиты. Отметим, что именно однолетний жизненный цикл (Grime, 1977, 1979; Wan et al., 2004; Müller et al., 2014, Yuan et al., 2016), наряду с устойчивостью к нарушению среды обитания (Pedraza, Martorell, 2019), представляет собой отличительную черту *R*-стратегов (Grime, 1977, 1979). Указанные выше виды предпочитают нарушенные местообитания (например, рисовые чеки – для первого вида и слабо зарастающие мелководья водоемов – для второго) где они быстро растут, производят значительное число жизнеспособных семян (Grime, 1977, 1979; Athira et al., 2019). Между тем, *Z. aquatica* может

проявлять и элементы конкурентной стратегии (Tsuchiya et al., 1993). Несмотря на то, что этот вид в начале лета увеличивает свою биомассу более низкими темпами (по сравнению с многолетними видами), в течение всего вегетационного сезона он способен медленно вытеснять многолетние виды (что говорит о возможности сочетания *R*-стратегии с *C*-стратегией), пик биомассы которых приходится на начало сезона (Tsuchiya et al., 1993). Согласно данным J.M.J. de Wet и E.A. Oelke (1978), *Z. aquatica* может конкурировать с *Nymphaea*, как только ее стебли поднимутся над водой.

R-стратегия характерна и для симподиально нарастающих полурозеточных трав, примером чему служат представители рода *Alisma*, семенная продуктивность которых велика, а сеянцы способны достигать полной зрелости в первый год жизни (Hroudová et al., 2004; Лапиров, 2015). Отнесение этих представителей рода *Alisma* к *C*-стратегам маловероятно, так как они относятся к биологически слабым видам, поселяющимся, преимущественно, на свободных от конкуренции с другими видами эродированных участках (Смиренский, 1952). Наряду с *R*-стратегией, частухи способны адаптироваться к стрессовым факторам, то есть обладать свойствами *S*-стратега. Об этом, например, свидетельствует тот факт, что кроме пресных вод частухи могут встречаться и в слабосолоноватых водах, в зависимости от уровня воды способны формировать различные экологические формы, приспособленные к пересыханию водоемов (Смиренский, 1952; Дубына и др., 1993; Лапиров, 2015 и др.).

Из всего сказанного выше следует, что для большинства гелофитов характерно наличие вторичных эколого-ценотических стратегий. Причём, для малолетних длиннокорневищных явнополицентрических симподиально нарастающих (*Sparganium, Phragmites australis, Glyceria maxima, Scolochloa festucaceae, Zizania latifolia, Hippuris vulgaris*) и многолетних короткокорневищных неявнополицентрических моноподиально нарастающих (*Butomus umbellatus* и *Schoenoplectus lacustris*) видов растений, характерно сочетание конкурентных и стресс-толерантных стратегий. Эти стратегии у отдельных видов могут выступать как «чистые» или первичные, в зависимости от условий конкретного местообитания. Для однолетних видов свойственно наличие *R*-стратегии.

Заключение к Главе 7

Для исследованных нами гелофитов характерен целый ряд адаптаций, которые позволяют им успешно осваивать и удерживать за собой прибрежных мелководные зоны водоемов и водотоков. Так в основу формирования сложных по степени ветвления побеговых систем гелофитов заложено итеративное ветвление. В результате него, разновременное развитие новых побегов «диктует» появление побегов с различной продолжительностью нарастания – то есть

возможность формирования моно- и дициклических монокарпических вегетативно-генеративных побегов. Эти особенности, наряду с полицентричностью большинства гелофитов, играют важную роль при закреплении растений в субстрате, что позволяет им не только контролировать ранее занятую территорию, но и постепенно увеличивать площадь популяции.

Возможность формирования симподиально нарастающими гелофитами монокарпических побегов с различной цикликой развития приводит к значительному росту их репродуктивного потенциала, нередко отражающегося в растянутом по длительности цветении и плодоношении клонов внутри популяций. У моноподиально нарастающих розеточных гелофитов (с двумя типами побегов – плагиотропным корневищем и ортотропными специализированными (по: Серебряков, 1949) побегами-стрелками (*Butomus umbellatus* и *Schoenoplectus lacustris*)), а также акросимподиально нарастающих гелофитов (с однотипными неспециализированными монокарпическими розеточными побегами (*Alisma* и *Sagittaria*)) кратное увеличение репродуктивного потенциала в течение вегетационного периода осуществляется за счет выраженной квантированности ростовых процессов.

Увеличение автономности у вегетативно-подвижных растений, особенно в условиях переменного увлажнения, способствовало выработке эволюционных механизмов, позволяющих отдельному структурному элементу побеговой сферы растения – монокарпическому побегу, выполнять функции целого организма. Последнее сопровождается сокращением жизни монокарпических побегов, что влечет за собой проявление широко распространенной среди гелофитов тенденции к малолетности (Савиных, 2014; Савиных и др., 2015; Савиных, Шабалина, 2020), стимулирующую раннюю морфологическую дезинтеграцию (последняя, например, характерна для стрелолиста). Последняя, в свою очередь, обусловлена пролонгацией жизненного цикла растения за счет смены скелетных осей, что позволяет ей сохранять тенденцию к поликарпичности растения и его потомков (рамет).

У гелофитов формируется высокий потенциал к вегетативному размножению, которое может осуществляться как специализированными структурами (основной путь), так и неспециализированными. В последнем случае, немалая роль в процессе вегетативного размножения осуществляется за счет эволюционно выработанной способности к регенерации различных фрагментов (особенно в надземной сфере) растений. У длиннокорневищных гелофитов специализированное вегетативное размножение осуществляется за счет геофильных участков корневищ (например, розеточных участков монокарпических побегов). Особенно высокой специализации достигают однолетники вегетативного происхождения (*Sagittaria sagittifolia*), у которых на конце быстро отмирающих столонов формируются клубни. По нашему мнению, длиннокорневищные травы с развивающимися к осени клубневидными структурами на конце корневищ (по типу *Sparganium erectum*), могут являться переходным звеном от

многолетних растений к однолетникам вегетативного происхождения. Неспециализированное вегетативное размножение осуществляется у гелофитов при помощи различных отделяющихся вегетативных структур, в большинстве случаев – при полегании и укоренении в узлах надземных частей побегов.

Все сказанное выше ведет у гелофитов к сокращению жизненного цикла рамет с выпадением у них постгенеративного периода онтогенеза при увеличении общей продолжительности жизни и сохранения поликарпичности растения в целом. Однако у гелофитов существуют примеры неотенических проявлений в экстремальных условиях, при которых наблюдается не только выпадение постгенеративного периода, но и сокращение жизненного цикла растения до одного вегетационного сезона.

Для гелофитов характерно сочетание целого ряда модусов морфологической эволюции, таких как пролонгации, ретардации, девиации, аббревиации и гетерохронии. Все они неразрывно связаны с онтогенезом генеты и рамет. Мы полагаем, что именно явление аббревиации, в ходе развития монокарпических побегов, формирующихся как в результате силлепсиса, так и каталепсиса, не только способствует проявлению гетерохронии (разновременное развертывания почек), но и обеспечивает пролонгациию большого жизненного цикла растения в виде совокупности частных онтогенезов отдельных рамет, которые уже на начальных этапах своего развития приобретают автономномность за счет раннего образования придаточных корней. Базальная девиация в сочетании с базальной аббревиацией в рамках малого жизненного цикла гелофитов, по-видимому, могла привести к ускорению темпов развития побега при уменьшении числа слагающих его метамеров в базальной части, что могло способствовать и более раннему зацветанию, с последующим формированием сложных синфлоресценций (например, как у однолетника вегетативного происхождения *Sagittaria sagittifolia*). Ангалогичное явление, по-видимому, характерно и для однолетних гелофитов (например, для *Zizania aquatica*).

Для большинства гелофитов характерно наличие вторичных эколого-ценотических стратегий, связанных с сочетанием конкурентных и стресс-толерантных свойств. Наличие у большинства гелофитов ярко выраженных конкурентных свойств связано, прежде всего, с наличием целого ряда морфологических адаптаций (прежде всего, клональная интеграция и дифференциация, адаптация клональных диаспор к перенесению неблагоприятных факторов среды), позволяющих максимизировать приобретение ресурсов и осуществлять контроль над ними в стабильно продуктивных местообитаниях, обеспечивать высокие показатели клонального размножения и распространения вегетативных диаспор различного рода. Успешность клонального размножения последних (тотипатентность) обеспечивается высокой способностью к укоренению, что позволяет гелофитам быть пионерами при заселении нарушенных местообитаний. Кроме того, наличие у большинства видов гелофитов большого числа корневищ

(особенно у длиннокорневищных видов), в результате итеративного ветвления, обеспечивает растениям расширение площади своего местообитания и сохранение ранее занятых территорий, а также конкурентные преимущества. У короткокорневищных моноподиально нарастающих видов конкурентные свойства обеспечиваются плотным сплетением долгоживущих корневищ, в результате чего образуются куртинные заросли. Отметим, что высокие показатели семенной продуктивности (по сравнению с *R*-стратегами) симподиально нарастающих гелофитов достигаются в результате итеративного ветвления и выражаются в том, что каждый монокарпический побег следующего порядка потенциально является единицей для половой репродукции.

Наличие выраженных стресс-толерантых свойств у гелофитов связано, прежде всего, со спецификой их местообитания – литоральной зоной водоемов разного типа. Оптимальный режим обводнения для гелофитов является важным фактором, определяющим их рост и развитие, который не может быть замещен другими ресурсами. Однако, как мы указывали выше, прибрежные мелководья нередко подвергаются значительным колебаниям гидрофизических (например, интенсивность освещения, скорость течения, уровенный и температурный режимы и т.д.) и гидрохимических факторов (например, содержание кислорода, pH и растворенных солей), что указывает на стрессовые условия в данном местообитании. Так, например, устойчивость большинства гелофитов к уровенному режиму преодолевается их особой экологической пластичностью (Смиренский, 1952; Дубына и др., 1993; Беляков, 2016). Кроме того, наличие простых и обтекаемых по форме листьев (O'Hare et al., 2007) обеспечивает выживание в потоке воды, а способность некоторых видов расти в условиях недостатка питательных веществ (Belyakov, Lapirov, 2018; Беляков, Филиппов, 2018; Беляков и др., 2022) нередко компенсируется физиологическими механизмами. Так, например, *Sparganium angustifolium* способен увеличивать биомассу при относительно высокой доступности растворенного неорганического углерода в грунте (адаптирован к поглощению CO_2 корнями), что является типичным для изоэтидных видов растений (Lucassen et al., 2009). При этом, благодаря наличию плавающих на поверхности воды листьев, растение обеспечивают дополнительное поглощение атмосферного CO_2 (Lucassen et al., 2009).

Исключением среди малолетних длиннокорневищных явнополицентрических симподиально нарастающих видов являются большинство представителей рода *Typha*, для которых, наряду с высокими конкурентными показателями, характерны особенности, свойственные рудералам. Последнее проявляется в специализации растений к антропогенным местообитаниям. Поэтому не случайно О.А. Капитонова (2012) говорила о преобладании у *Typha latifolia* и *T. angustifolia* конкурентно-рудеральной стратегии жизни.

Для столонно-клубневых симподиально нарастающих гелофитов –явнополицентрических однолетников вегетативного происхождения (например, *Sagittaria sagittifolia* и *Nelumbo komarovii*) также характерно преобладание конкурентных свойств (*C*-стратегия) с элементами *S*-стратегии. Здесь ведущим фактором являются преимущества, связанные с доминирующим возобновлением этих видов растений на базе специализированных запасающих структур – клубней. Наличие запасающих вегетативных органов является показателем конкурентной и стресс-толерантной стратегий (Grime, 1979; Grasset et al., 2015). Особенно сильно конкурентные свойства проявляются у лотоса, заросли которого нередко занимают большие площади, способные при устойчивом гидрологическом режиме противостоять вторжению в них других видов растений (Смиренский, 1952). Последнее, как и в случае с длиннокорневищными малолетниками вегетативного происхождения, осуществляется за счет активного итеративного ветвления побеговой системы растения.

К *R*-стратегам принадлежат, преимущественно, симподиально нарастающие однолетние явнополицентрические (*Monochoria vaginalis, M. corsakovii*) и моноцентрические (*Zizania aquatica*), а также малолетние (*Alisma gramineum*) и многолетние (*Alisma plantago-aquatica*) моноцентрические акросимподиально нарастающие растения. Все эти виды растут в интенсивно нарушенных условиях среды и обладают большой семенной продуктивностью. Некоторые виды (например, представители рода *Alisma*) нередко обладают свойствами *S*-стратега, что прежде всего, выражается в способности адаптироваться к стрессовым условиям (например, колебаниям уровенного режима). Наличие у этих видов более-менее выраженных элементов *C*-стратега маловероятно.

ГЛАВА 8: ТАКСОНОМИЯ И ГИБРИДОГЕННАЯ АКТИВНОСТЬ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ГИПОТЕТИЧЕСКОЙ ПРЕДКОВОЙ ФОРМЕ РОДА *SPARGANIUM* L.

Как нами показано выше, представители рода *Sparganium* L. (в том числе и наиболее распространенные гибридные таксоны) имеют ряд биологических особенностей, как сходных, так и отличающих их от большинства рассмотренных таксонов гелофитов. Поэтому, в данной главе мы изложим современные представления о таксономии, гибридизационной активности внутри рода, распространении и гипотетической предковой форме, а также о том, какие биотические и абиотические факторы могли повлиять на становление современного облика представителей *Sparganium*.

8.1 Молекулярная таксономия рода *Sparganium* и его гибридогенная активность на основе молекулярных данных

На филогенетическом дереве рода *Sparganium*, полученном J.D. Sulman et al. (2013), мы можем четко разделить рода на два подрода, среди которых хорошо различимы три секции (рисунок 8.1). Тем не менее, филогенетические отношения внутри *Sparganium* по-прежнему вызывают вопросы, так как до сих пор филогения рода строилась на ограниченных генетических данных: <4000 пар нуклеотидов (Sulman et al., 2013) или <7000 пар нуклеотидов (Ito et al., 2016). Поэтому, в последнее время шли активные работы по изучению полного хлоропластного генома разных видов *Sparganium*[46] для уточнения их филогении и филогеографии, так как аплоидная природа хлоропластного генома, низкий уровень рекомбинации, его материнское наследование, а также низкая скорость замещения (по сравнению с ядерным геномом) наиболее ценны для изучения эволюционной истории близкородственных таксонов (Martin et al., 2005; Greiner et al., 2015; Smith, 2015; Biju et al., 2019).

Для того, чтобы прояснить эволюционные отношения между видами рода *Sparganium,* при нашем участии был изучен полный хлоропластный геном 15 видов и трех подвидов (Zhang et al., 2022). Было показано, что размеры генома представителей рода варьировали от 161 487 до 162 331 пар нуклеотидов и характеризовались типичной четырехкомпонентной структурой. Анализ идентичности последовательностей показал большое сходство (97,53–99,6%) среди

[46] Полные хлоропластные геномы были собраны для *Sparganium stoloniferum* (Su et al., 2019), *S. glomeratum* (Sua et al., 2019), *S. eurycarpum* subsp. *coreanum* (Gil et al., 2019), *S. stoloniferum* subsp. *choui* (D.Yu) K.Sun (Huang et al., 2021), *S. fallax* (Zhang et al., 2021), *S. angustifolium* (You et al., 2022).

хлоропластных геномов видов *Sparganium*. Особенно ярко эта особенность проявилась у представителей подрода *Sparganium*, у которых сходство геномов достигает >99% нуклеотидных последовательностей.

Также была подтверждена монофилия рода *Sparganium* (Zhang et al., 2022), который, как и в предыдущем исследовании (Sulman et al., 2013), с высокой поддержкой был разделен на два подрода – *Sparganium* и *Xanthosparganium* (рисунок 8.2), хорошо различимых по морфологии вегетативных и генеративных органов, а также анатомической структуре эндокарпия плодов (Cook, 1961; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Зубкова, Шабес, 1983, 1986; Филоненко и др., 2010 и др.). Заметим, что ни один из исследованных нами таксонов подрода *Sparganium* не был монофилетическим (рисунок 8.2). Различия в размере генома *S. erectum*, *S. neglectum* и *S. microcarpum* были минимальны (Zhang et al., 2022). Поэтому, близость таксонов подрода *Sparganium* секции *Erecta* не позволяет на генетическом уровне утверждать видовую самостоятельность *S. neglectum*, *S. erectum*, *S. microcarpum* и *S. stoloniferum*. Однако, все эти таксоны хорошо различаются по морфологии зрелых плодов, а также по экологии и ареалам распространения. На основании этого мы, вслед за рядом ученых (Юзепчук, 1934; Черепанов, 1981; Bobrov et al., 2023), принимаем их в ранге самостоятельных видов.

На представленном филогенетическом дереве (Zhang et al., 2022) все виды подрода *Xanthosparganium*, также, как и в работе J.D. Sulman et al. (2013), хорошо разделились между собой (рисунок 8.2). Однако, в нашем случае, более сильная связь оказалась между *S. emersum* и *S. angustifolium*, в то время как у J.D. Sulman et al. (2013) – между *S. emersum* и *S. glomeratum*. В нашем случае *S. glomeratum* оказался сестринским видом *S. chlorocarpum* (ранее часто указываемым в таксономических сводках как *S. acaule*) (Zhang et al., 2022; рисунок 8.2). В этом отношении наши результаты подтверждаются Y. Ito et al. (2016).

В последнее время явления межвидовой и межродовой гибридизации рассматриваются как эффективный путь видообразования и освоения новых экологических ниш сосудистыми растениями (Soltis, Soltis, 2009; Родионов и др., 2019; Беляков и др., 2019а; Belyakov et al., 2022). Большое распространение среди представителей рода *Sparganium* промежуточных по морфологии форм дало возможность предположить, что репродуктивная изоляция между видами в роде не является полной и допускает появления гомоплоидных гибридов, сохраняющих уровень плоидности, присущий родительским видам (Sulman et al., 2013; Беляков и др., 2019а; Píšová, Fér, 2020; Belyakov et al., 2022). Подобные гибриды, в свою очередь, могут быть стерильными, частично фертильными или полностью фертильными, а их диагностические признаки часто размыты фенотипической пластичностью (Cook, Nicholls, 1986; Бобров и др., 2014; Беляков и др., 2017, 2019а; Belyakov et al., 2022; Yu et al., 2022; Bobrov et al., 2023).

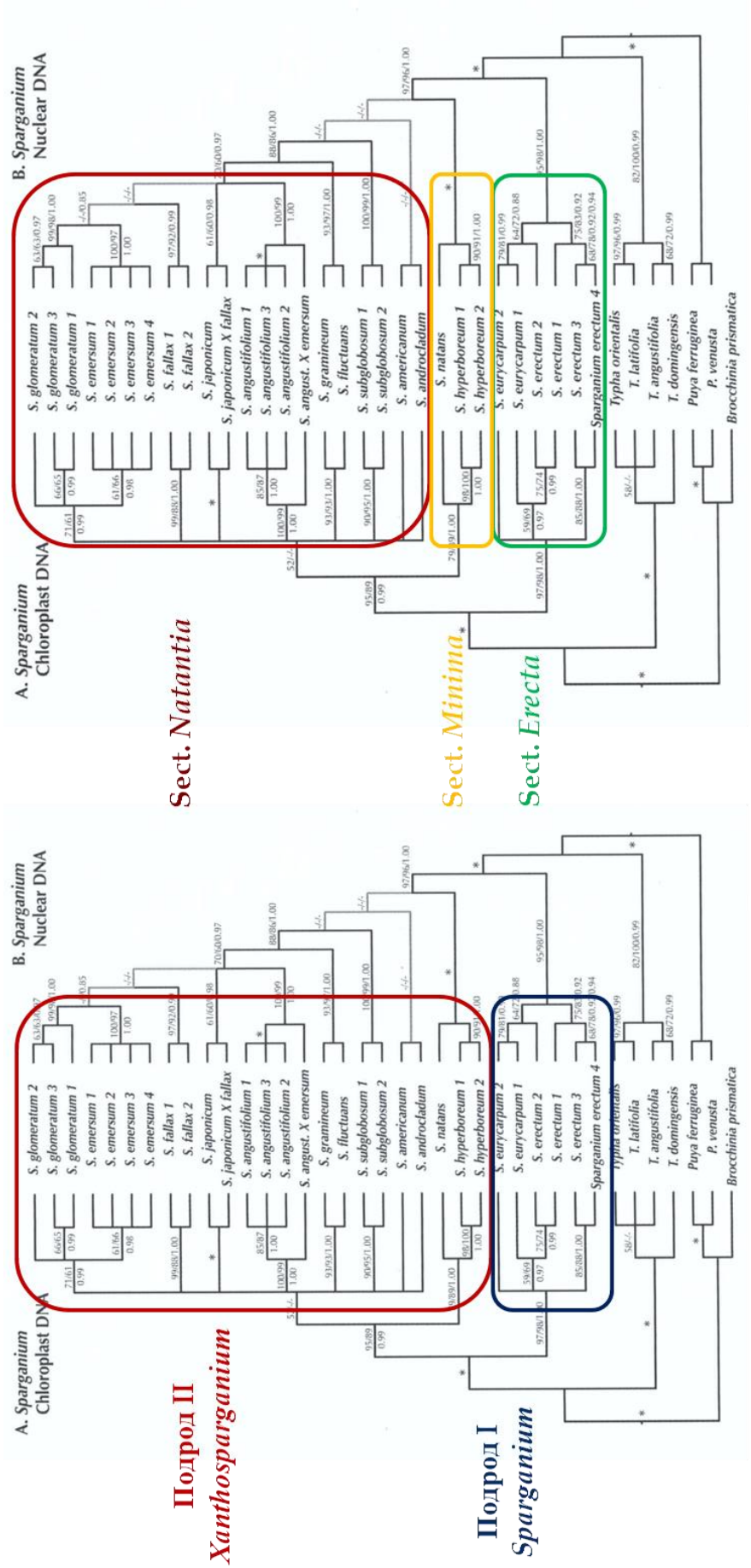


Рисунок 8.1 – Филогенетическое дерево видов рода *Sparganium*, полученное на базе исследования cpDNA и nDNA с учетом 37 таксонов

(по: Sulman et al., 2013): а – с делением на подроды, б – с делением на секции.

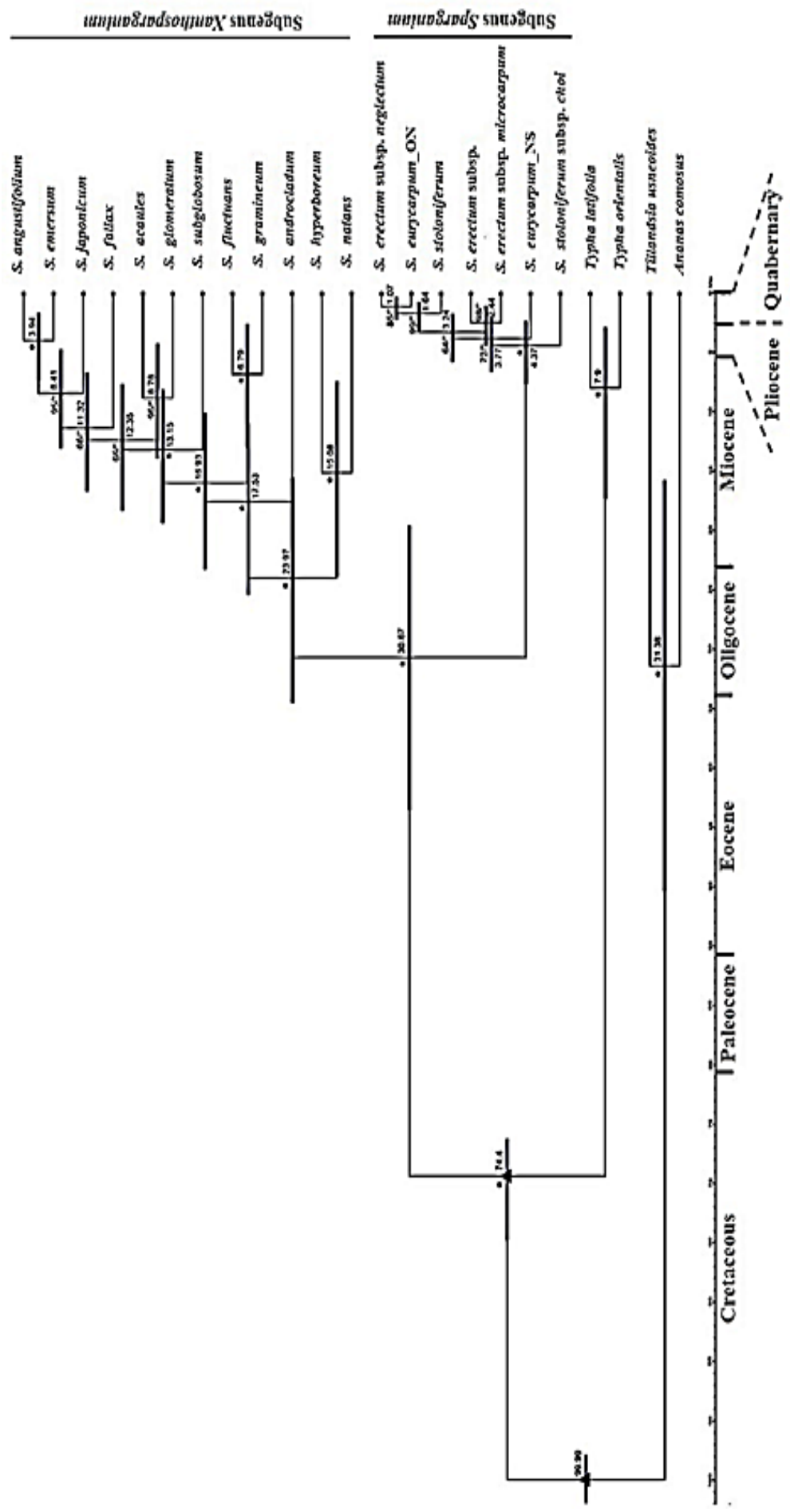


Рисунок 8.2 – Кладограмма и датирование времени расхождения видов рода *Sparganium* (по: Zhang et al., 2022)

Примечание. Филогенетическое дерево реконструировано из последовательностей 80 генов, кодирующих белок. Звездочки указывают на бутстреп-поддержку = 100, апостериорная вероятность = 1,00. Треугольники указывают на узлы калибровки ископаемых, а числа рядом с узлами относятся к средним оценкам времени расхождения. Синие полосы указывают на 95% самых высоких апостериорных распределений.

Изучение роли событий гибридизации в недавней эволюции *Sparganium* позволили выделить три группы таксонов (по: Belyakov et al., 2022):

1) таксоны с одним основным риботипом (представители секции *Natantia* подрода *Xanthosparganium*: *S. angustifolium, S. fallax, S. glomeratum* и *S. subglobosum*) и, соответственно, низким внутригеномным полиморфизмом.

2) таксоны с двумя основными риботипами (представители секции *Natantia* подрода *Xanthosparganium*: два образца *S. emersum* из Китая (Внутренняя Монголия, Хулунбуир) и *S. gramineum*), вероятно, имеют гибридное происхождение.

3) таксоны с тремя и бóльшим числом основных риботипов (представители подрода *Xanthosparganium* (секция *Natantia*: *S. emersum* (Ярославская обл.), *S. rothertii* (Иркутская обл.), *S. probatovae*, *S. ×foliosum*; секция *Minima*: *S. hyperboreum* и *S. natans*; представители подрода *Sparganium* (секция *Erecta*: *S. erectum, S. neglectum, S. microcarpum* и *S. stoloniferum* subsp. *choui* (провинция Хэйлунцзян, Китай) имеют гибридное происхождение.

Распространение основных риботипов среди видов подрода *Xanthosparganium* секции *Natantia* указывает на то, что все виды секции способны формировать гибриды между собой. В рамках этой секции нами более подробно рассмотрен гибрид *S. ×foliosum*. Так анализ спектров основных риботипов *S. ×foliosum* показал, что он сочетает в себе признаки обоих родительских видов (Беляков и др., 2017, 2019a; Yu et al., 2022). Гибрид содержит, по крайней мере, четыре риботипа *S. emersum*. При этом рДНК *S. gramineum* содержится только в одном из исследованных нами образцов *S. ×foliosum* в малом количестве. Это может указывать на то, что рДНК *S. gramineum* у гибрида могла быть подавлена и, впоследствии, утрачена (Belyakov et al., 2022). Отметим, что гибридогенная природа *S. ×foliosum* была также доказана нами совместно с китайскими коллегами (Yu et al., 2022) на базе генетических исследований хлоропластной ДНК trnH- psbA и шести ядерных локусов (разработанных из последовательностей транскриптома *S. fallax*) гибрида и родительских видов (*S. emersum, S. gramineum* и *S. ×foliosum*) из пяти озер в Европейской России. Нам удалось установить, что гибридизация между *S. emersum* и *S. gramineum* является двунаправленной, но асимметричной, а в качестве материнского вида, в основном, выступает *S. gramineum* (Yu et al., 2022). Таким образом, наше предположение о том, что у данного гибрида элиминируется материнская рДНК (*S. gramineum*) и остается отцовская рДНК (*S. emersum*) оказалось верным (Belyakov et al., 2022; Yu et al., 2022). Отметим, что несмотря на то, что в большинство популяций *S. ×foliosum* стерильны, о наличии возвратных скрещиваний может свидетельствовать факт присутствия единичных фертильных популяций этого гибрида (Бобров и др., 2014; Беляков и др., 2017).

В рамках секции *Minima* нами показано (Belyakov et al., 2022), что рДНК *S. hyperboreum* и *S. natans* крайне гетерогенна и имеет характерные различия в наборе риботипов каждого из

видов. При этом, только два риботипа являются общими для обоих видов. Сильные различия в наборе риботипов между *S. hyperboreum* и *S. natans* могут быть связаны с наличием в местах перекрытия арелов этих видов растений с промежуточными морфологическими признаками (Бобров и др., 2014, 2021; Волкова и др., 2020; Harms, 1973), что может быть следствием морфологической и генетической изменчивости вида на территории ареала (Bobrov et al., 2023).

Отметим, что рДНК представителей подрода *Sparganium* секции *Erecta* не очень хорошо гомогенизирована (Belyakov et al., 2022). Единственным исключением является только *S. microcarpum* (имеет от одного до трех основных риботипов по образцам) (Belyakov et al., 2022). *S. neglectum* также сильно отличается от *S. erectum* и *S. microcarpum* по общему набору риботипов (Belyakov et al., 2022). Причем, только один риботип у этих трех таксонов общий. При этом, *S. erectum* и *S. microcarpum* имеют несколько общих риботипов со *S. stoloniferum* (Belyakov et al., 2022). Делать какие-либо предположения о возможных гибридах и их родителях из набора полученных нами риботипов, пока сложно, но наличие верифицированных гибридных комбинаций, основанных на полиморфизме длины амплифицированных фрагментов (AFLP) (Píšová, Fér, 2020) также указывает на возможную гибридизацию *S. microcarpum* с другими таксонами секции (Belyakov et al., 2022; Bobrov et al., 2023). По нашему мнению (Belyakov et al., 2022), наличие схожих по морфологии плодов у образцов *S. stoloniferum* из Ростовской, Волгоградской и Астраханской обл. может говорить о возможной гибридной комбинации *S. stoloniferum* × *S. erectum*.

Таким образом, наличие общих риботипов у таксонов показывает, что в большинстве случаев гибридизация широко распространена на уровне подродов (Беляков и др., 2019а; Belyakov et al., 2022; Bobrov et al., 2023). Так, даже на уровне секций *Natantia* и *Minima* внутри подрода *Xanthosparganium* было показано наличие филогенетически связанных между ними риботипов (например, некоторые из риботипов *S. hyperboreum* являются общими с *S. emersum* и *S. glomeratum*; *S. natans* тоже имеет два риботипа, связанных с секцией *Natantia*). Важным моментом является то, что каждый подрод содержит незначительное количество рДНК представителей другого подрода, что говорит о возможности редких случаев гибридизации между ними (Belyakov et al., 2022). Так, например, *S. erectum* и *S. neglectum* имеют по одному второстепенному риботипу из секции *Natantia*, при этом незначительные количества рДНК секции *Natantia* отмечены у представителей секции *Erecta*. Кроме того, *S. hyperboreum* имеет второстепенный риботип, доминирующий у представителей секции *Erecta* (Belyakov et al., 2022).

Подтверждением редких явлений межподродовой гибридизации в рамках рода *Sparganium* служит описанный нами гибрид *Sparganium* ×*papchenkovii* Belyakov & Lapirov (*S. emersum* × *S. microcarpum*) [мостообинание: Ярославской обл., Угличский р-н, близ с. Масальское, мелководье р. Корожечны, 57.541013 с.ш., 38.036044 в.д., 10 VIII 2018 г.] (Belyakov et al., 2025).

Отметим, подобные акты гибридизации ранее описывались в литературе под биноминалами *S. aschersonianum* Hausskn (Haussknecht, 1893) и *S. englerianum* A. u. G. (Ascherson, Graebner, 1897). Описываемые экземпляры растений обладали прямыми узкими листьями, по своей морфологии, напоминающие таковые у *S. erectum* s.l. (секция *Erecta*) и неразветвленным соцветием, характерным для *S. emersum* (секция *Natantia*). Большинство монографов рода сомневались в существовании межподродовых гибридов (Rothert, 1910; Yuzepchuk, 1934; Cook, Nicholls, 1987; Belyakov et al., 2025), так как скрещивания, специально проведенные C.D.K. Cook, не имели положительного результата, а гербарный материал (определенный как межподродовой гибрид) почти всегда оказывался *S. erectum* с неразветвленным соцветием (Cook, Nicholls, 1987).

Описанный межподродовой гибрид подтвержден китайскими коллегами и нами при помощи молекулярно-генетических (исследовали фрагментов хлоропластной ДНК trnH-psbA и ядерного локуса Tran83), а также сравнительно-морфологических методов (Belyakov et al., 2025). Показано, что в качестве материнского вида в процессе гибридизации (через общие гаплотипы хлоропластной ДНК) принимал участие *S. emersum*, а *S. microcarpum* был отцовским видом. Данный гибрид относится к поколению F1, на что указывает его полная стерильность, промежуточная морфология и межподродовой характер скрещивания (Belyakov et al., 2025).

Таким образом, современные данные молекулярных исследований указывают на то, что род *Sparganium* четко разделяется на два подрода (*Sparganium* и *Xanthosparganium*). В рамках подрода *Xanthosparganium* поддерживаются две ранее выделенные секции. Возможность формирования большого числа гибридных таксонов, в том числе на уровне секций и подродов, позволяет рассматривать род *Sparganium* как интрогрессивно-межвидовой комплекс (Беляков и др., 2019; Belyakov et al., 2022; Bobrov et al., 2023). Внутриподродовые гибриды широко распространены в природе, гибриды межподродового – уровня чрезвычайно редки.

8.2 Морфологические доказательства исследованных гибридных таксонов рода *Sparganium*

В подглаве представлен анализ основных морфологических признаков, подтверждающих гибридную природу двух исследованных нами таксонов – *Sparganium* ×*papczenkovii* и *S.* ×*foliosum*.

8.2.1 *Sparganium* ×*papczenkovii* Belyakov et Lapirov (*S. emersum* × *S. microcarpum*)

Исследование семи морфометрических индексов (индексы A–G, см. подглаву 2.2, рисунок 2.2 и таблицу 8.1) на базе теста множественных апостериорных сравнений по критерию Манна-

Уитни (с поправкой Бонферрони) показал, что гибрид имеет значимые различия по длине листочков околоцветника (индекс D) со *S. microcarpum* ($p \leq 0,05$) и *S. erectum* ($p \leq 0,05$). Этот показатель также значимо различается между парами видов – *S. emersum* и *S. microcarpum* ($p \leq 0,05$), *S. emersum* и *S. erectum* ($p \leq 0,05$), а также *S. microcarpum* и *S. erectum* ($p = 0,0004059$). По ширине листочков околоцветника у основания их расширенной части (индекс A) были выявлены значимые различия между гибридом и *S. emersum* ($p = 0,01554$), между *S. emersum* и *S. erectum* ($p \leq 0,05$), а также *S. erectum* и *S. microcarpum* ($p = 0,006657$). По ширине листочков околоцветника в верхней, самой широкой части (индекс B) гибрид значимо отличается от *S. emersum* и от *S. erectum* ($p \leq 0,05$ и $p = 0,02929$, соответственно), *S. emersum* отличается от *S. erectum* и *S. microcarpum* ($p \leq 0,05$ и $p = 0,0008928$, соответственно) и *S. erectum* отличается от *S. microcarpum* ($p = 0,002208$). Длина верхней части листочков околоцветника в верхней, самой широкой части (индекс C) значимо различалась между гибридом и *S. emersum* ($p \leq 0,05$), *S. emersum* и *S. microcarpum* со *S. erectum* ($p \leq 0,05$ и $p = 0,001374$, соответственно), а также *S. erectum* и *S. microcarpum* ($p = 0,02679$). Длина рыльца (индекс F) у гибрида значимо отличалась от *S. emersum* ($p = 0,005303$), а также у пар видов *S. emersum* – *S. microcarpum* и *S. emersum* – *S. erectum* ($p = 0,001646$ и $p \leq 0,05$, соответственно). Длина пыльника (индекс E) у гибрида значимо отличалась от *S. emersum* и *S. microcarpum* ($p \leq 0,05$ и $p = 0,009168$, соответственно). Различия по данному показателю также обнаружены между *S. emersum* и *S. microcarpum*, *S. emersum* и *S. erectum* ($p \leq 0,05$ и $p = 0,0002353$, соответственно), а также между *S. erectum* и *S. microcarpum* ($p \leq 0,05$).

Правильность нашего мнения о том, что описанный нами *S. ×papczenkovii* представляет собой гибрид между *S. emersum* и *S. microcarpum*, подчеркивает характер листочков околоцветника пестичных цветков. Они имеют облик, сочетающий в себе структуру обоих видов. Показателем здесь может быть отсутствие достоверного статистического различия в длине околоцветных чешуй (индекс H) между гибридом и *S. emersum*. У гибрида и *S. emersum* длина околоцветных чешуй меньше, чем у *S. microcarpum* и *S. erectum*. Косвенно свидетельствуют в пользу указанных родительских видов говорят следующие факты: 1) достоверные отличия (между гибридом со *S. microcarpum* и *S. erectum*) по ширине листочков околоцветника в основании их расширенной части (индекс A); 2) отсутствие достоверного различия (между гибридом и *S. microcarpum*) по ширине листочков околоцветника в верхней, самой широкой части (индекс B); 3) отсутствие достоверного различия (между гибридом со *S. microcarpum*) по длине верхней (самой широкой части) листочков околоцветника в (индекс C). Кроме того, длина пыльников гибрида имеет статистически достоверные отличия с *S. emersum* и *S. microcarpum*, а длина рылец не имеет статистически достоверных отличий с *S. microcarpum* и *S. erectum*.

Таблица 8.1 – Морфологические характеристики генеративной части и ширины листьев розеточной части побега *Sparganium emersum*, *S.* ×*papchenkovii*, *S. microcarpum* и *S. erectum* (цит. по: Belyakov et al., 2025)

Морфометрические характеристики, мм	Таксон			
	S. emersum	*S.* ×*papchenkovii*	*S. microcarpum*	*S. erectum*
1	2	3	4	5
Ширина листочков околоцветника у основания расширенной части (индекс A)	0,6±0,2 0,4–1,1	0,9±0,3 0,4–1,6	0,7±0,3 0,3–1,5	1,0±0,3 0,6–1,6
Ширина листочков околоцветника в верхней, самой широкой части (индекс B)	0,9±0,2 0,5–1,4	1,5±0,4 0,9–2,7	1,4±0,3 0,6–1,9	1,2±0,2 0,7–1,9
Длина листочков околоцветника верхней, самой широкой части (индекс C)	1,4±0,3 0,8–2,1	1,0±0,2 0,6–1,3	0,9±0,2 0,6–1,8	1,1±0,2 0,7–1,5
Общая длина листочков околоцветника (индекс D)	4,0±0,3 3,0–4,7	3,8±0,4 3,1–4,6	5,5±0,6 3.5–6,5	6,3±0,7 4,0–7,5
Длина пыльника (индекс E)	1,3±0,1 1,0–1,6	1,0±0,1 0,9–1,2	1,0±0,1 0,7–1,2	1,1±0,1 0,8–1,5
Длина рыльца (индекс F)	1,6±0,3 1,1–2,4	2,0±0,5 1,2–3,0	2,0±0,5 1,0–3,3	2,3±0,3 1,7–3,0
Ширина листа в базальной части побега (индекс G)	0,8±0,2 0,2–1,4	0,9±0,3 0,6–1,3	1,0±0,2 0,5–1,7	1,1±0,2 0,6–2,0

Примечание. Числовые значения над линией – среднее ± стандартное отклонение (x ± SD), под линией – минимальное и максимальное (min – max) значения морфологического параметра.

Основываясь на указанных выше семи морфометрических индексах, проведенный китайскими специалистами анализ главных координат (PCoA) и пермутационный многомерный дисперсионный анализ показал, что показатель максимальной ширины листа розеточного участка побега (индекс G), оказался основным признаком, хорошо различающим четыре исследованных нами таксона (Belyakov et al., 2025). Кроме того, ширина у основания расширенной части листочка околоцветника (индекс A), длина листочка околоцветника (индекс D) и длина рыльца (индекс F) также оказались важны для дифференциации исследованных таксонов, при этом показатель длины верхней, самой широкой части листочка околоцветника (индекс B) показал слабую способность к дифференциации (Belyakov et al., 2025).

На основании исследованного материала в приложении К (рисунок К.1) нами представлена таблица, позволяющая детально рассмотреть признаки гибрида по сравнению с родительскими видами.

8.2.2 *Sparganium* ×*foliosum* A. A. Bobrov, Volkova, Mochalova et Chemeris (*S. emersum* × *S. gramineum*)

Исследование восьми основных морфометрических показателей (таблица 8.2) на базе теста множественных апостериорных сравнений по критерию Манна-Уитни (с поправкой Бонферрони) показал, что по ширине плавающей части листа гибрид значимо отличается от таковой у *S. gramineum* ($p \leq 0,01$), и значимо не отличается от таковой у плавающих на поверхности воды листьев *S. emersum* f. *fluitans*. На глубинах до 10 см у гибрида могут развиваться воздушные листья, ширина которых не имеет значимых различий с таковыми у воздушных листьев *S. emersum* ($p \leq 0,01$).

Таблица 8.2 – Морфологическая характеристика *S.* ×*foliosum* и его родительских видов *S. gramineum* и *S. emersum*

Морфометрические характеристики, мм	Таксон		
	S. gramineum	*S.* × *foliosum*	*S. emersum*
1	2	3	4
Длина плодоножки	1,0±0,5 (0,1–2,9)	1,4±0,6 (0,1–2,5)	1,8±0,7 (0,3–4,0)
Длина плода без столбика и плодоножки	3,0±0,3 (2,1–3,9)	2,7±0,4 (1,6–3,5)	4,2±0,5 (1,2–5,6)
Диаметр плода	1,8±0,2 (0,8–2,4)	1,9±0,2 (1,3–2,5)	1,9±0,2 (0,8–2,8)
Отношение длины к диаметру плода	1,6±0,2 (1,3–3,4)	1,5±0,2 (0,9–1,8)	2,2±0,3 (0,6–5,4)
Длина столбика	1,1±0,4 (0,3–3,0)	2,6±0,7 (1,3–3,9)	2,6±0,9 (0,5–5,0)
Длина рыльца	0,5±0,1 (1,0–0,8)	0,9±0,2 (0,7–1,5)	1,6±0,2 (1,1–2,2)
Длина пыльника	0,9±0,1 (0,7–1,2)	1,0±0,1 (0,7–1,4)	1,3±0,2 (1,0–1,6)
Ширина плавающей части листа базальной части побега	3,0±0,0 (1,4–4,0)	6,0±1,0 (3,5–7,5)	5,0±2,0 (2,5–10,0)

В природе наиболее часто встречаются тератные (стерильные) формы, в составе пестичных головчатых соцветий могут присутствовать либо единичные, либо многочисленные тычиночные цветки, что указывает на нарушения развития генеративной сферы растений (Беляков и др., 2017). В отдельных случаях пестичные головчатые соцветия полностью замещаются тычиночными, имевшими единичные пестичные цветки. Подобное явление у гибрида на примере образцов из оз. Глубокое (Московская обл., Рузский р-н) описывал В.А. Ротерт. Однако, в ряде случаев, встречаются плодоносящие популяции *S.* ×*foliosum*, как, например, на оз. Высоковское (Ивановская обл., Ивановский р-н). Поэтому, важно сравнить морфометрические характеристики плодов, длины рылец и пыльников гибрида с родительскими видами. Наши

данные показывают, что по длине плодоножки значимые различия отмечены между *S. gramineum* и *S. emersum*, а также *S. gramineum* и *S. ×foliosum* (p≤0,01 и p= 0,002419, соответственно). Это объясняется тем, что у *S. gramineum* длина ножки плода короче, чем у *S. emersum* и *S. ×foliosum* (в 1,7 и 1,4 раза, соответственно). Если по длине плода у гибрида имеются значимые различия с обоими родительскими видами (*S. ×foliosum – S. gramineum* и *S. ×foliosum – S. emersum* – p= 0,000155 и p≤0,01, соответственно), то по диаметру плода значимые различия отмечены только между двумя родительскими видами – *S. gramineum* и *S. emersum* (p= 0,005221) (таблица 8.2). Отношение между длиной плода (без плодоножки и столбика) к его диаметру показывает значимые различия между *S. ×foliosum* со *S. gramineum* и *S. emersum* (p= 0,0002438 и p≤0,01, соответственно), а также между обоими родительскими видами (p≤0,01). Длина столбика у плодов гибрида в 2,4 раза больше, чем у *S. gramineum* (таблица 8.2). Поэтому значимые отличия были показаны лишь для пар таксонов – *S. gramineum – S. emersum* и *S. gramineum – S. ×foliosum* (p≤0,01). Отметим, что у гибрида столбик, может быть, как прямым (как у *S. emersum*), так и изогнутым (как у *S. gramineum*).

По длине рыльца обнаружены значимые различия как между гибридом с *S. gramineum,* гибридом с *S. emersum* (p= 0,01436 и p≤0,01, соответственно), так и между обоими родительским видами (p≤0,01) (таблица 8.2). По длине пыльников (так же, как и по длине рылец) нами отмечены значимые различия (таблица 8.2) как между гибридом со *S. gramineum* и *S. emersum,* так и между обоими родительским видами (p≤0,01).

Подробная сравнительная морфологическая характеристика гибрида и его родительских видов дана в приложении К (рисунок К.2).

8.3 Современные сведения о происхождении рода *Sparganium*

Согласно современным данным, полученным на основе молекулярных исследований, семейство Typhaceae (в состав которого входит род *Sparganium*) представляет собой одну из базальных линий в пределах порядка Poales Small (Givnish et al., 2011; Hochbach et al., 2018; Wu et al., 2022 и др.). По мнению американского ученого T. Givnish et al. (2011) семейство Typhaceae дивергировало на два рода (*Typha* и *Sparganium*) примерно 100–110 млн. лет, в середине мелового периода (Bremer, 2000; Chase et al., 2006; Givnish et al., 2011 и др.). Близкие датировки (112,0–99,6 млн. лет) ранее были высказаны и другими учеными (Gothan, Weyland, 1954 – цит. по: Кокин, 1982). Основываясь на полногеномном секвенировании хлоропластных геномов, было проведено (Zhang et al., 2022) молекулярное датирование и реконструкцию ареала предков современных видов *Sparganium*. Установлено что, дивергирование семейства Typhaceae на два рода (*Typha* и *Sparganium*) произошло несколько

позднее, примерно 74,4 млн. лет. Указанное нами значение близко к результатам, полученным ранее J.D. Sulman et al. (2013) (72 млн. лет). Последнее подтверждается тем, что немногочисленные останки, характерные для рода *Sparganium* sp., датированные верхним мелом отмечены в Северной Америке (Ash, Tidwell, 1976; Crabtree, 1987), Аляске (Tomsich et al., 2010), Гренландии (Криштофович, 1957) и Западной Сибири (Дурникин и др., 2016).

J.D. Sulman et al. (2013), основываясь на калибровке по ископаемым останкам *Sparganium*, установил, что разделение рода на две группы произошло лишь сравнительно недавно – в конце миоцена – плиоцене. Наши данные (Zhang et al., 2022) свидетельствуют о том, что диверсификация предков современных представителей рода *Sparganium* на два подрода (*Sparganium* и *Xanthosparganium*) произошла приблизительно 30,67 млн. лет назад (95% HPD: 19,58–43,52 млн лет) – в среднем олигоцене. Последнее, в целом, подтверждает ранее высказанное мнение П.И. Дорофеева (1979) о том, что разделение рода на два подрода произошло в верхнем эоцене – олигоцене. По мнению П.И. Дорофеева (1979) группа видов, относящихся к подроду *Sparganium*, является наиболее древней, так как останки ее видов более разнообразны и массовы в олигоцене (Grímsson et al., 2015). Поэтому данные на основе молекулярного анализа современных видов подрода *Sparganium* не совсем точно трактуют то, что внутри подрода не наблюдалось никаких дифференциаций в плиоцене, примерно до 4,37 млн лет назад (95% HPD: 2,3–7,58 млн лет) (Zhang et al., 2022). Группа видов, принадлежащих подроду *Xanthosparganium*, по палео-данным П.И. Дорофеева (1979), начинает активно развиваться лишь в миоцене (по крайней мере, в Сибири) и, соответственно, является более молодой. Наши данные (Zhang et al., 2022) говорят о том, что формирование подрода *Xanthosparganium* началось несколько ранее – приблизительно 23,97 млн лет назад (95% HPD: 15,54–34,45 млн лет) в позднем олигоцене.

Начиная с палеоцена (палеоген) отмечается существенный рост находок ископаемых останков *Sparganium* (плодов и пыльцы), найденных на территории Европы (Дорофеев, 1979; Friis, 1985; Shatilova et all., 2011; Kmenta, Zetter, 2013) и Сибири (Криштофович, 1957; Дорофеев, 1979; Дурникин и др., 2016). Причем уже в этот период, по-видимому, имелись таксоны, которые имели достаточно широкое распространение. Так, например, эндокарпы под названием *S. multiloculare* Reid et Chandler, показаны как для Западной Сибири (Криштофович, 1957), так и для Англии (Бэмбридж) (Reid, Chandler, 1926 – цит. по: Дорофеев, 1979). Останки эндокарпа, описанного под названием *S. sobolevii* Dorof. были идентифицированы П.И. Дорофеевым (1979) как для ряда регитлнов Западной Сибири, так и территории Республики Беларусь. В миоцене, по-видимому, *Sparganium* получили особенно широкое распространение. Так задокументированные находк пыльцы и эндокарпов *Sparganium* отмечены в Европе (Jemenez-Moreno et al., 2010; Kern et al., 2011; Casas-Gallego et al., 2015; Kowalski, 2017), на Кавказе (Shatilova et al., 2011), Западной

и Центральной Азии (Yavuz-Işık, 2008; Popova et al., 2019). На территории России имкются остатки ежеголовников с ее европейской части, Сибири, Приморском крае, Якутии и Камчатке (Криштофович, 1957; Синельникова и др., 1976; Дорофеев, 1979; Zyryanov, 1992; Гнибиденко и др., 2011). Полагаем, что по значительному числу ископаемых таксонов, описанных из Сибири, именно на территории современной Евразии в олигоцене – миоцене мог быть сосредоточен основной центр биологического разнообразия рассматриваемой группы.

По данным современных исследователей (Sulman et al., 2013; Zhang et al., 2022), основанных на датировке материалов по ископаемым образцам *Sparganium*, найденным в Северной Америке, анцестральная форма рода могла впервые появиться именно там. Нам удалось установить (Zhang et al., 2022), что у представителей подрода *Xanthosparganium* предковой областью была Восточная Евразия и Северная Америка. Причем родиной некоторых пар видов (*S. emersum* – *S. angustifolium* и *S. natans* – *S. hyperboreum*), вероятно, является Западная Евразия. У подрода *Sparganium* предковой областью оказалась Северная Америка, хотя вероятной областью появления предков *S. microcarpum* и *S. erectum* также может являться Западная Евразия (Zhang et al., 2022). Таким образом, предки современных *Sparganium* могли проникать из Северной Америки в другие регионы Восточной, а затем и Западной Евразии (и наоборот) по «коридорам», которые сформировались в конце мелового – начале третичного периодов. В этот период Северная Америка была связана не только с Европой, но и через Аляску с Северной Азией (Овеснов, 2007). Из Восточной Евразии виды (азиатско-австралийские *S. fallax* и *S. subglobosum*) проникли в Индо-Тихоокеанский регион, а затем по сухопутному мосту, образованному в миоцене (Hall, 2002; van Welzen et al., 2011), они могли проникнуть в Австралию (Zhang et al., 2022). Отметим, что в последнем случае, свою роль могло сыграть эндозоохорное распространение плодов *Sparganium* птицами (Zhang et al., 2022). Расхождение двух викариантных видов – евразийского *S. gramineum* и североамериканского *S. fuctuans* произошло 6,79 млн. лет назад, что, по нашему мнению, было связано с окончательным закрытием Берингийского сухопутного моста 5,5–5,4 млн. лет назад (Gladenkov et al., 2002).

До нашего времени дошли практически все современные виды подрода *Xanthosparganium*, сохранившиеся с миоцена (Zhang et al., 2022), в том числе и представители секции *Minima*. Так, например, палеоданными Д.А. Дурникина с соавт. (2016) подтверждено, что в этот геологический период во флоре Западной Сибири появился и *S. natans*. В самом конце миоцена – начале плиоцена появились такие виды как *S. gramineum, S. fluctuans, S. emersum* и *S. angustifolium* (подрод *Xanthosparganium*) (Sulman et al., 2013; Zhang et al., 2022). Первые два – представлены сейчас только полностью погружёнными экологическими формами, два других – способны образовывать разнообразные экологические формы. Отметим, что в течение всего

периода становления рода, таксоны, обладающие чертами, характерными для обоих ныне существующих подродов могли формироваться неоднократно.

Таким образом, дивергирование семейства Typhaceae на роды *Typha* и *Sparganium* произошло примерно 74,4 млн. лет. Диверсификация внутри рода *Sparganium* на два подрода (*Sparganium* и *Xanthosparganium*) произошла приблизительно 30,67 млн. лет назад в среднем олигоцене, что, в целом, подтверждает предположение П.И. Дорофеева (1979) о том, что разделение рода могло произойти в верхнем эоцене – олигоцене. Подрод *Xanthosparganium*, в сволю очередь диверсифицировался в позднем олигоцене и миоцене, тогда как подрод *Sparganium* – в позднем плиоцене и плейстоцене. Реконструкция ареала предков указывает на то, вероятным ареалом происхождения большинства представителей подрода *Xanthosparganium* была Восточная Евразия и Северная Америка, откуда они распространились в Западную Евразию и Австралию. Большинство представителей подрода *Sparganium*, вероятно, возникли в Северной Америке, а затем распространились в Евразию.

8.4 Представление о гипотетической предковой форме современных представителей рода *Sparganium* и тенденции его морфологической эволюции

По нашему мнению, предковые формы представителей рода *Sparganium* могли первоначально появиться в тропических и субтропических областях Земного шара. Теплолюбивость возможного первичного (анцестрального) типа становится понятна, если учесть то, что предковой считается группа видов, относящихся к подроду *Sparganium* (Дорофеев, 1979). Климат верхнего мела – эоцена был теплым с большим количеством осадков, вследствие чего были созданы благоприятные условия для развития растений (Тахтаджян, 1970; Гамалей, Шереметьев, 2008). По-видимому, уже в этот период предковые формы *Sparganium* (также, как и *Typha*), были прочно связаны с прибрежными мелководьями. Таким образом, на первом этапе формирования рода *Sparganium* ведущую роль могла сыграть гумидизация условий среды, отмеченная еще J.D. Sulman et al. (2013). Следующим фактором, который мог повлиять на становление рода явилось похолодание, и, в менее значительной степени, ксерофилизация климата, которая могла быть связана с регрессией океанов и увеличением площади суши (Краснова, 2011). Именно похолодание, произошедшее в среднем миоцене – плиоцене (Гамалей, 2012, 2015) могло стать результатом формирования водных форм с плавающими на поверхности воды листьями (например, у *S. gramineum* и *S. fluctuans*). Подтверждением этого может являться то, что именно формы с плавающими листьями считаются на данный момент вторичными (Kaul, 1972; Sulman et al., 2013). По нашему мнению, первая встреча предковых видов *Sparganium* с холодом (олигоцен – начало миоцена) могла произойти ещё на поднимающихся в то время

высокогорьях, откуда представители *Sparganium* могли спуститься в предгорья и равнины, освобождаемые в то время термофильными лесными биомами (Гамалей, 2012). В данном случае, именно горный генезис происхождения мог определить способность отдельных видов *Sparganium* (например, *S. angustifolium, S. gramineum, S. natans* и *S. hyperboreum*) расти в олиготрофных, мезоевтрофных и олигомезотрофных водных объектах. Как мы полагаем, именно низкая термофильность указанных выше видов, могла способствовать их адаптации и дальнейшему распространению в процессе общей тенденции бореализации и континентализации природных условий. Не стоит исключать и фактор конкуренции, который также сыграл важную роль в экспансии ежеголовниками водной среды. Заметим, что стабильные условия водной среды могли способствовать сохранению исходного уровня плоидности и малой величины генома *Sparganium* (Soltis et al., 2003).

Возможно, первоначально, предки *Sparganium* не имели розеточной формы роста. Сделанное нами предположение согласуется с мнением Т.И. Серебряковой (1971а), которое может быть верно, если учесть то, что в рамках современного порядка Poales (куда входят и ежеголовники) присутствуют не только розеточные формы роста. Между тем, на появление розеточной формы влияние мог оказать гелиоморфогенез, проявляющийся как реакция на сильную солнечную инсоляцию. Отметим, что розеточные жизненные формы считаются многими учеными (Corner, 1949; Schmid, 1963; Mangenot, 1969; Хохряков, 1975; Марков, 2012) наиболее примитивными и характеризуются «…медленным ростом вверх и по диаметру…» (Хохряков, 1975, с. 97). Между тем, Т.И. Серебрякова (1971а), относила розеткообразующий тип побегов к прогрессивному, по крайней мере, на отдельном этапе эволюции.

Становление сезонной биоморфы, как мы полагаем, могло быть связано с похолоданием в плиоцене–миоцене, а формирование розеточной формы роста, по-видимому, способствовало сохранению и адаптации к неблагоприятным условиям окружающей среды (Серебрякова, 1971а, б).

Предки *Sparganium* могли быть многолетними и обладать эндогенным ритмом роста, открытыми почками и мезоморфным строением листьев. Многолетность побеговых систем могла обеспечиваться одревеснением осевых структур этих растений. Такое предположение может быть основано на наличии утолщенных и слегка одревесневших клеток в анатомическом строении цветоносных осей и корневищ (Перлова, 1930; Miyaichi et al., 1995). Таким образом, можно полагать, что в ходе своей эволюции *Sparganium* (как и ряд таксонов покрытосеменных растений (Гатцук и др., 1974)) могли пройти путь от кустарничковых форм к травянистым, и первично сухопутным растениям (Беляков, 2016). В дальнейшем, в ходе влияния внешних факторов окружающей среды у *Sparganium* мог наблюдаться некий ряд структурных перестроек, приведший на путь гидрофильного направления эволюции (Беляков, 2016). Отметим, что, по-

видимому, возврат предковых форм *Sparganium* в водную среду был неоднократным. Однако, уже в верхнем мелу растения этой группыприобрели все необходимые адаптивные особенности к водной среде, позволившие пережить оледенения кайнозоя (Кокин, 1982).

А.П. Хохряков (1975) полагает, что в рамках гидрофильного направления эволюции исходными могли быть горизонтально корневищные формы растений с надземными побегами (с узкими листьями), формирующими лишь цветоносы. Примечательно, что в ходе начальных онтогенетических фаз развития семенные особи и дициклические вегетативно-генеративные розеточные побеги *Sparganium* формируют четковидную структуру, образованную последовательно сменяющими друг друга участками с большим и меньшим диаметром (Беляков, 2016). Последнее напоминает таковую структуру у переходных форм ирисовых, эволюционная линия которых ведёт свое начало от горизонтально-корневищных предковых форм к клубнелуковичным (Хохряков, 1975) или клубнеобразующим (клубневидные структуры отмечены нами и у ежеголовников (Беляков, 2016)), которые считаются наиболее молодыми формами (Серебряков, 1952; Голубев, 1960). Кроме того, четковидная структура розеточной части побега может быть результатом унаследованных от предков сезонных ритмов развития (Михалин и др., 2010), в рамках которых *Sparganium* могли вегетировать круглогодично, как например, современные представители подрода *Xanthosparganium* (Беляков, 2016). При этом, переход в водную среду мог способствовать быстрому отмиранию базальных частей скелетных осей и фрагментации побеговой системы ежеголовников.

Длиннокорневищная полурозеточная жизненная форма у *Sparganium* могла возникнуть в условиях избыточного увлажнения на основе стержнекорневой или рыхлокустовой розеткообразующей (Серебряков, 1955; Голубев, 1961). Последнее могло быть достигнуто в результате перехода от интравагинального к экстравагинальному ветвлению[47]. Возможно, компактная форма куста являлась первичной для древних представителей рода *Sparganium*. В любом случае, как мы полагаем, именно благодаря водной среде мы можем наблюдать сохранение морфологической структуры и ритмологического характера побеговой системы *Sparganium* в периоды похолодания климата, например, в среднем миоцене – плиоцене (Гамалей, 2012, 2015).

В процессе своей морфологической эволюции обособившийся род *Sparganium* претерпел целый ряд общих морфологических изменений, отразившихся в структуре генеративной и вегетативной сферы современных их представителей. В ходе наших дальнейших рассуждений

[47] Отметим, что некоторые гелофиты, например, *Scolochloa festucaceae* (Беляков, 2023; Беляков и др., 2025а) и *Glyceria maxima* (Серебрякова, 1971а), сохранили сочетание интра- и экстравагинального ветвления.

мы будем опираться на мнение ряда авторов (Дорофеев, 1979; Ascherson, Graebner, 1896–98), что представители подрода *Sparganium* считаются наиболее древней группой.

Согласно Y.-D. Chen (1981) в генеративной сфере у *Sparganium* наблюдается переход от метельчатых соцветий к кистевидным, укорочение цветоносной оси (за счет сближения пестичных головчатых соцветий), а также уменьшение числа тычиночных головчатых соцветий, редукция тычиночных головок на боковых ветвях. В ходе эволюции листочки околоцветника становятся тоньше, их окраска меняется от коричневой до почти прозрачной, пленчатой, неравномерно разрезанной по краям, столбики укорачиваются, в то время как рыльца расширяются (Chen, 1981). Кроме того, у плода увеличивается длина ножки (Chen, 1981). В вегетативной сфере исчезает киль на обратной стороне листа (Chen, 1981; Цвелёв, 1984). Все эти тенденции прослеживаются, если посмотреть на представителей всех трех имеющихся секций (Chen, 1981; Цвелёв, 1984; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Ascherson, Graebner, 1896–98).

Остановимся на некоторых наиболее ярких эволюционных моментах чуть подробнее.

Так, по мнению А.П. Хохрякова (1974, 1975), ***переход от метельчатых соцветий к кистевидным*** может являться результатом увеличения экстремальности климатических условий и бедности почв, что, по-видимому, напрямую связано не только с продвижением *Sparganium* на север, но и с тем, что некоторые из них отдают предпочтение бедным питательными веществами местообитаниям. Все это стимулирует уменьшение числа соплодий на вегетативно-генеративном побеге в результате редукции боковых цветоносных осей.

В процессе эволюции, появление головчатых соцветий у *Sparganium* могло быть вызвано их первоначальным сгущением, способствующим, в дальнейшем, уменьшению размеров отдельных цветков (в том числе размера и количества частей последних вплоть до мономерности) (Хохряков, 1974).

Переход от многогнёздной костянки к одногнёздной. У покрытосеменных растений (в том числе и у водных и прибрежно-водных растений), переход к ветроопылению часто сопровождался редукцией или уменьшением структур генеративной сферы растений (Friedman, Barrett, 2009; Givnish et al., 2010). Последнее, по-видимому, отразилось у *Sparganium* на сокращении числа гнезд и/или семяпочек до одной, иногда до 2-х (Givnish и др., 2010). Ископаемые эндокарпы *Sparganium* свидетельствуют о том, что древние представители рода имели 2–6-гнёздные эндокарпы, появление которых могло быть обусловлено срастанием отдельных частей пестичных цветков в ходе их эмбриогенеза (Дорофеев, 1979). При этом, закладка большого числа гнезд не говорит о благополучном развитии в них зародышей. Так по данным И.П. Дорофеева (1979) у западносибирских олигоценовых видов (*S. sobolevii* и *S. sibiricum*) в эндокарпе закладывалось до 4–5 гнёзд, из них нормально развивалось только 1–3.

Наряду с сокращением числа гнёзд, также было отмечено уменьшение общих размерных характеристик эндокарпов и толщины их стенок (Дорофеев, 1979). Уменьшение размеров плодов (преимущественно, их диаметра), сопровождаемое уменьшением толщины эндокарпа, по нашему мнению, могло способствовать увеличению числа плодов в соплодиях.

Миниатюризация растений и возможность формирования различных экологических форм (наземной, полупогружённой и погружённой). По-видимому, эти две эволюционные черты связаны с возрастанием экстремальности климатических условий. Их необходимость, по нашему мнению, потребовалась для оптимизации ритма сезонного развития. В данном случае надо четко понимать, что миниатюризация растений *Sparganium* (примером являются представители секции *Minima* – *S. natans* и *S. hyperboreum*), в целом, не вызвала явление деполимеризации (связано со снижением степени полимеризации – процесса потребления системой энергии извне) (Хохряков, 1975). Кроме того, возможность перехода от одной экологической формы к другой, оказалась для представителей *Sparganium* важным адаптивным механизмом. Так в суровых условиях севера, *S. hyperboreum* формирует только погруженную в воду форму, что позволяет сгладить воздействие на него сильно колеблющихся температур воздуха. Для остальных *Sparganium* (преимущественно, для представителей секции *Natantia*), необходимость формирования различных экологических форм часто вызвана сезонными изменениями уровенного режима водных объектов, в которых они обитают.

Переход от острокилеватых листьев к трёхгранным и далее, к листьям, со слабо развитой центральной жилкой (водные формы). Острокилеватые листья традиционны для представителей, входящих в состав наиболее древней секции *Sparganium*. Представители этой секции, как правило, не образуют формы с плавающими листьями. Виды, входящие в состав секции *Natantia* имеют, обычно, трёхгранные листья (полупогружённые формы, например, *S. emersum, S. glomeratum* и др.), либо листья, с хорошо развитой центральной жилкой (прежде всего это виды, которые существуют только в виде погружённой формы (например, *S. gramineum*)), либо погружённые формы видов, обладающих, при определенных обстоятельствах, способностью формировать другие экологические формы (наземную, полупогруженную), как например, это способны делать *S. angustifolium* и *S. emersum*. Большой пластичностью обладают и представители секции *Minima*. У них, в отличие от представителей предыдущей секции, центральная жилка слабо различима, либо вообще отсутствует.

Таким образом, анцестральный тип *Sparganium* может быть связан с тропическими и субтропическими областями. Предковые формы *Sparganium* могли быть многолетними, обладать эндогенным ритмом роста, открытыми почками и мезоморфным строением листьев.

В процессе таксогенеза на первом этапе ведущую роль сыграла гумидизация условий среды, на втором этапе – похолодание.

Основные тенденции морфологической эволюции рода *Sparganium* связан с упрощением соцветия, уменьшению числа гнезд в плодах, миниатюризацией и эколого-морфологической пластичностью, отражающйся в особенностях листьев.

Заключение по Главе 8

Результаты современных молекулярных исследований доказывают деление рода на два подрода (*Sparganium* и *Xanthosparganium*) и три секции (*Erecta, Natantia* и *Minima*), большей частью подтверждают видовую принадлежность выделенных ранее (на основе морфологических признаков) таксонов, дают возможность удостовериться в гибридной природе растений с промежуточными морфологическими признаками. Заметим, что высокая гибридизационная активность, наблюдаемая внутри рода связана, главным образом, с перекрытием ареалов родительских видов и соприкосновением различных природно-климатических зон в том или ином регионе, а также особыми климатическими условиями, в которых виды зацветают одновременно (Бобров, Мочалова, 2017). Все это ведет к разрушению экологических барьеров и увеличивает частоту гибридизационных процессов (Tochigi et al., 2021; Bobrov et al., 2023; Ivanova et al., 2025). В отличие от внутриподродовых гибридов у межподродовых гибридов стерильность выступает, вероятно, сильным постзиготным репродуктивным барьером, поэтому межпородовая гибридизация внутри рода *Sparganium* в природе является исключительной редкостью (Belyakov et al., 2025).

Появление гибридов поколения F_1 (особенно внутрисекционных), по-видимому, связано с трансформацией среды обитания (отражается в повышении трофического статуса водных объектов, вызванных как антропогенной деятельностью человека, так и климатическими изменениями (Cook, Nicholls, 1986; Беляков и др., 2017; Bobrov et al., 2023; Belyakov et al., 2025). Так, например, гибриды F_1 *S.* ×*foliosum* и *S.* ×*splendens* Meinsh. (*S. angustifolium* × *S. emersum*) получили широкое распространение в Северной Европе и на северо-западе Европейской части России (Cook, Nicholls, 1986; Беляков и др., 2017; Bobrov et al., 2023; Belyakov et al., 2025). При этом, если *S.* ×*splendens* является, как правило, фертильным гибридом, то у *S.* ×*foliosum* отмечались ранее как стерильные популяции (преимущественно), так и фертильные. Эти гибриды способны производить значительную долю фертильной пыльцы, что может говорить о высоком потенциале для будущей интрогрессии и формирования гибридов продвинутого поколения (Беляков и др., 2017; Belyakov et al., 2022, 2025). Появление этих гибридов вместе с родительскими видами (которые часто имеют узкую экологическую амплитуду) обычно

приводит к вытеснению последних, так как гибриды отличаются большей приспособленностью к условиям обитания и характеризуются более высокой конкурентной способностью (Серегин и др., 2012; Беляков и др., 2017; Bobrov et al., 2023; Belyakov et al., 2022, 2025; подробнее см. в подглаве 7.2). Последнее, ранее, было показано на примере популяций *Typha* ×*glauca* Godron (*T. latifolia* × *T. angustifolia*) из Великих озер Северной Америки (Zapfe, Freeland, 2015; Pieper et al., 2017; Bhargav et al., 2022). На высокие адаптивные особенности гибридов и указывают данные по качественному и количественному составу низкомолекулярного метаболома. Так, например, при исследовании низкомолекулярного метаболома *S.* ×*foliosum* и его родительских видов было установлено, что общее количество основных компонентов метаболома у гибрида было выше, по сравнению с родительскими видами (Kurashov et al., 2026). При этом низкомолекулярные соединения в метаболоме гибрида были распределены по шести химическим группам, в то время как у родительских видов – по пяти (Kurashov et al., 2026). Все это, по мнению Е.А. Курашова с соавт. (Kurashov et al., 2026) ярко демонстрирует то, что *S.* ×*foliosum* сочетает в себе устойчивое структурное ядро метаболома с выраженной гипервариабельностью отдельных функциональных групп (серосодержащих соединений, кетонов и карбоновых кислот), что, в свою очередь, может указывать на неаддитивную, иерархически более сложную регуляцию метаболизма у гибрида (по сравнению с родительскими видами), которая может способствавать повышению его экологической пластичности. Все сказанное хорошо подчеркивает важную экологическую и эволюционную роль гибридов F1, особенно в изменяющихся условиях окружающей среды (Belyakov et al., 2025). При этом межподродовые гибриды, как нам кажется, менее конкурентноспособны, а возможно и менее жизнеспособны. Так, например, наблюдения за популяцией *Sparganium* × *papczenkovii*, проводимые нами в течении последних десяти лет на р. Корожечна (Ярославская обл.) свидетельствуют о том, что площадь популяции этого гидрида не увеличивалась.

Анализ последовательностей хлоропластной и ядерной ДНК подтвердил гибридное происхождение двух исследованных гибридных таксонов. Подтвержденое предположение о возможности скрещивания в природе таксонов, относящихся к разным подродам, что ранее опровергалось рядом ученых. Показано, что *S.* ×*papczenkovii* можно распознать по прямым килевидным (как у *S. microcarpum*) светло-зелёным (как у *S. emersum*) листьям, наличию простого (кистевидного) или сложного (метельчатого) соцветия со стерильными пестичными головками, а также морфологии листочков околоцветника (Belyakov et al., 2025). *S.* ×*foliosum* хорошо отличается от *S. gramineum* более широкой, слегка килеватой и равномерной по ширине листовой пластинкой. Нижний кроющий лист соцветия может превышать общую длину соцветия, либо быть плохо развитым, что не наблюдается у родительских видов. Гибрид часто стерилен и обычно формирует тератные формы. Плоды, если таковые имеются, веретеновидной

формы с изогнутым (как у *S. gramineum*) либо прямым столбиком (как у *S. emersum*). По длине ножки и столбика у плодов гибрид близок к *S. emersum*. По длине плода (без ножки) и столбика, длине рыльца и пыльников – имеет промежуточные значения между обоими родительскими видами.

Анцестральные формы *Sparganium*, могли быть связаны с тропическими и субтропическими областями, что говорит о теплолюбивости первичного типа. Предковые формы *Sparganium* могли быть многолетними и по продолжительности жизни побегов, обладать эндогенным ритмом роста, открытыми почками и мезоморфным строением листьев. Розеточная форма роста побегов у представителей рода, по-видимому, очень древняя. Её формирование было обосновано гелиоморфогенезом, связанным с ранним выходом предковых форм *Sparganium* на открытое пространство, а скорее всего, с переходом в водную среду под воздействием экспансии наземных растений. Причем переход на сушу и возврат в водную среду у предковых форм могли наблюдаться неоднократно.

В ходе таксогенеза представителей рода *Sparganium* следует отметить две основные тенденции, способствовавшие формированию их современного внешнего облика. Все они традиционно относятся к почвенно-климатическим условиям (Серебряков, 1955; Голубев, 1961). На первом этапе ведущую роль сыграла тенденция, связанная с гумидизацией условий среды. Именно она, по-видимому, явилась следствием перехода анцестральной формы ежеголовников в мелководные заливы и лагуны, где те формировали полупогружённые формы. На втором этапе развития этой древней группы ведущую роль сыграло похолодание, и лишь в незначительной степени ксерофилизация климата. Последнее, было связано с появлением полностью погружённых форм. Более стабильная водная среда способствовала «консервации» основных черт реликтовости.

Из выше сказанного следует, что в нестабильных климатических условиях олигоцена и последующих геологических эпохах, степень устойчивости *Sparganium* к похолоданию и значительным температурным колебаниям постепенно возрастала, что и могло стать тем пусковым механизмом становления фенотипа, который был реализован в наиболее оптимальных экологических условиях, которыми в то время обладала водная среда.

К основным тенденциям морфологической эволюции представителей рода *Sparganium* следует отнести: 1) переход от метельчатых соцветий к кистевидным; 2) переход от многогнёздной костянки к одногнёздной; 3) миниатюризация растений и возможность формирования различных экологических форм (наземной, полупогружённой и погружённой); 4) переход от острокилеватых листьев к трёхгранным и далее, к листьям, со слабо развитой центральной жилкой (водные формы).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По нашим многолетним исследованиям различных аспектов биологии представителей экологической группы гелофитов получены и проанализированы оригинальные данные по биоморфологии, структурной организации побеговых систем (при исследовании которой описано 12 типов структурно-функциональной организации), особенностям генеративного и вегетативного размножения, что позволило выявить и оценить характер их жизненной формы, разнообразие и взаимосвязь типов онтогенеза и путей морфогенеза различных видов. В работе проанализированы особенности местообитания гелофитов (в том числе сведения о сукцессионных изменениях в сообществах гелофитов и их биологической продуктивности), охарактеризованы основные модусы их биологической адаптации к условиям среды обитания, проанализировано разнообразие их эколого-ценотических стратегий. Весь этот материал критически осмыслен с учетом анализа значительного числа отечественных и зарубежных литературных источников.

Кроме того, на базе молекулярно-генетических исследований подтверждена гибридогенная природа *Sparganium* ×*foliosum*, описан новый межподродовой гибрид *S.* ×*papczenkovii*. Выявлены морфологические особенности этих гибридных таксонов, необходимые для их идентификации. Уточнено систематическое положение видов внутри рода *Sparganium*, оценено время дивергенции видов, выполнена биогеографическая реконструкция и оценена роль гибридизации внутри рода.

Показано, что большинство гелофитов обладают широкой экологической пластичностью и способны формировать различные экологические формы. Их переход от многолетников к однолетникам генеративного происхождения через малолетники вегетативного происхождения и вегетативные однолетники определяется спецификой местообитания, где водная среда способствует сокращению периода начала дезинтеграции особей, а огромный резерв формирования побеговых систем путем силлептического ветвления, способность к быстрой регенерации, разнообразие форм вегетативного размножения и структурный полиморфизм усиливают адаптивные возможности гелофитов к водной среде.

Анализ семенной продуктивности гелофитов выявил, что несмотря на достаточно большое число производимых ими семян, основным путем размножения и возобновления, служит вегетативное размножение. Показано, что на прорастание семян гелофитов наибольший эффект оказывает влажная холодная стратификация, способная вывести их из состояния физиологического (эндогенного) типа покоя разной глубины. Среди комплекса факторов, влияющих на прорастание семян гелофитов наиболее значимыми являются – время сбора,

характер стратификации, температурный и световой режимы, глубина погружения семян в воду (и/или грунт), а также предпочтения конкретного вида по солености и pH воды. Гидрохория – основной способ распространения генеративных зачатков, несмотря на наличие у гелофитов смешанных стратегий рассеивания. Показано, что на соотношение вегетативного и генеративного размножения у гелофитов оказывает влияние продолжительность жизни того или иного вида, способность к регенерации различных частей организма, вклад генеративных структур в вегетативное размножение, половая дифференциация, эффективность самого генеративного размножения, вегетативное размножение и его влияние на генеративную составляющую, клональная интеграция, плотность популяции и, собственно, сами факторы среды (такие как глубина, скорость течения).

В рамках изучения онтогенеза и морфогенеза гелофитов рассмотрены структурный, динамический, функциональный типы поливариантности и поливариантность путей онтогенеза, наличие которых обеспечивает освоение и удержание занимаемыми гелофитами биотопов. Показано, что модальный путь онтогенеза и морфогенеза, главным образом, определяется степенью вегетативной подвижности, а также типом и периодом наступления морфологической дезинтеграции. Выявлено, что в процессе онтогенеза большинства видов гелофитов важное значение имеет сочетание неполного и частного типов.

Показано, что с экологической точки зрения среди гелофитов особое место занимают политопные и индифферентные к трофическому статусу водоемов, минерализации и pH, типу грунтов виды, при наличии, в отдельных случаях, стенотопных видов с узкой экологической амплитудой. Сезонная динамика надземной биомассы гелофитов изменяется по одновершинной кривой, период достижения пика которой и ее максимальная величина у гелофитов, в конкретных местообитаниях, зависят от вида и характера экологических условий конкретного экотопа. Показано, что на сукцессии различных видов гелофитов влияют характер уровенного режима водоема, естественное старение зарослей и природная смена доминантов в сообществе, а также замещение местообитания родительских видов гибридами.

К основным тенденциям морфологической эволюции гелофитов относим ускорение (акселерация) темпов роста и развития вегетативной и генеративной сферы, усиление вегетативной подвижности, ускорение процессов дезинтеграции, усиление тенденции к генеративному размножению, структурную дифференциацию монокарпических побегов с расширением и замещением функций отдельных зон, увеличение степени экологической пластичности и сокращение темпов развития в онтогенезе. В основе модусов морфологической эволюции гелофитов лежат пролонгации, ретардации, девиации, аббревиации (базальная и терминальная аббревиации в развитии побега) и гетерохронии.

Анализ разнообразия эколого-ценотических стратегий гелофитов показал, что для гнлофитов характерно наличие вторичных эколого-ценотических стратегий, связанных с сочетанием конкурентных и стресс-толерантных свойств. Наличие стресс-толерантных свойств у гелофитов вытекает из особенностей экологии вида и наличия адаптаций к преодолению стрессовых условий (таких, как, резкое изменение уровенного режима, увеличение/снижение скорости течения, способность расти в водоемах с низким трофическим статусом). При этом, ряд видов гелофитов нередко входят в состав сообществ начальных стадий сукцессионных серий.

Гелофиты имеют общие черты как с гидрофитами, так и с гигрогелофитами и травами-мезофитами. Это проявляется в формировании у большинства этих растений монокарпических побегов, после отмирания надземных частей которых, почки возобновления, находящиеся на дуге побега, развиваются по типу материнского побега. Для всех экологических групп характерны как однолетники генеративного происхождения, однолетники вегетативного происхождения, малолетники вегетативного происхождения, так и многолетники поликарпики, у которых длительность жизни базальных участков монокарпических побегов в составе сложных многолетних побеговых систем нередко превышает 4–5 лет. При этом, наибольшее число малолетников вегетативного происхождения, наиболее сильно сближает гелофиты с гидрофитами. В отличие от гидрофитов и гелофитов у гигрогелофитов появляется такая жизненная форма как двулетники-монокарпики (*Oenanthe aquatica*), которые по мнению Н.П. Савиных (2019) представляют собой промежуточное звено между многолетними поликарпиками и однолетниками в условиях прибрежных мелководий.

Сближает большинство представителей экологических групп и наличие силлептического ветвления, которое, как мы ранее показали на примере гелофитов, может осуществляться на различных уровнях как в вегетативной, так и генеративной сферах. Наряду с силлептическим ветвлением наблюдается рост числа центров закрепления и, как результат, повышение их автономности. У гелофитов, также, как и у ряда гидрофитов и гигрогелофитов, наряду с корневищами и столонами, имеются специализированные органы размножения и возобновления – турионы, клубни и клубнеподобные структуры.

Структурно-функциональная организация побегов у всех вышеперечисленных экологических групп растений водоемов и водотоков аналогична гелофитам. У гелофитов, как и у мезофитов отмечается возможность формирования средней зоны торможения (сформированной метамерами с неразвитыми листьями в узлах), необходимой для выноса на поверхность грунта терминальной почки побега. Разница лишь состоит в том, что в течение вегетационного сезона у трав-мезофитов эта зона может трансформироваться в зону возобновления либо зону обогащения (если боковые побеги зацветают. Во всех других случаях у гелофитов, гигрогелофитов и мезофитов, высокую лабильность проявляют средняя либо

верхняя зоны торможения, которые в процессе развития побега способны брать на себя функции зоны возобновления, вегетативного размножения и даже расселения, или зоны обогащения. Особенно это ярко проявляется при полегании вегетативно-генеративных побегов, что сопровождается их укоренением в узлах и развитии пазушных почек. У большинства гигрогелофитов это способствует формированию явнополицентрических биоморф из исходных моноцентрических. Причем, после морфологической дезинтеграции они вновь становятся моноцентрическими, но уже в виде рамет. У изначально полицентрических гелофитов, способность к полеганию монокарпических побегов не приводит к смене жизненной формы. Исключением в этом случае является лишь однолетник *Zizania aquatica*.

Исследование особенностей репродуктивной сферы гелофитов указывает на то, что как в случае с гелофитами, так и гидро- и гигрогелофитами, семенная продуктивность может широко варьировать и зависеть от особенностей морфологии соцветий, стабильности факторов окружающей среды. Результаты оценки жизнеспособности и роли факторов, влияющих на прорастание семян указывают на то, что гелофиты, наряду с гидрофитами и гигрогелофитами, характеризуются высокой жизнеспособностью семян и типами биологического покоя, близкий к гигрогелофитам и гигрофитам. Весомое конкурентное преимущество гелофитов перед гидрофитами и гигрогелофитами то, что их семена могут прорастать как в условиях гипоксии (как у гидрофитов), так и в аэробных условиях (как у гигрогелофитов).

Анализ соотношения генеративного и вегетативного размножения указывает на близость гелофитов с гидрофитами и гигрогелофитами, так как у моноцентрических видов весь потенциал вегетативной сферы нацелен на рост показателя половой репродукции, в то время как у полицентрических видов на увеличение половой репродукции в разы путем силлептического ветвления побеговой системы. При этом, у гелофитов, как и у гидрофитов наблюдается тенденция, связанная с усилением вегетативного размножения и специализации органов (особенно в экстремальных условиях), которая, как указывает С.Е. Петрова (2016) чаще связана с холодным климатом и избыточным увлажнением.

Как показывают наши данные как для гелофитов, так и гидрофитов и гигрогелофитов, характерно разнообразие путей онтогенеза и морфогенеза. В обоих случаях модальный путь онтогенеза и морфогенеза связан с вегетативной подвижностью и длительностью жизни растения. Однако у гигрогелофитов онтогенез и морфогенез может усложняться в связи с возможностью рядом видов в течение онтогенеза изменять свою жизненную форму с моноцентрической на явнополицентрическую.

Анализ экологических особенностей свидетельствует о том, что среди гелофитов и гидрофитов имеется ряд стенотопных видов, требовательных к низкому трофическому статусу водоемов и сходных между собой по ряду физиологических механизмов, обеспечивающих

максимизацию приобретения ресурсов. Некоторые виды гелофитов, по показателям надземной биомассы близки к некоторым видам гидрофитов и гигрогелофитов. Полагаем, что в основу разнообразия эколого-ценотических стратегий гидрофитов и гигрофитов, также, как и гелофитов, лежит сочетание конкурентных и стресс-толерантных свойств. Это можно объяснить тем, что в прибрежной зоне водоемов экологические условия часто нестабильны, поэтому способность одновременно конкурировать и выдерживать стресс – является ключеым фактором успеха вида.

На основании всего сказанного, гелофиты, представляют собой целостную по своей морфологической и эколого-ценотической структуре группу растений, хорошо приспособленную габитусом и разнообразным ходом онтогенеза и морфогенеза к занимаемой ими экологической нише (экотон «вода–суша»).

Установлено, что сходство гелофитов с гидрофитами и гигрогелофитами определяется характером ветвления и специализацией отдельных участков, разнообразием структур размножения и возобновления, спектром структурно-функциональных зон и степенью их дифференциации, разнообразием жизненных форм и наличием смешанных эколого-ценотических стратегий. Большая часть гелофитов – поликарпики, малолетники и однолетники вегетативного происхождения, что наиболее сильно сближает их с гидрофитами. Сходство морфологических адаптаций гелофитов с гидро- и гигрогелофитами – способность их расти в воде и в условиях переменного увлажнения. Такая особенность привела к адаптациям, позволяющим растениям реагировать на различное по количеству, соотношению и длительности действия абиотических факторов окружающей среды. Поэтому семена гелофитов способны прорастать как в условиях гипоксии (как гидрофиты), так и в аэробных условиях (как гигрогелофиты). Это, в частности, объясняет и усиление у гелофитов вегетативного размножения в сочетании с половым. В ходе онтогенеза у гигрогелофитов широко распространен переход от моноцентрической к явнополицентрической жизненной форме и обратно (у гелофитов – переход от моноцентрической к явнополицентрической жизненной форме отмечен только у *Zizania aquatica*), а также отмечено наличие особых жизненных форм – озимых (*Ranunculus sceleratus*) и двулетников монокарпиков (*Oenanthe aquatica*) и олигокарпиков (*Cicuta virosa* и *Oenanthe aquatica*) (Мальцева, 2009).

Показано, что у представителей рода *Sparganium*, наряду с некоторыми другими таксономическими группами (*Typha*) гелофитов, наблюдается активная гибридизация, которой способствуют слабая географическая изоляция внутри водоёмов, наличие географических и экологических зон контакта видов, антропогенное нарушение среды обитания. Причем гибриды способны занимать экологические ниши родительских видов и проявлять повышенную

толерантность к меняющимся факторам среды, что позволяет говорить о них как о важном элементе эволюционной адаптации в нестабильных условиях экотопов.

Собранные данные и полученные результаты работы могут быть положены в основу ряда перспективных направлений дальнейших исследований:

– обобщение и расширение сведений о морфо-биологических, онтогенетических, эколого-ценотических особенностях и адаптациях представителей экологических групп гидрофитов и гигрофитов, выявление общих и частных адаптивных механизмов между представителями всех экологических групп растений водоемов и водотоков;

– анализ и выявление систем параллельных рядов жизненных форм при освоении растениями водной среды и местообитаний с избыточным увлажнением;

– изучение структуры и особенностей низкомолекулярного метаболома гибридов и их родительских видов для понимания роли физиологических процессов, обеспечивающих экологическую и биохимическую составляющую приспособленности гибридов к условиям среды обитания;

– углубление понимания процессов межвидовой гибридизации посредством дальнейшего изучения фенотипической пластичности популяций гибридов на молекулярном и морфологическом уровне (например, с точки зрения влияния характера направления гибридизационных процессов на способность формирование гибридами хорошо развитых плодов).

ВЫВОДЫ

1. Гелофиты представлены широким спектром жизненных форм, демонстрирующим все возможные этапы освоения водной среды – от истинных однолетников монокарпиков до многолетников поликарпиков, промежуточным звеном которых являются одно- и малолетники вегетативного происхождения (поликарпики), высоко специализированные к условиям повышенного увлажнения. Их биоморфологические адаптации проявляются в сочетании сложной ритмики развития почек и характере ветвления скелетных осей, приводящих к растянутому периоду цветения и плодоношения, а также высокой экологической пластичности, что играет важную роль в условиях нестабильного уровенного режима.

2. Особенности архитектуры побеговых систем гелофитов определяют тип модели побегообразования, продолжительность жизни и ритм роста побегов, что обусловлено не только различием в числе и наборе структурно-функциональных зон у тех или иных видов, но и способностью в процессе развития побега к замещению одной зоны другой. У гелофитов выделено 12 разнообразных типов структурно-функциональной организации побегов.

3. Семенная продуктивность гелофитов определяется экологическими условиями местообитания, а также характером нарастания побеговой системы. Мезобиотические по стойкости к хранению семена гелофитов характеризуются физиологическим (эндогенным) покоем. Эффективный способ стимуляции прорастания – влажная холодная стратификация.

4. Особенность гелофитов – компромисс между генеративным и вегетативным размножением, который определяется биологическими особенностями конкретного вида и экологическими условиями местообитания. У моноцентрических растений преобладает половое размножение, у полицентрических – рост половой репродукции за счет итеративного ветвления сочетается с усилением вегетативного размножения. В неблагоприятных условиях среды (например, с увеличением глубины и скорости течения воды) преимущество получает вегетативное размножение.

5. Онтогенезы гелофитов – пример сочетания неполного и частного типов онтогенеза с выпадением стадий постгенеративного периода и длительного существования растений в генеративном периоде в виде клонов. У явнополицентрических гелофитов онтогенез Г- и Д-типа, у моноцентрических – по А- и Б-типа, у неявнополицентрических – Г-типа.

6. Становление жизненных форм гелофитов в онтогенезе и морфогенезе обеспечено различными надтипами поливариантности (структурной, динамической, функциональной, поливариантностью путей размножения и путей онтогенеза). Основной и дополнительные пути морфогенеза определяются моделью побегообразования и условиями среды.

7. Гелофиты включают широкоадаптивные (политопные) и узкоспециализированные (стенотопные) виды, продуктивность надземной биомассы которых зависит от стабильности экотопа. Динамика их сообществ определяется, прежде всего, уровенным режимом водоема и конкурентными взаимоотношениями между видами. Для гелофитов характерно преобладание вторичных эколого-ценотических стратегий, сочетающих в себе конкурентные и стресс-толерантные свойства; *R*-стратегия характерна для ряда однолетних (*Monochoria vaginalis* и *Zizania aquatica*), малолетних (*Alisma gramineum, A. plantago-aquatica*), и некоторых многолетних видов (представители родов *Typha* и *Phragmites*).

8. Монофилетичный род *Sparganium* – сложный интрогрессивно-межвидовой комплекс, где скрещивания широко распространены между видами внутри каждого из двух подродов. Случаи гибридизации между подродами – единичны (описанный нами гибрид *Sparganium* ×*papczenkovii* Belyakov et Lapirov).

9. Важнейшие адаптации гелофитов к биотопам с нестабильным уровенным режимом – ускорение темпов роста побегов в онтогенезе и их высокая структурно-функциональная дифференциация, усиление способности к вегетативному размножению за счет полицентричности особей наряду с сокращением их длительности жизни и сохранением поликарпичности растений в целом, обусловлены сочетанием ряда модусов морфологической эволюции – пролонгации, ретардации, девиации, аббревиации, гетерохронии и акселерации, сопряженных с онтогенезом генеты и рамет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адамчик, М. В. Справочник – определитель : садово-парковые растения России / М. В. Адамчик. – Минск : Харвест, 2004. – 544 с.

2. Алексеев, Ю. Е. Сем. 184. Sparganiaceae Rudolphi – Ежеголовниковые / Ю. Е. Алексеев // Флора Европейской части СССР : в 11 т. / под ред. А. А. Федорова. – Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. – Т. IV. – С. 322-326.

3. Алексеев, Ю. А. Род Осока / Ю. А. Алексеев [и др.] // Биологическая флора Московской области. – М. : МГУ, 1980. – Вып. 6. - 221 с.

4. Алексеев, Ю. Е. Осока ложносытьевая / Ю. Е. Алексеев, Л. И. Абрамова // Биологическая флора Московской области. / под ред. Т.А. Работнова. – М. : Изд-во Московского ун-та, 1980. – Вып. 6. – С. 44-48.

5. Алексеев, Ю. Е. Клубнекамыш морской / Ю. Е. Алексеев // Биологическая флора Московской области / под ред. В.Н. Павлова, В.Н. Тихомирова. – М. : Изд-во МГУ, Изд-во «Аргус», 1995. – Вып. 11. – С. 91-107.

6. Алексеев, Ю. Е. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция) / Ю. Е. Алексеев. – М. : Аргус, 1996а. – 251.

7. Алексеев, Ю. Е. Сыть бурая / Ю. Е. Алексеев // Биологическая флора Московской области / под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова. – М. : Аргус, 1996б. – Вып. 12. – С. 39-47.

8. Алексеев, Ю. Е. Болотница игольчатая / Ю. Е. Алексеев // Биологическая флора Московской области / под ред. В. Н. Павлова. – М. : Изд-во «Гриф и Ко», 2000. – Вып. 14. – С. 28-39.

9. Алимов, А. Ф. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А. Ф. Алимов [и др.] ; под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богуцкой. – М. ; – СПб. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. – 436 с.

10. Али-Эльдин, М. А. -Э. Оценка антибактериальных эффектов экстрактов, полученных их сусака зонтичного (*Butomus umlellatus*) и сальвинии плавающей (*Salvinia natans*) / М. А. -Э. Али-Эльдин, М. А. Егоров // Естественные науки. – 2011. – Т. 1. – № 34. – С. 77–80.

11. Альбенский, А. В. Холодная вода и семена водных растений / А. В. Альбенский // Природа. – 1938. – № 9. – С. 69.

12. Алябышева, Е. А. Онтогенез стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia* L.) / Е. А. Алябышева, Л. А. Жукова, О. Л. Воскресенская // Онтогенетический атлас лекарственных растений / под ред. Л. А. Жуковой. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2000а. – Т. 2. – С. 116-123.

13. Алябышева, Е. А. Онтогенез частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) / Е. А. Алябышева, Л. А. Жукова, О. Л. Воскресенская // Онтогенетический атлас лекарственных растений / под ред. Л. А. Жуковой. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2000б. – Т. 2. – С. 123-130.

14. Алябышева, Е. А. Особенности вегетативного размножения стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.) в условиях республики Марий-Эл / Е. А. Алябышева, Л. А. Жукова // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений : Программа и тезисы докладов Всеросс. совещ. – Сытывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2000. – С. 25-26.

15. Алябышева, Е. А. Онтогенез и особенности организации ценопопуляций некоторых гигрофитов республики Марий-Эл : автореф. дис... канд. биол. наук : 03.00.05 / Алябышева Елена Александровна. – Сыктывкар, 2001. – 21 с.

16. Алябышева, Е. А. Проявление функциональной поливариантности онтогенеза у некоторых гелофитов / Е. А. Алябышева // Актуальные проблемы современной биологии / под ред. Н. П. Савиных. – Киров : Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 203-2007.

17. Алябышева, Е. А. Сезонная динамика содержания биогенных элементов в растительной массе *Typha latifolia* L. в условиях различной антропогенной нагрузки на водоем / Е. А. Алябышева // Символ науки. – 2016. – № 2–1 (14). – С. 13-15.

18. Алябышева, Е. А. Структурно-функциональная характеристика ассимиляционного аппарата частухи подорожниковой на разных этапах развития / Е. А. Алябышева // Самар. науч. вестник. Биол. науки. – 2023. – Т. 12. – № 2. – С. 19-23.

19. Андросова, Д. Н. Влияние температуры на прорастание семян травянистых растений Центральной Якутии / Д. Н. Андросова, Н. С. Данилова // Природные ресурсы арктики и субарктики. – 2021. – Т. 26. – № 1. – С. 107-115.

20. Анисимова, Г. М. Семейство Typhaceae / Г. М. Анисимова // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Butomaceae – Lemnaceae / отв. ред. М. С. Яковлев. – Л. : Наука, 1990. – С. 271-274.

21. Антонова, И. С. Архитектурные модели кроны древесных растений / И. С. Антонова, О. В. Азова // Бот. журн. – 1999. – Т. 84. – № 3. – С. 10-28.

22. Антонова, И. С. О модульной организации некоторых групп высших растений / И. С. Антонова, Н. Г. Лагунова // Журн. общ. биол. – 1999. – Т. 60. – № 1. – С. 49-59.

23. Антонова, Л. А. Современное состояние чужеродного компонента флоры Хабаровского края / Л. А. Антонова // Региональные проблемы. – 2017. – Т. 20. – № 2. – С. 5-12.

24. Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод / З. Т. Артюшенко, Ал. А. Фёдоров. – Л. : Наука, 1986. – 392 с.

25. Астраханский заповедник / Г. В. Русаков [и др.] ; под ред. Е. А. Башмакова. – М. : Агропромиздат, 1991. – 191 с.

26. Ахметзянова, Н. Ш. Роль макрофитов в формировании биоценозов Куйбышевского водохранидолища / Н. Ш. Ахметзянова, Ю. Е. Егоров, А. Н. Салахутдинов // Гидроботаника 2000 : тез. докл. «V Всерос. конф. по водным растениям «». – Борок : Изд-во Ярославского гос. технического университета, 2000. – С. 105-106.

27. Байкова, Е. В. Закономерности морфологической эволюции шалфеев (*Salvia, Lamiaceae*) : автореф. дис. … канд. биол. наук : 03.00.05 / Байкова Елена Валентиновна. – М., 2005. – 36 с.

28. Байкова, И. С. Особенности биоморфологии частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) / И. С. Байкова, Т. А. Мальцева // Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. – Киров : Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. С. 164-166.

29. Бактыбаева, З. Б. Синтаксономия водной и прибрежно-водной растительности рек Башкирского Зауралья / З. Б. Бактыбаева, С. М. Ямалов, И. Т. Губайдуллин // Гидроботаника 2010 : матер. I(VII) Междунар. конф. по водным макрофитам «». – Ярославль : Принт Хаус, 2010. – С. 52-54.

30. Бамбуров, И. С. Изменчивость основных гидрологических факторов переформирования берегов / И. С. Бамбуров [и др.] // Динамика ландшафтов в зоне влияния Куйбышевского водохранилища. – СПб. : Наука, 1991. – С. 6-77.

31. Барсегян, А. М. Дополнения к водно-болотной флоре и растительности Лорийской нагорной равнины / А. М. Барсегян // Биологический журнал Армении. – 1990. – V. 43. – № 3. – P. 230-235.

32. Бартон, Л. Хранение семян и их долговечность / Л. Бартон ; Пер. с англ. А. Б. Линник ; под ред. Л. Н. Любарского. – М. : Колос, 1964. – 240 с.

33. Барыкина, Р. П. Морфолого-анатомическое исследование *Ranunculus repens* L. и *R. reptans* L. в процессе их индивидуального развития / Р. П. Барыкина, В. И. Пустовойтова // Вестн. МГУ. – 1973. – № 6. – С. 28-39.

34. Барыкина, Р. П. Элементарный метамер побега цветкового растения / Р. П. Барыкина, М. А. Гуленкова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1983. – Т. 88. – Вып. 4. – С. 114-124.

35. Барыкина, Р. П. О некоторых модусах преобразований онто-, органо- и гистогенеза в соматической эволюции Ranunculaceae / Р. П. Барыкина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1999. – Т. 104. – Вып. 1. – С. 49-53.

36. Барыкина, Р. П. Калужница болотная / Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова // Биологическая флора Московской области / под ред. В. Н. Павлова. – М. : Изд-во «Гриф и Ко», 2000. – Вып. 14. – С. 87-100.

37. Батыгина, Т. Б. Вивипария: в 3 т. / Т. Б. Батыгина, Е.А. Брагина // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. – СПб. : Мир и семья, 2000. – Т. 3. – С. 39-62.

38. Белавская, А. П. Высшая водная растительность / А. П. Белавская // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов / отв. ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовской. – М. : Наука, 1975. – С. 117-132.

39. Белавская, А. П. К методике изучения водной растительности / А. П. Белавская // Тез. докл. I Всесоюзн. конф. «Высшие водные и прибрежно-водные растения». – Киев : Наукова думка, 1977. – С. 42-44.

40. Белавская, А. П. К морфологии плодов рода *Sparganium* (Typhaceae) флоры СССР / А. П. Белавская // Бот. журн. – 1984. – Т. 69. – № 12. – С. 1662-1668.

41. Беляков, Е. А. Морфология клубневидных структур *Sparganium emersum* Rehm. (предварительные наблюдения) / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров // Биология внутренних вод : матер. XIV шк.-конф. молодых ученых. – Ярославль : «Принтхаус», 2010. – С. 3-8.

42. Беляков, Е. А. Ритм сезонного развития трициклических вегетативно–генеративных побегов *Sparganium emersum* Rehm. на территории Ярославской области / Е. А. Беляков // Тр. IX Междунар. конф. по экологической морфологии и экологии растений, посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) : в 2 т. / под ред. В. П. Викторова. – М. : МПГУ, 2014. – Т. 1. – С. 82-84.

43. Беляков, Е. А. Структурные особенности соцветий некоторых видов ежеголовников (*Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *Sparganium erectum* L., *Sparganium emersum* Rehm.) / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров // Вестник ТвГУ. Сер.: Биология и экология. – 2014. – № 1. – С. 148-158.

44. Беляков, Е. А. Некоторые аспекты биологии *Sparganium* (Sparganiaceae) // Гидробиология устьевых областей притоков равнинного водохранилища / Е. А. Беляков ; под ред. А. В. Крылова. – Ярославль : Филигрань, 2015. – С. 96-108.

45. Беляков, Е. А. Модульная и структурно–функциональная организация видов рода *Sparganium* L. в различных экологических условиях / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров // Сибирский экологический журнал. – 2015. – № 5. – С. 785-799.

46. Беляков, Е. А. Прорастание плодов некоторых представителей семейства Sparganiaceae Rudolphi в лабораторных условиях / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров // Биология внутренних вод. – 2015. – № 1. – С. 38-42.

47. Беляков, Е. А. Биология некоторых представителей рода *Sparganium* L. (сем. Typhaceae) : дис… канд. биол. наук : 03.02.01 / Беляков Евгений Александрович. – Сыктывкар, 2016. – 307 с.

48. Беляков, Е. А. Экология прорастания семян и особенности онтогенеза сплавинообразующего гигрогелофита *Calla palustris* (Araceae) в лабораторных условиях / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров, О. А. Лебедева // Biosyst. Divers. – 2017. – V. 25. – № 4. – P. 282-288.

49. Беляков, Е. А. Морфология и экологические особенности *Sparganium* × *longifolium* (Typhaceae) в центре Европейской части России / Е. А. Беляков [и др.] // Biosyst. Divers. – 2017. – Т. 25. – № 2. – С. 154-161.

50. Беляков, Е. А. О некоторых аспектах биологии *Sparganium gramineum* Georgi (Typhaceae) в водоёмах Верхнего Поволжья / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров // Систематические и флористические исследования Северной Евразии (к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского : матре. II Междунар. конф. : в 2 т. – М. : МПГУ, 2018. – Т. 1. – С. 83-89.

51. Беляков, Е. А. Влияние изменений экологических условий на морфологию *Sparganium natans* L. (Typhaceae) в таежной зоне Европейской России / Е. А. Беляков, Д. А. Филиппов // Трансформация экосистем. – 2018. – Т. 1. – № 1. – С. 91-103.

52. Беляков, Е. А. Семенная продуктивность и особенности плавучести генеративных диаспор некоторых европейских видов рода *Sparganium* L. / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров // Биология внутренних вод. – 2019а. – № 4–2. – С. 36-43.

53. Беляков, Е. А. Механизмы морфо-биологических адаптаций представителей рода *Sparganium* L. (Typhaceae) / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров // Матер. X Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых : в 3 т. / под общ. ред. В. П. Викторова. – М. : МПГУ, 2019б. – Т. 1. – С. 80-85.

54. Беляков, Е. А. Гибридизационные процессы в рамках рода *Sparganium* L. подрода *Xanthosparganium* Holmb. по данным секвенирования следующего поколения (next generation sequencing – NGS) / Е. А. Беляков [и др.] // Экологическая генетика. – 2019а. – Т. 17. – № 4. – С. 27-35.

55. Беляков, Е. А. Некоторые аспекты биологии *Sparganium erectum* L (Typhaceae) на территории Астраханской области / Е. А. Беляков [и др.] // Пойменные и дельтовые биоценозы голарктики: биологическое многообразие, экология и эволюция: матер. Междунар. науч.-практ. Конф. АстГУ. – Астрахань : Издатель Сорокин Роман Васильевич. 2019б. – С. 20-27.

56. Беляков, Е. А. Современное состояние и динамика флоры некоторых малых озер Ярославской области / Е. А. Беляков, Е. Г.Сахарова, А. С. Соколова // Трансформация экосистем. – 2020. – Т. 3. – № 4(10). – С. 95-121.

57. Беляков, Е. А. *Sparganium subglobosum* (Typhaceae) – новый вид для территории русского Алтая / Е. А. Беляков, Е. Ю. Зарубина // Бот. журн. – 2020. – Т. 105. – № 6. – С. 604-609.

58. Беляков, Е. А. Флора макрофитов и особенности зарастания некоторых реликтовых озер Камско-Бакалдинской группы болот (Нижегородская область) / Е. А. Беляков [и др.] // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2021. – Т. 15. – № 3. – С. 5-38.

59. Беляков, Е. А. Распространение и эколого-биологические особенности *Sparganium hyperboreum* (Typhaceae) на территории Западной Сибири / Е. А. Беляков [и др.] // Трансформация экосистем. – 2022. – Т. 5. – № 4. – С. 98-111.

60. Беляков, Е. А. О морфологии *Scolochloa festucacea* / Е. А. Беляков // Систематические и флористические исследования Северной Евразии : матер. III Всерос. конф. с междунар. участием (к 95-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского). – М. : МПГУ, 2023. – С. 52-57.

61. Беляков, Е. А. Малолетность растений как повод для очередной дискуссии / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров // Экологическая морфология растений : матер. XI Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых / под общ. ред. В. П. Викторова, В. Н. Година. – М. : МПГУ, 2024. – С. 75-80.

62. Беляков, Е. А. Репродуктивная стратегия представителей рода *Sparganium* L. : краткий обзор проблемы / Е. А. Беляков // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2025. – Т. 19. – Вып. 3. – С. 25-38.

63. Беляков, Е. А. Морфология побеговой системы *Scolochloa festucacea* (Poaceae) / Е. А. Беляков, О. А. Лебедева, А. Г. Лапиров // Биология внутренних вод. – 2025а. – Т. 18. – № 3. – С. 409-418.

64. Беляков, Е. А. Флористические находки водных и прибрежно-водных растений на Северном Кавказе и юго-востоке европейской части России: редко встречающиеся, охраняемые и чужеродные виды / Е. А. Беляков [и др.] // Turczaninowia. – 2025б. – Т. 28. – № 1. – С. 55-68.

65. Беляков, Е. А., Лапиров, А. Г., Лебедева, О. А. Особенности морфогенеза растений вод / Е. А. Беляков, А. Г.Лапиров, О. А. Лебедева // Гидроботаника 2025 : матер. X Всеросс. конф. с междунар. участием и элементами шк. по водным макрофитам. – Ярославль : ООО «Канцлер», 2025в. – С. 10-11.

66. Беньковский, А. О. Биология пресноводных листоедов-радужниц (Coleoptera : Chrysomelidae : Donaciinae) : дисс… д-ра. биол. наук : 03.00.09 / Беньковский Андрей Олегович. – М. , 1998. – 205 с.

67. Беньковский, А. О. Листоеды-радужницы (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae). [Электронный ресурс] / А. О. Беньковский. – Ливны : Издатель Мухаметов Г. В., 2014.

– 1 электрон. опт. диск (CD-ROM). – Режим доступа: https://www.zin.ru/ANIMAliA/Coleoptera/pdf/Bienkowski_2014_Donaciinae.pdf

68. Биочино, А. А. Действие подогретых вод ГРЭС на высшую водную растительность // Водные сообщества и биология гидробионтов / А. А. Биочино ; отв. ред. В. Н. Яковлев. – Л. : Наука, 1985. – С. 3-12.

69. Бирюкова, О. В. Новые данные о распространении некоторых видов, занесенных в Красную книгу Нижегородской области, 2017 / О. В. Бирюкова [и др.] ; под ред. Т. Б. Милаевой, С. А. Сенатора, С. В. Саксонова. – Тольятти : Анна, 2020. – С. 9-16.

70. Бобров, А А. Описание растительных сообществ в водоемах и водотоках и подходы к их классификации методом Браун-Бланке / А. А. Бобров, Е. В. Чемерис // Гидроботаника 2003 : матер. шк. конф. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. – С. 105-117.

71. Бобров, А. А. Изучение растительного покрова ручьев и рек: методика, приемы, сложности / А. А. Бобров, Е. В. Чемерис // Гидроботаника 2005 : матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. – С. 181-203.

72. Бобров, А. А. Речная растительность бассейна Верхней Волги и ее связь с химическим составом воды / А. А. Бобров, О. Л. Цельмович, Н. Г. Отюкова // Гидроботаника 2005 : матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам.. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. – С. 210-214.

73. Бобров, А. А. Заметки о водных сосудистых растениях Магаданской области / А. А. Бобров, О. А. Мочалова // Бот. журн. – 2013. – Т. 98. – № 10. – С. 1287-1299.

74. Бобров, А. А. Заметки о водных и прибрежно-водных сосудистых растениях Камчатки / А. А. Бобров, О. А. Мочалова, Е. В. Чемерис // Бот. журн. – 2014. – Т. 99. – № 9. – С. 1025-1043.

75. Бобров, А. А. Водные сосудистые растения долины Колымы: разнообразие, распространение, условия обитания / А. А. Бобров, О. А. Мочалова // Бот. журн. – 2017. – Т. 102. – № 10. – С. 1347-1378.

76. Бобров, А. А. Дополнения к списку водных сосудистых растений острова Сахалин / А. А. Бобров [и др.] // Бот. журн. – 2021. – Т. 106. – № 9. – С. 902-907.

77. Бобров, Ю. А. Жизненные формы водных трав Северо-Востока Европейской России / Ю. А. Бобров // Arct. Environ. Res. – 2017. – Т. 17. – № 2. – С. 104-112.

78. Бобров, Ю. А. Краткая эколого-морфологическая характеристика *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link (Poaceae) в северной части Квропейсккой России / Ю. А. Бобров, Д. А. Филиппов // Полевой журнал биолога. – 2024. – Т. 6. – № 22. – С. 105-113.

79. Богачев, В. В. Хвощ приречный / В. В. Богачев, В. Р. Филин // Биологическая флора Московской области / под ред. В. Н. Павлова, Т. А. Работнова В. Н. Тихомирова. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – Вып. 8. – С. 42-62.

80. Богачев, В. К. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище / В. К. Богачев // Труды биологической станции «Борок» АН СССР. – 1950. – № 1. – С. 302-316.

81. Богачев, В. К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища / В. К. Богачев // Ученые записки Ярославского гос. пед. ун-та. Естествознание. – 1952. – Вып. XIV(XXIV). – С. 5-106.

82. Бойко, Г. А. Ежеголовник всплывший / Г. А. Бойко, Ю. Е. Алексеев // Биологическая флора Московской области / под ред. В. Н. Павлова, Т. А. Работнова, В. Н. Тихомирова. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – № 8. – С. 63-77.

83. Борисова, Е. А. Редкие растения: материалы для ведения Красной книги Ивановской области / Е. А. Борисова [и др.]. – Иваново : Издательско-полиграфический комплекс «ПресСто», 2011. – 108 с.

84. Борисова, Е. А. Тростник высочайший (*Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille) в Ивановской области / Е. А. Борисова, М. П. Шилов // Российский журнал биологических инвазий. – 2017. – Т. 10. – № 4. – С. 18-27.

85. Борисова, Е. А. Флора и растительность ООПТ Ивановской области «Озеро Шадрино» / Е. А. Борисова, М. П. Шилов, А. А. Курганов // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. – 2017. – Т. 26. – № 3. – С. 87-93.

86. Борисова, И. В. Сезонная динамика растительного сообщества / И. В. Борисова // Полевая геоботаника / под общ. ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. – Л. : Наука, 1972. – Т. 4. – С. 5-95.

87. Борисова, И. В. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав / И. В. Борисова, Г. А. Попова // Бот. журн. – 1990. – Т. 75. – № 10. – С. 1420-1426.

88. Борисова, М. А. Растительность оз. Неро (Ярославская область) / М. А. Борисова [и др.] // Гидроботаника 2005 : матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. – С. 217-219.

89. Борисова, М. А. Геоботаника : учеб. пособие / М. А. Борисова, В. В. Богачев. – Ярославль : ЯрГУ, 2009. – 160 с.

90. Боровкова, Т. Н. Куйбышевское водохранилище / Т. Н. Боровкова, П. И. Никулин, В. М. Широков. – Куйбышев : Кн. изд-во, 1962. – 91 с.

91. Бреховских, В. Ф. Биота в процессах массопереноса в водных объектах / В. Ф. Бреховских, В. Д. Казмирук, Г. Н. Вишневская ; Под ред. В. А. Абакумова. – М. : Наука, 2008. – 315 с.

92. Булохов, А. Д. Динамика большеманниковых лугов в условиях ксерофитизации поймы реки Десны / А. Д. Булохов [и др.] // Разнообразие растительного мира. – 2020. – № 1 (4). – С. 36-56.

93. Буторин, Н. В. Гидрологический режим / Н. В. Буторин, М. М. Выхристюк // Куйбышевское водохранилище. – Л. : Наука, 1983. – С. 13-46.

94. Вайнагий, И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И. В. Вайнагий // Бот. журн. – 1974. – Т. 59. – № 6. – С. 826-831.

95. Василевич, В. И. Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов / В. И. Василевич // Бот. журн. – 1975. – Т. 60. – № 5. – С. 617-626.

96. Васильева, В. Т. Эколого-биохимическая характеристика и пищевая ценность сусака зонтичного (*Butomus umlellatus* L.) в Центральной Якутии / В. Т. Васильева // Наука и образование. – 2006. – № 3. – С. 117-119.

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

98. Вестлейк, Д. Ф. Методы определения годичной продукции болотных растений с мощными корневищами / Д. Ф. Вестлейк // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы: Междунар. симп., СССР / отв. ред. Л. Е. Родин. – Л. : Наука, 1968. – С. 15-23.

99. Вислобоков, Н. А. Биология цветения *Alisma plantago-aquatica* (Alismataceae) / Н. А. Вислобоков, Е. А. Кузьмичева // Бот. журн. – 2022. – Т. 107. – № 5. – С. 441-452. https://doi.org/10.31857/S0006813622050106

100. Вишницкая, О. Н. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов / О. Н. Вишницкая // Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. – Киров : ООО «Лобань», 2008. – С. 185-189.

101. Вишницкая, О. Н. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов :. дис… канд. биол. наук : 03.00.05 / Вишницкая Ольга Николаевна. – Сыктывкар, 2009а. – 239 с.

102. Вишницкая, О. Н. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов : автореф. дис… канд. биол. наук : 03.00.05 / Вишницкая Ольга Николаевна. – Сыктывкар, 2009б. – 19 с.

103. Волкова, В. В. Размножение видов рода *Cyperus* L. в условиях закрытого грунта / В. В. Волкова // Вестник АПК Ставрополья. Растениеводство. – 2020. – № 1(37). – С. 43-46.

104. Волкова, П. А. Находки водных растений на острове Кунашир (Курильские острова, Сахалинская область) / П. А. Волкова [и др.] // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2015. – Т. 120. – Вып. 3. – С. 71-72.

105. Волкова, П. А. Аннотированный список водных сосудистых растений Южных Курил / П. А. Волкова [и др.] // Бот. журн. – 2020. – Т. 105. – № 11. – С. 1064-1074.

106. Воронихин, Н. Н. Растительный мир континентальных водоемов / Н. Н. Воронихин. – М. ; – Л. : Изд-во Акад. Наук СССР, 1953. – 410 с.

107. Воронцова, Л. И. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей й применение этого метода для характеристики ценопопуляции / Л. И. Воронцова, Л. Е. Гатцук, А. А. Чистякова // Подходы к изучению ценопопуляций и консорций. Методические разработки для студентов биологических специальностей / отв. ред. И. Е. Ермакова. – М. : МГПИ им. В. Л. Ленина, 1987. – С. 7-23.

108. Воронцова, Л. И. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и её значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений / Л. И. Воронцова, Л. Б. Заугольнова // Журн. общ. биол. – 1978. – № 4. – С. 555-562.

109. Высоцкий, Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк / Г. Н. Высоцкий // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1915. – Т. 8. – № 10 – II. – С. 1113-1443.

110. Гаевская, Н. С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов / Н. С. Гаевская. – М. : Наука, 1966. – 166 с.

111. Гамалей, Ю. В. Климат планеты и тренды экологической эволюции растений / Ю. В. Гамалей, С. Н. Шереметьев // Доклады академии наук. – 2008. – Т. 420. – № 2. – С. 275-278.

112. Гамалей, Ю. В. Происхождение и эволюция высших растений / Ю. В. Гамалей // Вестник Российской академии наук. – 2012. – Т. 82. – № 7. – С. 606-614.

113. Гамалей, Ю. В. Климатический адаптогенез жизненных форм высших растений / Ю. В. Гамалей // Успехи современной биологии. – 2015. – Т. 135. – № 4. – С. 323-336.

114. Гатцук, Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела / Л. Е. Гатцук // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т 79. – Вып. 1. – С. 100-113.

115. Гатцук, Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне / Л. Е. Гатцук // Успехи экологической морфологии и её влияние на смежные науки : межвуз. сб. науч. трудов / отв. ред. А. Г. Еленевский. – М. : Прометей, 1994. – С. 18-19.

116. Гатцук, Л. Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц / Л. Е. Гатцук // Современные подходы к описанию структуры растения / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. – Киров : ООО «Лобань», 2008. – С. 26-47.

117. Гафурова, М. М. Новые находки *Sparganium natans* L. в Чувашии / М. М. Гафурова // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». – 2019. – Т. 34. – С. 20-22.

118. Глотов, Н. В. Демографо-генетические подходы к изучению популяций растений / Н. В. Глотов, Л. А. Жукова // Матер. Всерос. совещ. «Экология популяций: структура и динамика». Ч. 1. – М. : Б. и., 1995. – С. 203-215.

119. Глущенко, Г. І. Мікроскопічне дослідження репродуктивних органів у стріці звичайної (*Sagittaria sagittifolia* L.) і їжачої головіки простої (*Sparganium simplex* Huds.) у звязку з формуванням статевих ознак / Г. І. Глущенко // Український ботанічний журнал. – 1971. – Т. XXVIII. – № 1. – С. 49-56.

120. Гнибиденко, З. Н. Стратиграфия, палеомагнитная и палинологическая характеристики континентальных отложений палеогена и неогена юго-запада Западной Сибири / З. Н. Гнибиденко [и др.] // Геология и геофизика. – 2011. – Т. 52. – № 4. – С. 596-605.

121. Говоркова, Л. К. Абиотические факторы среды обитания рыб в реке Волге. Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ / Л. К. Говоркова, О. К. Анохина // Сб. матер. докладов Всерос. конф. – Ижевск : Издатель Пермяков С. А., 2012. – С. 41-43.

122. Годин, В. Н. Семенная продуктивность *Oenanthe aquatica* (Apiaceae) в Московской областисти / В. Н. Годин, Т. В. Архипова, В. З. Юсуфова // Растительный мир Азиатской России. – 2023. – № 2. – С. 109-116.

123. Голованов, В. К. Температурные требования пресноводных рыб, обитающих в водохранилищах / В. К. Голованов, А. С. Литвинов // Мониторинг, проблемы, перспективы. Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. матер. докладов Всерос. конф. – Ижевск : Издатель Пермяков С. А., 2012. – С. 44-47.

124. Головацкая, И. Ф. Морфогенез растений и его регуляция. Часть 1: Фоторегуляция морфогенеза растений: учеб. пособие / И. Ф. Головацкая. – Томск : Издательский Дом Томского гос. у-та, 2016. – 172 с.

125. Голуб, В. Н. Биология и экология *Potamogeton lucens* L. в водоемах Правобережной Лесостепи Украины / В. Н. Голуб // Гидроботаника 2000 : тез. докл. V Всеросс. конф. по водным растениям «». – Борок : ИБВВ РАН, 2000. – С. 124.

126. Голубев, В. Н. К эколого-морфологической характеристике жизненных форм травянистых растений лесостепи Западной Сибири / В. Н. Голубев // Бот. журн. – 1960. – Т. 45. – № 7. – С. 979-995.

127. Голубев, В. Н. К морфолого-генетической характеристике ползучих растений / В. Н. Голубев // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1961. – Т. 66. – Вып. 4. – С. 53-65.

128. Голубева, И. Д. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища: в 2 ч. / И. Д. Голубева, В. Г. Папченков, Т. Л. Шпак ; под ред. Е. Л. Любарского. – Казань : Казанский институт биологии КНЦ АН СССР, 1990а. – Ч. I. – 81 с.

129. Голубева, И. Д. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища: в 2 ч. / И. Д. Голубева, В. Г. Папченков, Т. Л. Шпак ; Под ред. Е. Л. Любарского. – Казань : Казанский институт биологии КНЦ АН СССР, 1990б. – Ч. II. – 128 с.

130. Горбик, В. П. Методика изучения семенной продуктивности *Typha angustifolia* L. и *T. latifolia* L. / В. П. Горбик // Гидробиол. журн. – 1984. – Т. 20. – № 4. – С. 86-87.

131. Горбик, В. П. Семенная продуктивность *Typha angustifolia* Днепровских водохранилищ / В. П. Горбик // Гидробиол. журн. – 1988. – Т. 24. – № 2. – С. 59-63.

132. Горлова, Р. Н. Макрофиты – индикаторы состояния водоёма / Р. Н. Горлова // Водные ресурсы. – 1992. – № 6. – С. 59-73.

133. Горшков, Ю. А. Экология ондатры в долинах рек с зарегулированным стоком (на примере Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ) : монография / Ю. А. Горшков, А. В. Пудовкин, В. Г. Папченков ; под ред. В. В. Дежкина. – Казань : Б. и., 1992. – 149 с.

134. Горышина, Т. К. Экология растений : учеб. пособие / Т. К. Горышина. – М. : Высш. шк., 1979. – 368 с.

135. Горяев, И. А. Разнообразие растительных формаций экотонов “вода–суша” Состинского ландшафтного района (Кумо-Манычская впадина, Калмыкия) / И. А. Горяев, С. С. Уланова // Бот. журн. – 2023. – Т. 108. – № 9. – С. 844-853.

136. Гроудова, З. Сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.) / З. Гроудова // Макрофиты-индикаторы природной среды / под ред. С. Гейны, К. М. Сытника. – Киев : Наукова думка, 1993. – С. 110-113.

137. Грубов, В. И. Определитель сосудистых растений Монголии: (с атласом) / В. И. Грубов. – Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. – 442 с.

138. Грудзинская, И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация / И. А. Грудзинская // Бот. журн. – 1960. – Т. 45. – № 7. – С. 698-978.

139. Губанов, И. А. Подготовка «Биологической флоры Московской области» / И. А. Губанов, Т. А. Работнов, В. Н. Тихомиров // Бот. журн. – 1970. – Т. 55. – № 10. – С. 1548-1554.

140. Данчул, Т. Ю. Сем. 3. Sparganiaceae F. Rudolphi – Ежеголовниковые. Род *Sparganium* L. – Ежеголовник / Т. Ю. Данчул, Н. В. Битюкова // Растительные ресурсы России : дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Том 6. Семейства Butomaceae – Typhaceae / отв. ред. А. Л. Буданцев. – СПб. ; – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. – С. 183-185.

141. Девятов, А. Г. Репродуктивная экология семенных растений : учебное пособие к летней практике по ботанике / А. Г. Девятов ; под ред. А. К. Тимонина. – М. : МАКС Пресс, 2014. – 108 с.

142. Девятов, А. Г. Антэкология и карпология: учебное пособие к спецкурсам / А. Г. Девятов, А. С. Зернов ; под ред. Д. Д. Соколова, А. П. Сухорукова. – М. : КМК, 2023. – 178 с.

143. Джалалова, М. И. Структура гидрофильной растительности литорали Среднего Каспия / М. И. Джалалова, А. И. Кузьмичев // Биология внутренних вод. – 2011. – № 1. – С. 40-44.

144. Дзюба, Т. П. Водная флора рисовых полей Украины / Т. П. Дзюба // Гидроботаника 2000 : тез. докл. V Всерос. конф. по водным растениям. – Борок : Изд-во Ярославского гос. технического университета, 2000. – С. 130-131.

145. Дмитриева, А. А. Определитель растений Аджарии / А. А. Дмитриева. – 2-е изд., перераб. и доп. изд. – Тбилиси : Мецниереба, 1990. – 328 с.

146. Довбня, В. И. О сезонном изменении фитомассы сообществ макрофитов / И. В. Довбня // Информ. бюлл. Биология внутренних вод. – 1978. – № 37. – С. 29-33.

147. Довбня, И. В. Продукция высшей растительности волжских водохранилищ / И. В. Довбня // Пресноводные гидробионты и их биология : Тр. ИБВВ РАН. – Вып. 48(51). – Л. : Наука, 1983. – С. 71-84.

148. Дорофеев, П. И. К систематике третичных *Sparganium* // Советская палеокарпология (итоги и перспективы) / П. И. Дорофеев. – М. : Наука, 1979. – С. 53-75.

149. Дубына, Д. В. Антропогенная динамика высшей водной растительности Украины / Д. В. Дубына // Гидроботаника 2010 : матер. I(VII) Междунар. конф. по водным макрофитам «». – Ярославль : Принт Хаус, 2010. – С. 9-13.

150. Дубына, Д. В. Макрофиты – индикаторы изменения природной среды / Д. В. Дубына [и др.] ; Под ред. С. Гейны, К. М. Сытника. – Киев : Наук. думка, 1993. – 434 с.

151. Дудинский, Я. А. Особенности роста листьев *Typha latifolia* и *Sparganium polyedrum* на начальных этапах их развития / Я. А. Дудинский, В. М. Бажутина // Бот. журн. – 1976. – Т. 61. – № 2. – С. 263-266.

152. Дулин, А. Ф. Исследование фенологии и семенной продуктивности лотоса Комарова *Nelumbo komarovii* Grossh. в популяции вида вблизи Хабаровска (Дальний Восток,

Россия) / А. Ф. Дулин, Д. Ю. Цыренова // Ученые записки ЗабГУ. Сер. Биологические науки. – 2017. – Т. 12. – № 1. – С. 13-19.

153. Дурникин, Д. А. Проблемы выделения жизненных форм у водных растений и пути их преодоления / Д. А. Дурникин // Известия Алтайского Государственного университета. – 2011. – № 3–1(71). – С. 23-26.

154. Дурникин, Д. А. Грунты и их влияние на распределение гидрофитов в водных экосистемах (на примере водоемов юга Обь–Иртышского междуречья) / Д. А. Дурникин // Известия Алтайского государственного университета. – 2012. – № 3–2(75). – С. 13-16.

155. Дурникин, Д. А. Флора водоёмов юга Объ-Иртышского междуречья и её генезис : дис… докт. биол. наук : 03.02.01 / Дурникин Дмитрий Алексеевич. – Барнаул. 2014, – 362 с.

156. Дурникин, Д. А. Основные этапы развития *Potamogeton* во флоре водоёмов Западной Сибири в Кайнозое по палеокарпическим и палинологическим данным / Д. А. Дурникин, А. В. Мацюра, К. Янковский // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2016. – Т. 6. – № 2. – С. 45-60.

157. Дурнова, Н. А. Избирательность заселения макрофитов некоторыми видами хирономид-минёров (Diptera, Chironomidae) / Н. А. Дурнова, М. Ю. Воронин, А. А. Оглезнева // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – 2012. – № 10. – С. 55-58.

158. Дурнова, Н. А. Избирательность заселения субстратов личинками разных цитотипов фитофильного *Endochironomus tendens* F. (Diptera, Chironomidae) / Н. А. Дурнова, А. А. Оглезнева, М. Ю. Воронин // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. – 2015. – № 12. – С. 92-95.

159. Дюкина, Г. Р. Род *Typha* L. в Удмуртии: таксономический состав, распространение, экология / Г. Р. Дюкина, О. А. Капитонова // Вестник Удмуртского университета. Серия биология. Науки о земле. – 2005. – № 10. – С. 41-50.

160. Егорова, В. Н. Мятлик Болотный / В. Н. Егорова // Биологическая флора Московской области / под ред. В. Н. Павлова. – М. : Изд-во «Гриф и Ко», 2000. – Вып. 14. – С. 16-27.

161. Егорова, Т. В. Таксономический обзор рода *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla (Cyperaceae) флоры Северной Евразии / Т. В Егорова // Новости сист. высш. раст. – 2005. – Т. 37. – С. 49-79.

162. Елина, Г. А. Аптека на болоте: Путешествие в неизведанный мир / Г. А. Елина. – СПб. : Наука, 1993. – 496 с.

163. Енущенко, И. В. Новые таксоны овсяницы родства *Festuca aggr. rubra* (Poaceae) из Байкальской Сибири и с Дальнего Востока России / И. В. Енущенко, Н. С. Пробатова // Новости сист. высш. раст. – 2017. – Т. 48. – С. 46-57.

164. Ершов, И. Ю. Структурно-исторический анализ гидрофильной флоры центра Русской равнины / И. Ю. Ершов, А. И. Кузьмичев // Гидробильный еомпонент в сравнительной флористике / под ред. А. И. Кузьмичева. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 2004. – С. 94-143.

165. Ефимов, Д. Ю. Организация растительного покрова аквальных экосистем отвалов Бородинского угольного разреза (Канская лесостепь, Восточная сибирь) / Д. Ю. Ефимов // Сибирский лесной журнал. – 2016. – № 2. – С. 32-42.

166. Ефремов, А. Н. Флористические находки в Омской области и Ямало-Ненецком Автономном Округе / А. Н. Ефремов [и др.] // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2013. – Т. 118. – Вып. 3. – С. 81-84.

167. Ефремов, А. Н. Особенности биоморфы *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) / А. Н. Ефремов, А. А. Пушкина, Я. В. Болотова // Биология внутренних вод. – 2020. – № 5. – С. 419-430.

168. Ефремов, А. Н. Конспект высших водных растений Омской области / А. Н. Ефремов, К. С. Евженко // Труды ИБВВ РАН. – 2021. – Вып. 93(96). – С. 40-58. http://dx.doi.org/10.47021/0320-3557-2021-41-59

169. Ефремов, А. П. Белокрыльник болотный / А. П. Ефремов, Ю. Е. Алексеев // Биологическая флора Московской области / под ред. Т. А. Работнова. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. – Вып. 7. – С. 67-82.

170. Жданов В. С. Аквариумные растения : справочник : 2-е изд. / В. С. Жданов / под ред. С. Е. Коровина. – М. : Лесн. пром-сть, 1987. – 294 с.

171. Жмылев, П. Ю. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь : учеб. пособие : изд. 2-е, испр. и доп. / П. Ю. Жмылев [и др.] ; под ред. В. Н. Павлова. – М. : Гриф, 2005. – 256 с.

172. Жмылёв, П. Ю. Разнообразие жизненных форм сосудистых растений европейской части России / П. Ю. Жмылёв, М. А. Гололобова // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2009. – № 4. – С. 5-15.

173. Жмылев, П. Ю. К проблемам биоморфологии водных сосудистых растений / П. Ю. Жмылев, Е. А. Капухина, С. А. Леднев // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2013. – Вып. 23. – № 31. – С. 137-159.

174. Жмылев, П. Ю. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области : монография / П. Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, О.Е. Морозова. – Дубна : Гос. ун-т «Дубна», 2017. – 325 с.

175. Жукова, Л. А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений / Л. А. Жукова // Журн. общ. биол. – 1983. –Т. 44. – № 3. – С. 361-374.

176. Жукова, Л. А. Динамика ценополяций луговых растений : дис. ... док. биол. наук : 03.00.05 / Жукова Людмила Алексеевна. – Новосибирск, 1988. – 667 с.

177. Жукова, Л. А. Элементы популяций и их дифференциация / Л. А. Жукова, О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / отв. ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. – М. : Наука, 1988. – С. 13-33.

178. Жукова, Л. А. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений / Л. А. Жукова [и др.] // Биологические науки. – 1989. – № 12. – Вып. 312. – С. 65-76.

179. Жукова, Л. А. Поливариантность онтогенеза и данамика популяций / Л. А. Жукова, А. С. Комаров // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51. – № 4. – С. 450-461.

180. Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова ; науч. ред. С. Я. Файзуллина. – Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995а. – 224 с.

181. Жукова, Л. А. Морфологическая поливариантность развития травянистых растений // Актуальные вопросы экологической морфологии растений / Л. А. Жукова // Межвузовский сб. науч. трудов / под ред. А. Г. Еленевского. – М. : Прометей, 1995б. – С. 77-82.

182. Жукова, Л. А. Онтогенез пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) / Л. А. Жукова // Онтогенетияческий атлас лекарственных растений / отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : 1997. – Т. 1. – С. 187-191.

183. Жукова, Л. А. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений : учебное пособие / Л. А. Жукова, Э. В. Шестакова ; отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : МарГУ, 1997. – С. 3-27.

184. Жукова, Л. А. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений : учебное пособие / Л. А. Жукова, Э. В. Шестакова, О. П. Ведерникова ; отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2000. – С. 7-23.

185. Жукова, Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л. А. Жукова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169-176.

186. Жукова, Л. А. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений / Л. А. Жукова, Н. В. Глотов // Онтогенез. – 2001. – Т 32. – № 6. – С. 455-461.

187. Жукова, Л. А. История развития популяционно-онтогенетического направления в России и его перспективы / Л. А. Жукова // Поливариантность равития организмов, популяций и сообществ / отв. ред. О.Л. Воскресенская. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2006. – С. 7-32.

188. Жукова, Л. А. Лекарственные растения: разнообразие жизненных форм : учеб. пособие / Л. А. Жукова [и др.]. – Йошкар-Ола : ООО ИПФ «СТРИНГ», 2015. – 168 с.

189. Замотаева, А. В. Развитие болотного мятлика *(Poa palustris* L.) в первый год жизни и особенности его побегообразования / А. В. Замотаева // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1967. – № 1. – С. 71-75.

190. Зарубина, Е. Ю. Связь видового разнообразия макрофитов с морфометрией и гидрохимическими характеристиками озер (на примере разнотипных водоемов Бурлинской озерно-речной системы, югОбь-Иртышского междуречья) / Е. Ю. Зарубина, М. И. Соколова // Матер. XVII междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» : сб. науч. ст. – Барнаул : Изд-во АлтГУ, 2018. – С. 66-70.

191. Заугольнова, Л. Б. Возрастная структура ценопопуляции многолетних растений и ее динамика / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. XXXIX. – № 6. – С. 849-858.

192. Зеленская, О. В. Анализ синантропной флоры рисовых систем Краснодарского края / О. В. Зеленская // Научный журнал КубГАУ. – 2013. – № 93(9). – С. 1-16.

193. Зиновьев, А. С. Выращивание лотоса Комарова (*Nelumbo komarovii* Grossh.) в искусственных условиях / А. С. Зиновьев, Г. В. Гуков // Известия Иркутского гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2011. – Т. 4. – № 2. – С. 32-37.

194. Зиновьева, А. Е. Влияние минерализации и общей жесткости воды на распределение гидрофитов в экосистемах (на примере водоемов юга Обь-Иртышского междуречья) / А. Е. Зиновьева, Д. А. Дурникин // Известия Алтайского государственного университета. – 2012. – № 3–1 (75). – С. 33-36.

195. Зубаирова, Ш. М. Особенности семенной продуктивности *Hedysarum daghestanicum* Boiss. ex Rupr. в природных популяциях / Ш. М. Зубаирова // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 6. – Ч. 2. – С. 352-355.

196. Зубкова, И. Г. Анатомическое строение околоплодника видов *Sparganium* (Sparganiaceae) / И. Г. Зубкова, Л. К. Шабес // Бот. журн. – 1983. – Т. 68. – № 3. – С. 381-385.

197. Зубкова, И. Г. Семейство Typhaceae. Порядок Typhales / И. Г. Зубкова // Сравнительная анатомия семян / под ред. А. Л. Тахтаджяна. – Л. : Наука, 1985. – Т. 1. – С. 262.

198. Зубкова, И. Г. К уточнению анатомо-карпологической характеристики рода *Sparganium* (Typhaceae) / И. Г. Зубкова, Л. К. Шабес // Бот. журн. – 1986. – Т. 71. – № 8. – С. 1073-1076.

199. Иванов, Е. С. Биологический потенциал, значение и структура медоносных ресурсов в экосистемах Рязанской области / Е. С. Иванов, С. А. Суворова // Вестник Рязанского государственного университета имени С. А. Есенина. – 2008. – № 19. – С. 93-108.

200. Имс, А. Морфология цветковых растений / А. Имс. – М. : Мир, 1964. – 497 с.

201. Каден, Н. Н. Плоды и семена среднерусских лютикоцветных / Н. Н. Каден // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1950. – Т. LV. – Вып. 6. – С. 71-90.

202. Казаков, К. Я. Лекарственные растения болот и заболоченных земель / К. Я. Казаков, Л. М. Казакова. – СПб. : Петербургский модный базар, 2012. – 536 с.

203. Кайбелева, Э. И. Репродуктивная стратегия *Poa bulbosa* L. в степных сообществах Нижнего Поволжья / Э. И. Кайбелева [и др.] // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. – 2020. – Т. 20. – № 4. – С. 395-403.

204. Каменец, А. Ф. Оценка возможности использования тростника обыкновенного (*Phragmites australis*) и рогоза широколистного (*Typha latifolia*) для фиторемедиации из сточных вод от ионов MN^{2+} / А. Ф. Каменец // Апробация. – 2016. – № 12 (51). – С. 10-13.

205. Капитонова, О. А. О новой находке Тростника высочайшего (*Phragmites altissimus*) в Удмуртии / О. А. Капитонова, А. Р. Дюкина // Вестн. Удмуртского ун-та. – 2005. – № 10. – С. 126-128.

206. Капитонова, О. А. К вопросу об особенностях биологии некоторых видов макрофитов в условиях теплового загрязнения поверхностных вод / О. А. Капитонова, С. Р. Тукманова // Гидроботаника 2005 : матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. – С. 266-268.

207. Капитонова, О. А. Чужеродные виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья / О. А. Капитонова // Российский журнал биологический инвазий. – 2011. – № 1. – С. 34-43.

208. Капитонова, О. А. Рогозы Вятско-Камского края : монография / О. А. Капитонова, Г. Р. Платунова, В. И. Капитонов. – Ижевск : Изд-во «Удмуртский университет», 2012. – 190 с.

209. Капитонова, О. А. Новая находка *Phragmites altissimus* (Poaceae) в Западной Сибири / О. А. Капитонова // Вестник Курганского университета. Сер. Естественные науки. – 2016. – № 4 (43). – Вып. 9. – С. 21-23.

210. Капитонова, О. А. Первая находка *Typha austro-orientalis* (Typhaceae) в Удмуртской республике / О. А. Капитонова, В. И. Капитонов // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – Т. 9. – № 1. – С. 101-108.

211. Капитонова, О. А. Находка тростника высочайшего (*Phragmites altissimus*, Poaceae) на севере Тюменской области / О. А. Капитонова // XV Зыряновские чтения : матер. Всерос. научно-практ. конф. – Курган : Курганский гос. ун-т, 2017. – С. 207-208.

212. Капитонова, О. А. Гидрофильная флора Вятско-Камского Предуралья и ее эколого-биологические особенности : в 2 т. : дисс… докт. биол. наук : 03.02.01 / Капитонова Ольга Анатольевна. – Томск, 2019. – 291 с.

213. Капитонова, О. А. К морфологии *Phtagmites altissimus* (Benth.) Mabille (Poaceae) / О. А. Капитонова, Г. Р. Платунова, Е. А. Беляков // Гидроботаника 2020 : матер. IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам. – Ярославль : Филигрань, 2020. – С. 70-71.

214. Капитонова, О. А. Устойчивость морфологических признаков чужеродного для лесной зоны евразии прибрежно-водного растения *Phragmites altissimus* Mabille (Poaceae) / О. А. Капитонова [и др.] // Биология внутренних вод. – 2025. – Т. 18. – № 2. – С. 269-281.

215. Карпова, Г. А. Зависимость биомассы тростника обыкновенного от концентрации биогенных элементов в воде водоемов / Г. А. Карпова // Гидроботаника 2010 : матер. I(VII) Междунар. конф. по водным макрофитам. – Ярославль : «Принт Хаус», 2010. – С. 148-149.

216. Карпова, Г. О. Особливості поширення очерету найвищого (*Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille) в умовах урболандшафту / Г. О. Карпова, В. О. Клепець // Рослини та урбанізація : матер. трет. Міжнар. науково–практич. конф. – Дніпропетровськ : ТОВ ТВГ «Куніца», 2013. – С. 15-18.

217. Катанская, В. М. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. Методы изучения / В. М. Катанская. – Л. : Наука, 1981. – 187 с.

218. Кацман, Е. А. Формирование сообществ высшей водной растительности Десногорского водохранилища – водоема охладителя Смоленскоф АЭС / Е. А. Кацман, М. А. Кучкина // Поволжский экологический журнал. – 2009. – № 4. – С. 343-350.

219. Киприянова, Л. М. Находки новых и редких для Республики Алтай видов водных и прибрежно-водных растений / Л. М. Киприянова, П. А. Волобаев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология. – 2023. – Т. 16. – № 3. – С. 282-288.

220. Клещёв, М. А. Водная и прибрежно-водная растительность некоторых малых рек Новосибирской области / М. А. Клещёв // Гидроботаника 2005 : матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. – С. 276-278.

221. Ковалев, В. Б. Определение суммы флавоноидов в сусаке зонтичном (*Bumus umbellate* L.) / В. Б. Ковалев [и др.] // Инновации в здоровье нации : сб. матер. IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – СПб. : Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия, 2016. – С. 343-347.

222. Кожевников, А. Е. Комплекс адвентивных видов растений как компонент природной флоры Дальнего Востока России: разнообразие и пространственные изменения таксономической структуры / А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова // Комаровские чтения. – Владивосток : Дальнаука, 2011. – Вып. 58. – С. 5-36.

223. Кожевников, Ю. П. К вопросу о существовании берингийских тундростепей / Ю. П. Кожевников // Биогеография Берингийского сектора Субарктики : матер. X всесоюз.

симпоз. / отв. ред. Ф. Б. Чернявский, И. А. Черешнев. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. – С. 45-51.

224. Козлов, И. В. Маньчжурская тускарора или цицания широколистная / И. В. Козлов // Вестник Маньчжурии. Сер. А. – 1926. – № 6. – С. 1-12.

225. Козо-Полянский, Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения / Б. М. Козо-Полянский. – Воронеж : Воронежское областное книгоиздательство, 1937. – 255 с.

226. Кокин, К. А. Экология высших водных растений / К. А. Кокин. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1982. – 160 с.

227. Колпаков, Н. В. Продукция макрофитов в эстуариях рек Приморья / Н. В. Колпаков // Известия ТИНРО. – 2013. – Т. 174. – С. 135-148.

228. Конечная, Г. Ю. Новые находки редких видов сосудистых растений на северо-западе Европейской России / Г. Ю. Конечная [и др.] // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2012. – Т. 117. – Вып. 3. – С. 64-70.

229. Корнилова, М. А. Накопление тяжелых металлов в высших водных растениях с мелководий Волгоградского водохранилища / М. А. Корнилова, А. И. Кораблева, А. А. Фомина // Человек, экология, культура: современные практики и проблемы: сб. науч. трудов по материалам Междунар. молодежной науч. конф. – Саратов : СГТУ, 2014. – С. 125-129.

230. Коровкин, О. А. Морфогенез вегетативных органов *Sagittaria sagittifolia* L. / О. А. Коровкин // Известия ТСХА. – 1987. – № 4. – С. 121-127.

231. Коровкин, О. А. Закономерности онтогенеза клонов столонообразующих растений / О. А. Коровкин. – М. : Изд-во МСХА, 2005. – 354 с.

232. Коровкин, О. А. Анатомия и морфология высших растений : словарь терминов / О. А. Коровкин. – М. : Дрофа, 2007. – 272 с.

233. Коровкин, О. А. О типах и структуре клонов у некоторых столонообразующих луковичных геофитов / О. А. Коровкин // Известия ТСХА. – 2013. – Вып 2. – С. 42-49.

234. Короткевич, П. Г. Биолого-экологические свойства и народно-хозяйственное использование тростника обыкновенного *Phtagmites communis* Trin. : автореф. дисс… канд. биол. наук : 03.094 / Короткевич Павел Георгиевич. – Киев, 1970. – 71 с.

235. Кособокова, С. Р. *Sparganium erectum* L. как детерминант консортивных связей / С. Р. Кособокова [и др.] // Передовое развитие современной науки как драйвер роста экономики и социальной сферы : сб. II Всеросс. науч.-практ. конф. – Петрозаводск : Международный центр научного партнерства «Новая Наука», 2020. – С. 167-174.

236. Костина, М. В. Понятие «побег» в биоморфологии: ритмологический аспект апикального роста и ветвления М. В./ Костина, В. П. Викторов, Н. С. Барабанщикова //

Биоморфология растений: традиции и современность : матер. междунар. науч. конф. / под ред. С. В. Шабалкиной [и др.]. – Киров : ВятГУ, 2022. – С. 38-45.

237. Кочеткова, А. И. Особенности накопления взвешенных веществ водными растениями *Potamogeton perfoliatus* L., *Ceratophyllum demersum* L. Волгоградского водохранилища / А. И. Кочеткова // Вода: химия и экология. – 2012. – № 8. – С. 64-68.

238. Кочеткова, А. И. Пространственно-временной анализ зарастания Волгоградского водохранилища / А. И. Кочеткова [и др.] // Проблемы региональной экологии. – 2013. – № 6. – С. 260-266.

239. Кравченко, А. В. Конспект флоры Карелии / О. Е. Кравченко. – Петрозаводск : Кар. НЦ РАН, 2007. – 403 с.

240. Красная книга Владимирской области / отв. ред. О. Н. Канищевой, М. А. Сергеева. – Тамбов : ООО «ТПС», 2018. – 432 с.

241. Красная книга Ивановской области : в 2 т. / под ред. Е. А. Борисовой, Л. Ю. Минеевой. – 2-е изд., перераб. и доп. – Тамбов: ООО «ТПС», 2020. –Т. 2. – 256 с.

242. Красная книга Калужской области : в 2 т. / С. К. Алексеев [и др.] ; ред. кол. Н. О. Артамонова [и др.]. – 3-е изд., перераб. и доп. – Белгород : КОНСТАНТА, 2024. – Т. 1. – 552 с.

243. Красная книга Костромской области / В. И. Бондаренко [и др.] ; Науч. ред. М. В. Сиротина, А. Л. Анциферов, А. А. Ефимова. – 2-е изд., перераб. и доп. – Кострома : Костромской государственный университет, 2019. – 432 с.

244. Красная книга Московской области : изд. 3-е, перераб. и доп. / Отв. ред. Т. И. Варлыгина [и др.]. – Московская обл. : Верховье, 2018. – 809 с.

245. Красная книга Нижегородской области : в 2 т. / С. В. Бакка [и др.] ; под ред. А. В. Чкалова. – 2-е изд., перераб. и доп. – Калининград : Издательский Дом «РОСТ-ДОАФК», 2017. – Т. 2. – 304 с.

246. Красная книга Новгородской области / отв. ред. Ю. Е. Веткин. – СПб. : Дитон, 2015. – 479 с.

247. Красная книга Пензенской области : в 2 т. / А. И. Иванов ; Науч. ред. А. И. Иванов. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. ; – Пенза : Студия онлайн, 2024. – Т. 1. – 300 с.

248. Красная книга Республики Калмыкия : в 2 т. / Т. Б. Алексеева [и др.] ; Ред. кол. Н. Л. Очиров [и др.]. – Элиста : ЗАОр «НПП «Джангар», 2014. – Т. 2. – 199 с.

249. Красная книга Республики Коми / А. В. Бобрецов [и др.] ; гл. ред. С. В. Дегтева. – 3-е изд., офиц. – Сыктывкар : Коми республиканская типография, сор. 2019. – 767 с.

250. Красная книга Республики Марий Эл. Том «Растения. Грибы» : в 2 т. / Г. А. Богданов [и др.] ; оед. кол. В. Н. Карпов [и др.]. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2013. – 323 с.

251. Красная книга Республики Татарстан : животные, растения, грибы / гл. ред. А. А. Назиров. – 3-е изд., перераб. и доп. – Казань : Идеал-пресс, 2016. –759 с.

252. Красная книга Самарской области : в 2 т. / под ред. С. А. Сенатора, С. В. Саксонова. – Самара : Изд-во Самарской гос. обл. академии (Наяновой), 2017. – Т. 1. –384 с.

253. Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные / науч. ред. Г. В. Шляхтин. – Саратов : Папирус, 2021. – 496 с.

254. Красная книга Свердловской области: животные, растения и грибы / отв. ред. Н. С. Корытин. – Екатеринбург : ООО «Мир», 2018. – 450 с.

255. Красная книга Тверской области / Отв. ред. А. В. Зиновьев, Г. Ю. Конечная, А. А. Рыбакова, Н. А. Соболев. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : ООО «Стратегия ЭКО», 2024. – 600 с.

256. Красная книга Чукотского автономного округа : в 2 т. / отв. ред. М. Г. Хорева, Д. И. Литовка. – Н. Новгород : ООО «Тексотел», 2022. – Т. 2. – 240 с.

257. Красная книга Ярославской области / А. А. Бобров [и др.] ; отв. ред. М. А. Нянковский. – Ярославль : Академия 76, 2015. – 472 с.

258. Краснова, А. Н. Гидрофильный род рогоз (*Typha* L.) (в пределах бывшего СССР): монография / А. Н. Краснова. – Ярославль : ООО «Принтхаус-Ярославль», 2011. – 186 с.

259. Краснова, А. Н. Гидрофиты поозёрий Европейской России / А. Н. Краснова, А. И. Кузьмичев. – Ярославль : ООО «Принтхаус-Ярославль», 2013. – 152 с.

260. Кривохарченко, И. С. Водокрас лягушачий / И. С. Кривохарченко, П. Ю. Жмылев, Г. А. Белякова // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова. – М. : Изд-во «Аргус», 1995. – Вып. 11. – С. 56-71.

261. Кривохарченко, И. С. Стрелолист стрелолистный / И. С. Кривохарченко, П. Ю. Жмылев // Биологическая флора Московской области / под ред. Т. А. Работнова. – М. : Изд-во Полиэкс, 1996. – Вып. 12. – С. 4-21.

262. Криштофович, А. Н. Палеоботаника. 4-е испр. и доп. изд-е / А. Н. Криштофович ; под ред. А. Л. Тахтаджяна. – Л. : Государственное научно-техническое издательство нефтяной и горно-топливной литературы. 1957. – 650 с.

263. Крокер, В. Рост растений / В. Крокер ; Пер. с англ. М. Б. Штернберг ; под ред. с предисл. И. И. Туманова. – М. : Изд-во иностр. лит., 1950. – 360 с.

264. Крокер, В. Физиология семян / В. Крокер, Л. Бартон ; Пер. с англ. Н. В. Цингер ; Под ред. и с предисл. А. В. Попцова. – М. : Изд-во иностр. лит., 1955. – 400 с.

265. Крутских, Е. В. Salvinio natantis – Zizanietum latifoliae ass. nova в дельте р. Волги / Е. В. Крутских, Н. В. Литвинова, В. Б. Голуб // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2013. – Т. 15. – № 3(7). – С. 2150-2152.

266. Крылова, Е. Г. Особенности прорастания семян сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L.) в лабораторных условиях / Е. Г. Крылова // Биология внутренних вод. – 1998. – № 1. – С. 88-91.

267. Крылова, Е. Г. Влияние сульфатов никеля и меди на начальные этапы онтогенеза представителей рода *Scirpus* (Cyperaceae) / Е. Г. Крылова // Токсикологичекий вестник. – 2012. – № 6(117). – С. 39-42.

268. Крылова, Е. Г. Прорастание семян и развитие проростков прибрежно-водных растений под действием сульфата цинка / Е. Г. Крылова // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2014. – № 2 (26). – С. 151-160.

269. Крылова, Е. Г. Оценка аллелопатического влияния листового опада на начальные этапы онтогенеза водяного подорожника (*Alisma plantago-aquatica* L.) / Е. Г. Крылова, Э. В. Гарин // Научное обозрение. Биол. науки. – 2019. – № 1. – С. 41-45.

270. Крылова, Ю. В. Состав низкомолекулярного метаболома *Potamogeton perfoliatus* L. как индикатор трансформации экологического состояния литоральной зоны / Ю. В. Крылова [и др.] // Биология внутренних вод. – 2024. – Т. 50. – № 4. – С. 555-565.

271. Кудрин, С. Г. Влияние наводнения 2013 г. на популяции *Nelumbo komarovii* (Nelumbonaceae) в Архаринском районе Амурской области / С. Г. Кудрин // Бот. журн. – 2015. – Т. 100. – № 10. – С. 1091-1099.

272. Кузнецова, Т. В. Методы исследования соцветий. I. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля / Т. В. Кузнецова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90. – Вып. 3. – С. 62-72.

273. Кузнецова, Т. В. Морфология соцветий: современное состояние / Т. В. Кузнецова // Итоги науки и техники. Сер. «Ботаника» / под ред. В. Н. Тихомирова. – М. : ВИНИТИ, 1991. – Т. 12. – С. 51-174.

274. Кузнецова, Т. В. Морфология соцветий: анализ комплементарных подходов : автореф. дис. … д-ра биол. наук : 03.00.05. / Кузнецова Татьяна Валентиновна. – М., 1992а. – 43 с.

275. Кузнецова, Т. В. О комплементраных подходах в морфологии соцветий / Т. В. Кузнецова // Бот. журн. – 1992б. – Т. 77. –№ 12. – С. 7-24.

276. Кузнецова, Т. В. Соцветия: морфологическая классификация / Т. В. Кузнецова, Н. И. Пряхина, Г. П. Яковлев. – СПб. : Химико-фармацевтический ин-т, 1992. – 126 с.

277. Кузьмина, Ж. В. Использование экотонной концепции для обоснования Водоохранных зон прибрежных территорий / Ж. В. Кузьмина, Н. М. Новикова, С. А. Подольский // Аридные экосистемы. – 2006. – Т. 12. – № 30-31. С. 79–83.

278. Кузьмина, Ж. В. Оценка изменений наземных экосистем Нижней Волги при зарегулировании / Ж. В. Кузьмина, С. Е. Трешкин // Аридные экосистемы. – 2017. – Т. 23. – № 4(73). – С. 22-34.

279. Кузьмичев, А. И. Гидрофильная флора юго-запада Русской равнины и её генезис / А. И. Кузьмичев. – СПб. : Гидрометеоиздат, 1992. – 214 с.

280. Кулешов, Н. Н. Агрономическое семеноведение / Н. Н. Кулешов. – М. : Сельхозиздат, 1963. – 280 с.

281. Куприянов, А. Н. Список растений Каркаралинского национального парка / А. Н. Куприянов, В. Г. Михайлов // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. – 2007. – № 13. – С. 5-38.

282. Курашов, Е. А. Об экосистемном и индикатором значении жирных кислот в составе низкомолекулярного метаболома водных макрофитов / Курашов, Е. А. [и др.] // Биология внутренних вод. – 2024. – Т. 17. – № 5. – С. 858-862.

283. Курченко, Е. И. Введение / Е. И. Курченко // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. Методические разработки для студентов биологических специальностей. – М. : Прометей, 1997. – С. 3-23.

284. Курченко, Е. И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения / Е. И. Курченко. – М. : «Прометей», 2010. – 516 с.

285. Кутова, Т. Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления и влияние на нее изменений уровня воды / Т. Н. Кутова // Тр. Дарвинского гос. запов. – 1957. – Вып. 4. – С. 403-466.

286. Кутова, Т. Н. Опыт изучения и разведения дальневосточного риса (*Zizania latifolia* Turcz.) на Рыбинском водохранилище / Т. Н. Кутова // Тр. Дарвин. гос. запов. – Вологда : Кн. изд-во, 1961. – Вып. 7. – С. 101-117.

287. Лабутина, И. А. Мониторинг распространения лотоса в дельте Волги / И. А. Лабутина, Е. А. Балдина // Вестник Московского университета. Серия 5: География. – 2009. – № 4. – С. 27-33.

288. Лавриненко, А. В. Микроэлементный состав пресноводных макрофитов Астраханской области / А. В. Лавриненко, А. М. Айтимова, А. В. Котельников // Естественные науки. – 2011а. – Т. 1. – № 34. – С. 64-67.

289. Лавриненко, А. В. Особенности накопления микроэлементов пресноводными фитобентосными организмами / А. В. Лавриненко, А. В. Котельников, А. М. Айтимова // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. – 2011б. – №. 1. – С. 100-102.

290. Лактионов, А. П. Семейство Typhaceae Juss. – Рогозовые / А. П. Лактионов // Флора Нижнего Поволжья. Т. 1 / под ред. А. К. Скворцова. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. – С. 65-71.

291. Лактионов, А. П. Рисовые чеки долины Нижней Волги как источник заноса адвентивных растений в Европу / А. П. Лактионов, В. Е. Афанасьев, Ю. С. Чуйков // Астраханский вестник экологического образования. – 2023. – №1 (73). – С. 161-171. http://dx.doi.org/10.36698/2304-5957-2023-1-161-171

292. Лактионов, Б. И. Новый вид флоры Украины / Б. И. Лактионов // Бот. журн. – 1972. – Т. 57. – № 10. – С. 1332-1333.

293. Лапиров, А. Г. Биология рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.) : дис... канд. биол. наук : 03.00.05 / Лапиров Александр Григорьевич. – М., 1988. – 137 с.

294. Лапиров, А. Г. Онтогенез *Butomus umbellatus* (Butomaceae): развитие из семян в первый год жизни / А. Г. Лапиров, Б. А. Трусов // Бот. журн. – 1993. – Т. 78. – № 11. – С. 45-53.

295. Лапиров, А. Г. Рдест гребенчатый / А. Г. Лапиров // Биологическая флора Московской области / под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова. – М : Изд-во «Аргус», 1995. – Вып. 11. – С. 37-55.

296. Лапиров, А. Г. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой / А. Г. Лапиров // Гидроботаника 2000 : матер. V Всерос. конф. по водным раст «». – Борок : Изд-во Ярославского гос. технического университета, 2000. – С. 174-175.

297. Лапиров, А. Г. Онтогенез сусака зонтичного *Butomus umbellatus* L. Развитие из семян во второй год жизни / А. Г. Лапиров, Б. А. Трусов // Биология внутренних вод. – 2000. – № 1. – С. 20-28.

298. Лапиров, А. Г. Экологические группы растений водоемов // Гидроботаника 2003 : методология, методы: матер. шк. по гидроботанике / А. Г. Лапиров. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. – С. 5-22.

299. Лапиров, А. Г. Строение некоторых представителей семейства Alismataceae (на примере *Alisma plantago-aquatica* и *A. gramineum*) с позиций модульной организации / А. Г. Лапиров // Матер. X шк. по теорет. морфологии растений: конструкционные единицы в морфологии растений. – Киров : Вят. гос. гуманитар. ун-т, 2004. – С. 60-61.

300. Лапиров, А. Г. Явление квантированности роста в метамерной организации побега некоторых представителей семейства Alismataceae Vent. / А. Г. Лапиров // Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С. 122-127.

301. Лапиров, А. Г. Особенности онтогенеза наземной и погруженной формы частухи злаковой / А. Г. Лапиров, О. А. Русакова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : матер. III Всерос. науч. конф. «». – Йошкар-Ола ; – Пущино : МарГУ, 2008. – С. 68-70.

302. Лапиров, А. Г. Становление жизненных форм низкотравных гелофитов в онтогенезе / А. Г. Лапиров // Труды VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых : в 2 т. – М. : МПГУ, 2009. – Т. 2. – С. 9-13.

303. Лапиров, А. Г. Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium emersum* Rehm. / А. Г. Лапиров, Е. А. Беляков // Гидроботаника 2010 :междунар. конф. по водным макрофитам. – Ярославль : Принт Хаус, 2010. – С. 181-184.

304. Лапиров, А. Г. Онтогенез низкотравных гелофитов и его адаптивные особенности / А. Г. Лапиров // Гидроботаника 2010 : матер. I (VII) Междунар. конф. по водным макрофитам. – Ярославль : Принт Хаус, 2010. – С. 13-16.

305. Лапиров, А. Г. Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk / А. Г. Лапиров, Е. А. Беляков // Ярославский педагогический вестник. – 2011. – Т. III (Естественные науки). – № 1. – С. 133-138.

306. Лапиров, А. Г. Структурное разнообразие некоторых представителей семейства *Sparganiaceae* Rudolphi / А. Г. Лапиров, Е. А. Беляков // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения : матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. – Тверь : Твер. гос. ун-т, 2012. – С. 195-198.

307. Лапиров, А. Г. Системный анализ растений водоемов и водотоков: архитектурная модель – жизненная форма – стратегия жизни (на примере представителей семейств Alismataceae, Butomaceae и Sparganiaceae) / А. Г. Лапиров // Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. – Киров : Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012а. – С. 59-65.

308. Лапиров, А. Г. Структурное разнообразие низкотравных гелофитов как отражение различных жизненных стратегий / А. Г. Лапиров // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения : матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. – Тверь : Твер. гос. ун-т, 2012б. – С. 192-195.

309. Лапиров, А. Г. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae) / А. Г. Лапиров // Вестник Томского госу. ун-та. Биология. – 2014а. – № 1 (25). – С. 66-89.

310. Лапиров, А. Г. Структуры вегетативного размножения растений вод и их функциональный ресурс: обзор проблемы / А. Г. Лапиров // Функциональная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях : матер. Всеросс. науч. конф. с междунар. участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботан. общества). – Киров : ООО «Радуга-ПРЕСС», 2014б. – С. 103-107.

311. Лапиров, А. Г. Онтогенез наземной и погруженной форм *Alisma gramineum* Lej. (Alismataceae) / А. Г. Лапиров // Труды ИБВВ РАН. – 2015. – № 71(74). – С. 78-91.

312. Лапиров А. Г. О морфологии клубней представителей рода *Stuckenia* / А. Г. Лапиров, Л. М. Киприянова // Гидроботаника 2015 : матер. Всерос. конф. с Междунар. участием по водным макрофитам. – Ярославль : Филигрань, 2015. – С. 168-171.

313. Лапиров, А. Г. Применимость и корректность сопоставления модульной организации некоторых водных споровых растений с модулями цветковых растений / А. Г. Лапиров, Е. А. Беляков // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования : матер. III Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию Астраханского государственного университета. – Астрахань : Сорокин Роман Васильевич, 2017. – С. 182-189.

314. Лапиров, А. Г. Биоморфология и ритм сезонного развития реликтового вида *Lobelia dortmanna* в олиготрофных озерах Тверской области / А. Г. Лапиров, Е. А. Беляков, О. А. Лебедева // Regul. Mech. Biosyst. – 2017а. – V. 8. – № 3. – P. 349-355.

315. Лапиров, А. Г. Влияние хлорида никеля на прорастание семян и морфофизиологические показатели проростков *Alisma plantago-aquatica* L. и *Sium latifolium* L. / А. Г. Лапиров [и др.] // Биология внутренних вод. – 2017б. – № 3. – С. 66-72.

316. Лапиров, А. Г. Проблемы применимости концепции модульной и структурно-функциональной организации цветковых растений к анализу структуры побегов у некоторых групп споровых растений / А. Г. Лапиров, Е. А. Беляков // Журн. общ. биол. – 2019. – Т. 80. – № 6. – С. 427-438.

317. Лапиров, А. Г. Псевдовивипария – редкий тип клонального размножения некоторых растений вод / А. Г. Лапиров, Е. А. Беляков // Биоморфология растений: традиции и современность : матер. междунар. науч. конф. / ред. кол. С. В. Шабалкина [и др.]. – Киров : ВятГУ, 2022. – С. 267-273.

318. Лапиров, А. Г. Псевдовивипария – малоизученный способ вегетативного размножения некоторых растений вод: обзор проблемы // А. Г. Лапиров, Е. А. Беляков // Биология внутренних вод. – 2026. – Т. 19. – № 3. – С. 462-478.

319. Лебедева, О. А. К биологии *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosh.: особенности прорастания семян и начальных этапов развития проростка в лабораторных условиях / О. А. Лебедева, А. Г. Лапиров // Биология внутренних вод. – 2000. – № 4. – С. 14-20.

320. Лебедева, О. А. Биология шелковника волосистого (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.) : дис…канд. биол. наук : 03.00.05 / Лебедева Ольга Алексеевна. – Сыктывкар, 2006. – 167 с.

321. Лебедева, О. А. Особенности прорастания семян и начальных этапов онтогенеза *Batrachium kauffmanii* (Ranunculaceae) в лабораторных условиях / О. А. Лебедева // Растительные ресурсы. – 2013. – № 3. – С. 304-311.

322. Лебедева, О. А. Особенности прорастания семян *Lobelia dortmanna* (Lobeliaceae) в условиях эксперимента / О. А. Лебедева, Е. А. Беляков // Растительные ресурсы. – 2016. – Т. 52. – № 3. – С. 375-380.

323. Лебедева, О. А. Влияние на прорастание семян некоторых видов водных и прибрежно-водных растений при различных условиях сухого хранения / О. А. Лебедева, Е. А. Беляков // Гидроботаника 2020 : матер. IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам. – Ярославль : Филигрань, 2020. – С. 94-96.

324. Лебедева, О. А. К биологии *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (Umbelliflorae) / О. А. Лебедева, Е. А. Беляков // Труды ИБВВ РАН. – 2021. – Вып. 93(96). – С. 116-124.

325. Левин, Г. Г. Проблема индивидуальности у растений / Г. Г. Левин // Бот. журн. – 1961. – Т. 43. – № 3. – С. 432-447.

326. Левин, Г. Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция (обзор литературы) / Г. Г. Левин // Бот. журн. – 1963. – Т. 48. – № 7. – С. 1039-1060.

327. Левина, Р. Е. Многообразие и эволюция форм размножения растений / Р. Е. Левина. – М. : Государственное учебно-педагогичское издательство Министерства просвещения РСФСР, 1961. – 71 с.

328. Левина, Р. Е. Биология семенного размножения как научная проблема / Р. Е. Левина // Вопросы биологии семенного размножения : уч. записки Ульяновского гос. пед. института имени И.Н. Ульянова. – 1965. – Т. XX. – Вып. 6. – С. 4-16.

329. Левина, Р. Е. Морфология и экология плодов / Р. Е. Левина. – Л. : Изд-во «Наука», 1987. – 160 с.

330. Лелекова, Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-восточной Европейской России : автореф. дис… канд. биол. наук : 03.00.05 / Лелекова Екатерина Валерьевна. – Пермь, 2006. – 19 с.

331. Лелекова, Е. В. Биоморфология некоторых водных и прибрежно-водных семенных растений Северо-Востока Европейской России / Е. В. Лелекова // Современные подходы к описанию структуры растения / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. – Киров : ООО «Лобань», 2008. – С. 167-173.

332. Леонова, Т. Г. Пор. Рогозовые, сем. Рогозовые. / Т. Г. Леонова. // Жизнь растений. Цветковые растения. – М. : Просвящение, 1982. – Т. 6. – С. 461-466.

333. Линник, П. Н. Формы миграции металлов в пресных поверхностных водах / П. Н. Линник, Б. И. Набиванец. – Л. : Гидрометеоиздат, 1986. – 272 с.

334. Лисицына, Л. И. О росте камыша озерного (*Scirpus lacustris* L.) на разных типах грунта / Л. И. Лисицына, Г. А. Жукова // Информ. бюлл. Биология внутренних вод. – 1971. – № 9. – С. 18-22.

335. Лисицына, Л. И. Флора водоемов Верхнего Поволжья //Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги / Л. И. Лисицына // Тр. ИБВВ АН СССР. – 1979. – Вып. 42(45). – С. 109-136.

336. Лисицына, Л. И. Флора водоёмов Волжского бассейна : определитель сосудистых растений / Л. И. Лисицына, В. Г. Папченков, В. И. Артёменко. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. – 219 с.

337. Литвинов, К. В. Влияние гидрологического режима на ход нерестовых миграций рыб разных экологических групп в нижнюю зону дельты Волги / К. В. Литвинов, С. А. Подоляко // Астраханский вестник экологического образования. – 2014. – № 4 (30). – С. 102-109.

338. Литвинова, Н. В. Современные направления изучения зарослей лотоса орехоносного в низовьях дельты Волги / Н. В. Литвинова // Астраханский вестник экологического образования. – 2015. – Т. 4. – № 34. – С. 93-96.

339. Литвинова, Н. В. Влияние развития макрофитов в формировании структуры зоопланктона низовьев дельты р. Волги / Н. В. Литвинова, Л. А. Федяева // Поволжский экологический журнал. – 2016. – № 4. – С. 399-410.

340. Лихачёва, Т. В. Растительность рек и пойменных водоемов Удмуртской республики / Т. В. Лихачёва // Гидроботаника 2005 : матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский дом печати». – Рыбинск : ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. – С. 302-304.

341. Лукина, Г. А. Прорастание семян сусака зонтичного / Г. А. Лукина, А. Г. Лапиров, Е. Г. Крылова // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: тез. докл. – Борок : Типография ЯГТУ, 1995. – С. 53-54.

342. Лукина, Г. А. Роль температуры в прорастании клубней стрелолиста обыкновенного / Г. А. Лукина // Гидроботаника 2000 : тез. докл. V Всерос. конф. по водным растениям. – Борок : Изд-во Ярославского гос. технического университета, 2000. – С. 179-180.

343. Любарский, Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений / Е. Л. Любарский. – Казань : Изд-во Казанского университета, 1967. – 180 с.

344. Ляшенко, Г. Ф. Динамика прибрежно-водных фитоценозов литорали Рыбинского водохранилища / Г. Ф. Ляшенко // Биология внутренних вод. – 2013. – № 1. – С. 32-38.

345. Мавродиев, Е. В. Рогоз узколистный / Е. В. Мавродиев // Биологическая флора Московской области / под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1997. – Вып. 13. – С. 4-29.

346. Мавродиев, Е. В. Таксономический состав рогозовых (Typhaceae) флоры европейской части России / Е. В. Мавродиев, О. А. Капитонова // Новости сист. высш. раст. – 2015. – Т. 46. – С. 5-24.

347. Мазеина, Е. В. О жизненной форме турчи болотной / Е. В. Мазеина, Н. П. Савиных // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 1. Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология : матер. XII съезда РБО. – Петрозаводск : Кар. НЦ РАН. 2008. – С. 120-123.

348. Мазуренко, М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера / М. Т. Мазуренко. – М. : Наука, 1986. – 208 с.

349. Майоров, С. Р. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования / С. Р. Майоров [и др.]. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2020. – 576 с.

350. Мальцева, Т. А. Структурные особенности некоторых кистекорневых прибрежно-водных растений и их роль в сложении околоводных фитоценозов / Т. А. Мальцева // Проблемы биологии растений : матер. Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Письяуковой / отв. ред. Г. А. Воробейков. – СПб. : ТЕССА, 2006. – С. 56-57.

351. Мальцева, Т. А. Биоморфология *Caltha palustris* L. / Т. А. Мальцева, Н. П. Савиных // Вестник ЧГПУ. Биол. науки. – 2008. – № 12. – С. 257-271.

352. Мальцева, Т. А. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов : дис… канд. биол. наук : 03.00.05 / Мальцева Татьяна Андреевна. – Сыктывкар, 2009. – 248 с.

353. Мальцева, С. Ю. Чужеродные виды сосудистых растений Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга, Россия) / С. Ю. Мальцева, А. А. Бобров // Российский журнал биологических инвазий. – 2017. – № 3. – С. 30-37.

354. Манохина, Р. П. Интродукция декоративных прибрежно-водных растений в Центральном Таджикистане : автореф. дисс... канд. биол. наук : 03.00.05 / Манохина Римма Павловна. – Душанбе, 1984. – 21 с.

355. Марков, М. В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений / М. В. Марков. – Казань : КазГУ, 1990. – 186 с.

356. Марков, М. В. Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины : автореф. дис… д-ра биол. наук : 03.00.05 / Марков Михаил Витальевич. – М., 1992. – 35 с.

357. Марков, М. В. Особенности метамерного строения малолетних растении и аллометрический анализ репродукции в их популяциях / М. В. Марков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2001. – Т. 106. – Вып. 5. – С. 83-90.

358. Марков, М. В. Популяционная биология растений / М. В. Марков. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. – 387 с.

359. Марков, М. В. К феномену поразительной биоморфологической конвергенции в группе экобиоморф “изоэтиды”/ М. В. Марков, Д.О. Грушенков // Тр. ИБВВ РАН. – 2023. – Т. 101(104). – С. 30-38.

360. Марфенин, Н. Н. Концепция модульной организации в развитии / Н. Н. Марфенин // Журн. общ. биол. – 1999. – Т. 60. – № 1. – С. 6-17.

361. Матвеев, В. И. Цицания широколистная в Куйбышевской области и взаимоотношения её с видами местной флоры / В. И. Матвеев, А. М. Зотов // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова : науч. тр. Куйбыш. пед. ин-та. – Куйбышев : КГПИ, 1973. – Т. 107. – Вып. 2. – С. 63-69.

362. Матвеев, В. И. Цицания – дикий рис: экология, биология, практическое значение / В. И. Матвеев, В. В. Соловьёва. – Самара : Изд-во СГПУ, 1997. – 96 с.

363. Международные правила определения качества семян / Пер. с англ. Н. А. Емельяновой ; под ред. И. Г. Леурды. – М. : Наука, 1969. – 182 с.

364. Минаева, Т. Ю. Шейхцерия болотная // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова. – М. : Изд-во Полиэкс, 1997. – Вып. 13. – С. 30-49.

365. Михайлова, Е. А. Об экологических предпочтениях *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult. / Е. А. Михайлова, Н. П. Савиных // Экология родного края: проблемы и пути решения : сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «» / редкол. Т. Я. Ашихмина [и др.]. – Киров : Радуга-ПРЕСС, 2016. – С. 235-238.

366. Михайлова, Ю. В. О распространении и биологии *Sparganium* × *longifolium* (Typhaceae) в водоемах Ярославской облсти / Ю. В. Михайлова, Е. А. Беляков // Систематические и флористические исследования Северной Евразии : матер. II междунар. конф. (к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского) / под ред. В. П. Викторова. – М. : МПГУ, 2018. – С. 121-126.

367. Михайловская, И. С. Строение растений в связи с условиями жизни : учеб. пособие / И. С. Михайловская. – М. : Б. и., 1964. – 92 с.

368. Михайловская, М. С. Корни и корневые системы растений / М. С. Михайловская. – М. : МГПИ им. В. И. Ленина, 1981. – 137 с.

369. Михалин, М. В. Сезонный ритм растений и перспективы его трансформации / М. В. Михалин, Б. В. Попков, А. Н. Прилуцкий // Бюл. Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – № 5. – С. 117-132.

370. Мовергоз, Е. А. Биоморфология *Ranunculus circinatus* и *R.* × *glueckii* в Верхнем Поволжье : дис… канд. биол. наук : 03.02.01 / Мовергоз Екатерина Андреевна. – Сыктывкар, 2012. – 192 с.

371. Мовергоз, Е. А. Сравнительная морфология и биология водяных лютиков *Ranunculus circinatus, R. trichophyllus, R. kauffmannii* (*Batrachium,* Ranunculaceae) в Средней России / Е. А. Мовергоз, А. А. Бобров // Труды ИБВВ РАН. – 2016. – Вып. 76(79). – С. 93-118.

372. Мосеев, Д. С. Макрофиты зоны литорали озер особо охраняемых природных территорий Архангельской области / Д. С. Мосеев [и др.] // Бот. журн. – 2023. – Т. 108. – № 6. – С. 566-587.

373. Москалев, В. А. Питание уток на водоёмах Карельского перешейка / В. А. Москалев // Русский орнитологический журнал. – 2010. – Т. 19. – Вып. 608. – С. 1962-1964.

374. Мочалова, О. А. Флора водных макрофитов озера Чистое (Магаданская область) / О. А. Мочалова, Е. В. Чемерис, А. А. Бобров // Вестник ДВО РАН. – 2014. – № 3. – С. 20-26.

375. Мочалова, О. А. Водная флора высокогорных озер юго-восточной части хребта Черского в пределах бассейна верхнего течения р. Колыма / О. А. Мочалова, Е. А. Андриянова, М. Г. Хорева // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. – 2023. – Т. 28. – № 2. – С. 323-336.

376. Мусина, Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав / Л. С. Мусина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – Т. 81. – Вып. 6. – С. 123-132.

377. Мусина, Л. С. Эколого–морфологические взаимоотношения стержнекорневых и кистекорневых трав в некоторых группах сложноцветных : автореф. дис… канд. биол. наук : 03.00.05 / Мусина Луиза Сабировна. – М., 1977. – 14 с.

378. Негодина, В. С. Побегообразование у *Sium latifolium* (Apiaceae) с позиции модульной организации / В. С. Негодина, С. В. Шабалкина // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем : матер. XVI Всерос. науч.-практич. конф. с междунар. участием : в 2 кн. / отв. ред. Т. Я. Ашихмина. – Киров : ВятГУ, 2018. – Кн. 2. – С. 32-28.

379. Недзельский, Е. М. Однолетний (канадский) рис, аир болотный и осока вздутоносая на подкормочных полях для диких копытных животных в прибайкалье / Е. М. Недзельский, В. В. Пастухов // Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных России : матер. IV Всерос. науч.-практ. конф. и Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных Евразии : I Междунар. науч.-практ. конф. – М. : Главохота, 2010. – С. 163-170.

380. Нечаева, Н. Т. Экологическая классификация однолетних растений Каракумов / Н. Т. Нечаева, В. К. Василевская, К. Т. Антонова // Бот. журн. – 1969. – Т. 54. – № 1. – С. 1689-1704.

381. Никифоров, А. Р. Синфлоресценция *Sobolewskia sibirica* (Brassicaceae) – реликтового эндемика горного Крыма / А. Р. Никифоров // Бот. журн. – 2011. – Т. 96. – № 10. – С. 1348-1351.

382. Никифоров, А. И. Экологические основы рационального использования водоёмов комплексного назначения в агропромышленном производстве / А. И. Никифоров // Труды ВНИРО. – 2016. – Т. 161. – С. 162-168.

383. Никифоров, А. И. Мировой опыт использования съедобных гидрофитов / А. И. Никифоров, М. О. Кузнецова // Научные труды Чебоксарского филиала Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН. – 2018. – № 10. – С. 104-107.

384. Николаева, М. Г. О природе действия пониженной температуры на семена / М. Г. Николаева // Итоги и перспективы исследований развития растений : матер. II делегат. съезда ВБО. – М. ; – Л. : Изд-во АН СССР, 1959. – С. 137-147.

385. Николаева М. Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М. Г. Николаева, М. В. Разумова, В. Н. Гладкова ; отв. ред. М. Ф. Данилова. – Л. : Изд-во «Наука». Ленинградское отделение. 1985. – 506 с.

386. Николаева, М. Г. Биология семян / М. Г. Николаева, И. В. Лянгузова, Л. М. Поздова. – СПб. : Полиграфия НИИ химии СПбГУ, 1999. – 232 с.

387. Новгородова, Ж. Н. Фауна серых полевок (Microtus) Средней Лены долины Энсиэли на примере Хатырыкского Наслега Намского Улуса // Ж. Н. Новгородова, В. Ю. Чибыев // Вестник СВФУ. – 2016. – № 6 (56). – С. 21-30.

388. Новикова, Н. М. Экотонные системы «вода – суша»: современные достижения и задачи исследований / Н. М. Новикова // Материалы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Проблемы изучения краевых структур биоценозов». – Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2008. – С. 62-66.

389. Нотов, А. А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры / А. А. Нотов. – Тверь : Изд-во ТвГУ, 2009. – 473 с.

390. Нотов А. А. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология / А. А. Нотов, Л. А. Жукова // Изв. РАН. Сер. биол. – 2019. – № 1. – С. 52-61.

391. Нотов, А. А. Структурная эволюция модульных организмов: специфика модусов и результатов семофилеза / А. А. Нотов // Эволюция. – 2021. – Т. 11. – С. 91-100.

392. Нухимовский, Е. Л. О термине и понятии «каудекс»: современное состояние вопроса. 2 / Е. Л. Нухимовский // Вестн. МГУ. Сер. биол.-почвовед. – 1969а. – № 1. – С. 55-62.

393. Нухимовский, Е. Л. О термине и понятии «каудекс»: Многообразие каудексов и их отличия от других структурных образований. 3 / Е. Л. Нухимовский // Вестн. МГУ. Сер. биол.-почвовед. – 1969б. – № 2. – С. 71-77.

394. Нухимовский, Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений: теория организации биоморф : в 2 т. / Е. Л. Нухимовский. – М. : Недра, 1997. – Т. 1. – 630 с.

395. Нухимовский, Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений : в 2 т. / Е. Л. Нухимовский. – М. : Оверлей, 2002. – Т. 2. – 859 с.

396. Овеснов, А. М. Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков : автореф. дис… доктора биол. наук / Овеснов Александр Михайлович. – Пермь, 1965. – 39 с.

397. Овеснов, С. А. Флористическое районирование земли : учеб. пособие к курсу «География растений» / С. А. Овеснов. – Пермь : Пермский гос. ун-т. 2007. – 67 с.

398. Оглезнева, А. А. Гидрофильные растения реки Медведицы и их связь с фитофильными видами хирономид (Diptera, Chironomidae) / А. А. Оглезнева, Н. А. Дурнова // Бюл. бот. сада Саратовского гос. ун-та. – 2013. – № 11. – С. 66-72.

399. Отчет (заключительный) лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) по теме Биология и экология водных растений / В. Г. Папченков. – Борок : ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН, 1995. – 45 с.

400. Пакляшова, Н. А. К флоре Рыбинского водохранилища / Н. А. Пакляшова, В. Г. Папченков // Вестник Санкт-Петербургского университета. – 2008. – Т. 3. – № 3. – С. 138-143.

401. Пакляшова, Н. А. Современное состояние и динамика растительного покрова Рбинского водохранилища (на примере Шекснинского плеса) : дис… канд. биол. наук / 03.00.05 / Пакляшова Наталья Анатольевна. – Сыктывкар, 2008. – 281 с.

402. Панарина, Н. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Кандалакшского государственного природного заповедника (Кандалакшский залив, Белое море) / Н. Г. Панарина, В. Г. Папченков // Тр. Кандалакшского заповедника. – Рыбинск : Рыбинский Дом печати, 2005. – Вып. 11. – С. 3-166.

403. Панарина, Н. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Кандалакшского государственного природного заповедника (Кандалакшский залив, Белое море): дис… канд. биол. наук : 03.00.05 / Панарина Наталия Геннадьевна. – СПб., 2006. – 151 с.

404. Панасенко, Н. Н. Роль инвазионных растений в современных процессах преобразования растительного покрова : дис… докт. биол. наук : 1.5.9 / Панасенко Николай Николаевич. – Брянск, 2021. – 390 с.

405. Панкова, Н. Л. Структура и динамика растительного покрова водоемов Лкского заповедника / Н. Л. Панкова // Тр. Окского гос. природного биосферного заповедника. – Рязань : НП «Голос губернии», 2014. – Вып. 31. – 166 с.

406. Папченков, В. Г. К методике изучения продуктивности водной растительности в средних и малых реках / В. Г. Папченков // Раст. ресурсы. – 1979. – Т. 15. – Вып. 3. – С. 454-459.

407. Папченков, В. Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности / В. Г. Папченков // Экология. – 1985а. – № 6. – С. 8-13.

408. Папченков, В. Г. Новые и редкие виды растений автономных республик Среднего Поволжья / В. Г. Папченков // Бот. журн. – 1985б. – Т. 70. – № 12. – С. 1696-1697.

409. Папченков, В. Г. К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов / В. Г. Папченков // Бот. журн. – 1985в. – Т. 70. – № 2. – С. 208-214.

410. Папченков, В. Г. Водная растительность Горьковского водохранилища в зоне влияния Костромской ГРЭС / В. Г. Папченков // Биология внутр. вод. Информ. бюл. – 1996. – № 100. – С. 15-18.

411. Папченков, В. Г. Продукционные исследования в работах гидроботаников / В. Г. Папченков // Гидроботаника 2000 : тез. докл. V Всерос. конф. по водным растениям. – Борок : Изд-во Ярославского гос. технического университета, 2000. – С. 198-199.

412. Папченков, В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья / В. Г. Папченков. – Ярославль : ЦМП МУБиНТ, 2001. – 213 с.

413. Папченков, В. Г. О классификации растений водоемов и водотоков / В. Г. Папченков // Гидроботаника 2003 : методология, методы : матер. шк. по гидроботанике. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003а. – С. 23-26.

414. Папченков, В. Г. Растения – вселенцы и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Волги / В. Г. Папченков // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ : матер. науч. конф. – М. : Изд-во Ботанического сада МГУ; Тула : Гриф и Кº, 2003б. – С. 79-81.

415. Папченков, В. Г. О соотношении надземной и подземной биомасс растений водоемов / В. Г. Папченков // Биология внутренних вод. – 2003в. – № 2. – С. 63-68.

416. Папченков, В. Г. Продукция макрофитов вод и методы ее изучения / В. Г. Папченков // Гидроботаника 2003 : методология, методы : матер. шк. по гидроботанике. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. – С. 137-145.

417. Папченков, В. Г. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины / В. Г. Папченков, А. В. Щербаков, А. Г. Лапиров // Гидроботаника 2003: методология, методы : матер. шк. по гидроботанике. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. – С. 27-38.

418. Папченков, В. Г. О закономерностях зарастания водотоков и водоемов и продукции водных растений / В. Г. Папченков // Гидроботаника 2005 : матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. – С. 143-152.

419. Папченков, В. Г. Гидроботаника России : в 6 ч. / В. Г. Папченков // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : матер. Всерос. конф. Ч. 5 : Геоботаника. – Петрозаводск : Кар. НЦ РАН, 2008а. – С. 246-249.

420. Папченков, В. Г. О распространении *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille (Poaceae) / В. Г. Папченков // Рос. журн. биол. инвазий. – 2008б. – № 1. – С. 36-41.

421. Папченков, В. Г. Мониторинговые исследования растений и грибов красной книги Ярославской области / В. Г. Папченков [и др.] // Бюл. по Красной книге Ярославской области. – Ярославль : ООО «Хитон», 2010. – С. 87-107.

422. Папченков, В. Г. Степень зарастания Рыбинского водохранилища и продуктивность его растительного покрова / В. Г. Папченков // Биология внутренних вод. – 2013. – № 1. – С. 24-31.

423. Папченков, В. Г. Флора водохранилищ Среднего Поволжья / В. Г. Папченков // Труды ИБВВ РАН. – 2015. – № 71 (74). – С. 13-22.

424. Перечень (список) объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Смоленской области (по состоянию на 1 марта 2012 г.) : Приказ от 29 мая 2012 года № 118 Об утверждении перечней (списков) объектов животного мира, занесенных в красную книгу смоленской области и исключенных из красной книги Смоленской области (по состоянию на 1 марта 2012 г.). – Режим доступа : https://docs.cntd.ru/document/543708129?ysclid=mmbpb0hscf296869143 (дата обращения : 04 марта 2025 г.)

425. Перлова, Р. Л. Анатомическое исследование некоторых видов *Sparganium* L. / Р. Л. Перлова // Журн. Русск. ботан. о-ва. – 1930. – Т. 15. – № 1–2. – С. 63-84.

426. Петрова, С. Е. Зонтичные (Umbelliferae) Средней России: биоморфологический анализ / С. Е. Петрова. – М. : МАКС Пресс, 2016. – 280 с.

427. Петухова, Д. Ю. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов : дис… канд. биол. наук : 03.00.05 / Петухова Дарья Юрьевна. – Киров, 2008. – 207 с.

428. Петухова, Л. В. Онтогенез и структура систем побегов манжетки пастушьей / Л. В. Петухова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – Т. 82. – Вып. 3. – С. 120-129.

429. Петушкова, Т. П. Флора некоторых озер Удомельского района Тверской области / Т. П. Петушкова, С. М. Дементьева, А. А. Нотов // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2009. – Вып. 14. – С. 167-173.

430. Печенюк, Е. В. Длительность удержания местообитаний высшими водными растениями / Е. В. Печенюк // Гидроботаника 2000 : тез. докл. V Всерос. конф. по водным растениям. – Борок : Изд-во Ярославского гос. технического университета, 2000. – С. 203-204.

431. Поддубный, С. А. Зарастание защищённых мелководий верхневолжских водохранилищ в связи с их морфометрией / С. А. Поддубный [и др.] // Биология внутренних вод. – 2017. – № 1. – С. 65-73.

432. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ : науч. монография / Е. В. Акшенцев [и др.] ; Отв. ред. О. Л. Воскресенская. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2006. – 325 с.

433. Попцов, А. В. Очерки по семеноведению / А. В. Попцов, В. И. Некрасов, И. А. Иванова. – М. : Наука, 1981. – 112 с.

434. Попченко, М. И. Методические проблемы использования жизненных форм растений Х. Раункиера при флористических исследованиях / М. И. Попченко // Биологические типы Христена Раункиера : матер. Всеросс. науч. конф. «Биологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». – Киров : Изд-во ВятГГУ, 2010. – С. 170-174.

435. Протасов, А. А. Концепция жизненных стратегий: к вопросу о значимости видов в сообществах / А. А. Протасов // Морський екологічний журнал. – 2009. – Т. VIII. – № 1. – С. 5-16.

436. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М. ; – Л. : Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 77-204.

437. Работнов, Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах / Т. А. Работнов // Полевая геоботаника / под ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. – М. ; – Л. : Изд-во АН СССР, 1960. – Т. 2. –С. 20-40.

438. Работнов, Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений / Т. А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80. – Вып. 2. – С. 5-17.

439. Работнов, Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» растений / Т. А. Работнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85. – Вып. 2. – С. 5-16.

440. Раков, Н. С. Антропохория адвентивных растений Среднего Поволжья / Н. С. Раков, С. А. Сенатор, С. В. Саксонов // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2011. – Т. 13. – № 5(2). – С. 203-208.

441. Раменский, Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии / Л. Г. Раменский // Сов. ботаника. – 1935. – № 4. – С. 25-40.

442. Раменский, Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л. Г. Раменский [и др.]. – М. : Сельхозгиз, 1956. – 472 с.

443. Раменский, Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л. Г. Раменский. – Л. : Наука, 1971. – 333 с.

444. Распопов, И. М. Сравнительный анализ водной флоры России и Мира / И. М. Распопов, В. Г. Папченков, В. В. Соловьева // Известия Самарского научного центра РАН. – 2011. – Т. 13. – № 1. – С. 16-27.

445. Раченкова, Е. Г. Флора и растительность водных и прибрежно-водных экосистем Урало-Илекского междуречья : автореф. дис... канд, биол. наук / Е. Г. Раченкова. – Оренбург : Оренбург. гос. пед. ун-т, 2002. – 17 с.

446. Решетникова, Н. М. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2010 г. / Н. М. Решетникова, А. В. Крылов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2013. – Т. 118. – Вып. 3. – С. 67-69.

447. Решетникова, Н. М. Динамика флоры средней полосы Европейской части России за последние 100 лет на примере Калужской области : дис… докт. биол. наук : 03.02.01 / Решетникова Наталья Михайловна. – Москва, 2016. – 599 с.

448. Родионов, А. В. Генетические последствия межвидовой гибридизации, ее роль в видообразовании и фенотипическом разнообразии растений / А. В. Родионов [и др.] // Генетика. – 2019. – Т. 55. – № 3. – С. 255-272.

449. Ротерт, В. А. *Sparganium* L. / В. А. Ротерт // Флора Азиатской России : в 15 т. – СПб. : Изд. Ю. Н. Эрлих, 1913. – Т. 1. – С. 17-37.

450. Савиных, Н. П. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica officinalis* L. / Н. П. Савиных // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т.83. – Вып. 4. – С. 123-133.

451. Савиных, Н. П. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* / Н. П. Савиных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т. 84. – № 3. – С. 92-105.

452. Савиных, Н. П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) / Н. П. Савиных // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1981. – Т. 86. – № 5. – С. 89-98.

453. Савиных, Н. П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (*Scrophulariaceae*) и происхождение полурозеточных трав / Н. П. Савиных // Бот. журн. – 1999. – Т. 84. – № 6. – С. 20-31.

454. Савиных, Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств : дис... докт. биол. наук : 03.00.05 / Савиных Наталья Павловна. – Москва, 2000. – 468 с.

455. Савиных, Н. П. Модули у растений / Н. П. Савиных // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. – СПб. : Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова, 2002. – С. 95-96.

456. Савиных, Н. П. О жизненных формах водных растений / Н. П. Савиных // Гидроботаника: методология, методы: матер. шк. по гидроботанике. – Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003а. – С. 39-48.

457. Савиных, Н. П. О соотношении понятий «архитектурная модель» и «модель побегообразования» у трав / Н. П. Савиных // Ботанические исследования в азиатской России : Матер. XI съезда Русского Ботанического общества. – Барнаул : Алтайский гос. ун-т, 2003б. – Т. 2. – С. 99-100.

458. Савиных, Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм / Н. П. Савиных. – Киров : ВятГУ, 2006. – 324 с.

459. Савиных, Н. П. Цветорасположение у водных и прибрежно-водных растений / Н. П. Савиных, Е. В. Лелекова // Гидроботаника 2005 : матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам. – Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2006. – С. 97-105.

460. Савиных, Н. П. Модульная организация растений / Н. П. Савиных // Онтогенетический атлас растений / под ред. Л. А. Жуковой. – Йошкар-Ола : МарГУ, 2007. – Т. 5. – С. 15-34.

461. Савиных, Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения / Н. П. Савиных // Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. – Киров : ООО «Лобань», 2008. – С. 47-69.

462. Савиных, Н. П. Модуль у растений как структура и категория / Н. П. Савиных, Т. А. Мальцева // Вестник ТвГУ, серия «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С. 227-233.

463. Савиных, Н. П. Биоморфология и система жизненных форм водных и прибрежно-водных растений / Н. П. Савиных // Тр. VIII Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). – М. : МПГУ, 2009. – Т. 2. – С. 173-182.

464. Савиных, Н. П. О жизненных формах растений водоемов и водотоков / Н. П. Савиных // Матер. I(VII) Междунар. конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2010». – Ярославль : Принт Хаус, 2010а. – С. 31-38.

465. Савиных, Н. П. О подходах к классификации водных растений / Н. П. Савиных // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника : матер. Всерос. науч. конф. к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера. – Киров : ВятГГУ, 2010б. – С. 179-185.

466. Савиных Н. П. Фундаментальная биоморфология для прикладных исследований / Н. П. Савиных // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях : матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием (к 50-летию

Кировского отделения Русского ботанического общества). – Киров : Радуга-ПРЕСС, 2014а. – С. 194-208.

467. Савиных Н. П. Дезинтеграция как модус морфологической эволюции растений / Н. П. Савиных // Modern Phytomorphol. – 2014б. – № 5. – С. 101-105.

468. Савиных, Н. П. Развитие научных направлений И.Г. Серебрякова в настоящее время / Н. П. Савиных // Тр. IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100 летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) : в 2 т. / под общ. ред. В. П. Викторова. – М. : МПГУ, 2014в. – Т. 1. – С. 17-25.

469. Савиных, Н. П. Биоморфологические адаптации гелофитов / Н. П. Савиных, С. В. Шабалкина, Е. В. Лелекова // Сиб. экол. журн. – 2015. – Т. 22. – № 5. – С. 671-681.

470. Савиных, Н. П. Биоморфология: современное состояние и перспективы / Н. П. Савиных, В. А. Черемушкина // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22. – № 5. – С. 659-670.

471. Савиных, Н. П. Эволюция жизненных форм цветковых растений в формировании биологического разнообразия / Н. П. Савиных // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия : тез. конф. – М. : ИТО Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН, 2017. – С. 55-56.

472. Савиных, Н. П. Побегообразование травянистых растений в местообитаниях с переменным обводнением с позиций модульной организации / Н. П. Савиных, С. В. Шабалкина // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования : матер. III Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию Астраханского гос. ун-та. – Астрахань : Сорокин Роман Васильевич, 2017. – С. 182-189.

473. Савиных, Н. П. Основные направления и концепции биоморфологии в России / Н. П. Савиных, В. А. Черемушкина // Бюл. Бот. Сада-института ДВО РАН. – 2018. – Вып. 19. – С. 45-51.

474. Савиных, Н. П. Эволюция жизненных форм цветковых растений в формировании биологического разнообразия / Н. П. Савиных // Известия РАН. Серия биол. – 2019. – № 1. – С. 72-80.

475. Савиных, Н. П. Структурная организация *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) на северной границе ареала / Н. П. Савиных [и др.] // Биология внутренних вод. – 2020. – № 3. – С. 253-259.

476. Савиных Н. П. Модель побегообразования как основа адаптаций цветковых растений / Н. П. Савиных, С. В. Шабалкина // Сибирский экологический журнал. – 2020. – Т. 27. – № 3. – С. 282-296.

477. Садчиков, А. П. Экология прибрежно-водной растительности / А. П. Садчиков, М. А. Кудряшов. – М. : Изд-во НИА-Природа, РЭФИА, 2004. – 220 с.

478. Свириденко, Б. Ф. Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей (видовой состав, экология, продуктивность) : автореф. дис… канд. биол. наук : 03.00.05 / Свириденко Борис Федорович. – Томск, 1987. – 17 с.

479. Свириденко, Б. Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана / Б. Ф. Свириденко // Бот. журн. – 1991. – Т. 76. – № 5. – С. 687-698.

480. Свириденко, Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана / Б. Ф. Свириденко. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2000. – 196 с.

481. Свириденко, Б. Ф. Оценка экологического состояния некоторых водоемов Тарского района Омской области на основе изучения флоры, ценотического состава и пространственной организации их растительного покрова / Б. Ф. Свириденко, А. Н. Ефремов, И. Н. Шипицина // Омская биологическая школа. – 2006. – Вып. 3. – С. 15-26.

482. Свириденко, Б. Ф. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины / Б. Ф. Свириденко, Ю. С. Мамонтов, Т. В. Свириденко. – Омск : Амфора, 2011. – 231 с.

483. Свириденко, Б. Ф. Использование гидромакрофитов в комплексной оценке экологического состояния водных объектов Западно-Сибирской равнины : монография / Б. Ф. Свириденко, Ю. С. Мамонтов, Т. В. Свириденко. – Сургут : ООО «Студия рекламы «Матрёшка», 2012. – 231 с.

484. Свириденко, Б. Ф. Экологические таблицы для целей фитоиндикации состояния водных объектов при инженерно-экологических изысканиях на территории Ханты-Мансийского Автономного Округа – Юры / Б. Ф. Свириденко, Т. В. Свириденко, Ю. С. Мамонтов // Северный регион: наука, образование, культура. – 2013. – № 1(27). – С. 40-70.

485. Свириденко, Б. Ф. Толерантность гидромакрофитов к активной реакции, минерализации и жёсткости воды в природных и техногенных водных объектах Западно-Сибирской Равнины / Б. Ф. Свириденко [и др.] // Вестник НВГУ. – 2016. – № 2. – С. 8-18.

486. Свириденко, Б. Ф. Ценотический состав и пространственная организация растительности водных объектов природного парка «Кондинские озера» (Ханты-Мансийский автономный округ – Югра, Тюменская область) / Б. Ф. Свириденко, Т. В. Свириденко // Вестник СурГУ. – 2016. – Вып. 3 (13). – С. 5-13.

487. Семакина, Е. В. Побеговая система и жизненная форма *Sparganium emersum* Rehm. / Е. В. Семакина, Н. П. Савиных // Двенадцатая молодёжная конференция Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии». – Сыктывкар : Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2005а. – С. 144-146.

488. Семакина, Е. В. Развитие монокарпического побега у *Sparganium emersum* Rehm. / Е. В. Семакина, Н. П. Савиных // Двенадцатая молодёжная конференция Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии». – Сыктывкар : Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2005б. – С. 146-147.

489. Семенченко, В. П. Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа / В. П. Семенченко [и др.]. – Минск : Белорус. наука, 2013. – 172 с.

490. Сенянинова-Корчагина, М. В. Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества (О целостности организма высших растений) / М. В. Сенянинова-Корчагина // Учен. зап. ЛГУ. Сер. геогр. наук. – 1967. – Вып. 19. – № 327. – С. 7-96.

491. Сергеев, М. Е. Жуки-листоеды (Coleoptera: Chrysomelidae, Megalopodidae, Orsodacnidae) юго-востока Украины / М. Е. Сергеев // Тр. Русского энтомологического общества. – 2018. – Т. 89. – 121 с.

492. Сергеева, Е. В. Новые данные по фауне долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Тюменской области. Сообщение 2 / Е. В. Сергеева, С. В. Дедюхин // Евразиатский энтомологический журнал. – 2019. – Т. 18. – № 3. – С. 188-195.

493. Серебряков, И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений: I. Запасающие органы, положение цветков на побеге и время зацветания видов / И. Г. Серебряков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1948. – Т. LIII. – Вып. 2. – С. 49-66.

494. Серебряков, И. Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений : II. Специализация цветоносных побегов, заложение цветков и время зацветания / И. Г. Серебряков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1949. – Т. LIV. – Вып. 1. – С. 47-62.

495. Серебряков, И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М. : Сов. наука, 1952. – 391 с.

496. Серебряков, И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений / И. Г. Серебряков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1955. – Т. 60. – Вып. 3. – С. 71-91.

497. Серебряков, И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования / И. Г. Серебряков // Вопросы биологии растений : ученые записки Московского городского пед. инс-та им. В. П. Потемкина. – 1959. – Т. С. – Вып. 5. – С. 3-37.

498. Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений и их изучение / И. Г. Серебряков. – М. : Высшая школа, 1962. – 378 с.

499. Серебряков, И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И. Г. Серебряков // Полевая геоботаника. – М. ; – Л. : Наука, 1964. – Т. 3. – С. 146-205.

500. Серебряков, И. Г. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников / И. Г. Серебряков, Т. И. Серебрякова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1965. – Т. 70. – Вып. 2. – С. 67-81.

501. Серебряков, И. Г. Соотношение внешних и внутренних факторов в годичном ритме развития растений / И. Г. Серебряков // Бот. журн. – 1966. – Т. 51. – № 7. – С. 923-938.

502. Серебрякова, Т. И. Побегообразование и жизненные формы некоторых овсяниц (*Festuca* L.) в связи с их эволюцией / Т. И. Серебрякова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М. : «Наука», 1968. – С. 7-51.

503. Серебрякова, Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т. И. Серебрякова. – М. : Наука, 1971а. – 360 с.

504. Серебрякова, Т. И. Типы большого жизненного цикла и структура надземных побегов у цветковых растений / Т. И. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1971б. – Т. LXXVI. – № 1. – С. 105-119.

505. Серебрякова, Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе / Т. И. Серебрякова // Итоги науки и техники. Сер. ботаника. – 1972. – Т. 1. – С. 84-169.

506. Серебрякова, Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых растений и модусах преобразования / Т. И. Серебрякова // Бюллетень МОИП. Отдел биол. – 1977. – Т. 82. – № 5. – С. 112-125.

507. Серебрякова, Т. И. Архитектурная модель и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных / Т. И. Серебрякова, Л. В. Петухова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83. – Вып. 6. – С. 51-65.

508. Серебрякова, Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав / Т. И. Серебрякова // Жизненные формы, структура, спектры, эволюция. – М. : Наука, 1981. – С. 161-179.

509. Серебрякова, Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений / Т. И. Серебрякова // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 44. – № 5. – С. 579-593.

510. Серебрякова, Т. И. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (*Rosaceae*) / Т. И. Серебрякова, Н. Р. Павлова // Бот. журн. – 1986. – Т. 71. – № 2. – С. 154-167.

511. Серёгин, А. П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас / А. П. Серёгин [и др.]. – Тула : Гриф и К, 2012.– 620 с.

512. Сидорский, А. Г. Изменение направленности половой дифференциации стрелолистаа обыкновенного, ежеголовников прямого и всплывшего от верховья до устья реки Сережи / А. Г. Сидорский, С. В. Деев // Экология. – 1981. – № 6. – С. 88-90.

513. Сидорский, А. Г. Половая структура соцветий стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia* L.) как биоиндикатор экологических условий существования водных организмов / А. Г. Сидорский [и др.] // Экология. – 1984. – № 3. – С. 67-70.

514. Сидорский, А. Г. Эволюция половой организации цветковых растений / А. Г. Сидорский. – Н. Новгород : Волго-Вятское кн. изд-во, 1991. – 210 с.

515. Сидорский, А. Г. Адаптационные возможности процесса половой дифференциации *Sagittaria sagittifolia* (Alismataceae) / А. Г. Сидорский // Бот. журн. – 1992. – Т. 77. – № 3. – С. 60-72.

516. Сидорский, А. Г. Стрелолист обыкновенный – возможный кандидат на роль биоиндикатора и средство мониторинга за экологическим состоянием водной среды / А. Г. Сидорский // Водная растительность внутренних водоемов и качество их вод. – Петрозаводск : Кар. НЦ РАН, 1993. – С. 57-58.

517. Сидорский, А. Г. Адаптационные возможности варьирования половойй структуры соцветий *Sagittaria sagittifolia* L. (Alismataceae) / А. Г. Сидорский // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям (тезисы докладов). – Борок : Типография ЯГТУ, 1995. – С. 75-77.

518. Синельникова, В. Н. Мио-плиоцен Западной Камчатки (эрмановская свита и палеонтологическое обоснование ее возраста) / В. Н. Синельникова [и др.]. – М. : Наука, 1976. – 276 с.

519. Синюшин, А. А. К унификации описательной терминологии в селекции бобовых. Соцветие / А. А. Синюшин // Тр. по прикл. бот., ген. и селек. – 2018. – Т. 179. – Вып. 1. – С. 89-102.

520. Скрипчинский, В. В. Приспособительные реакции, регулирующие процессы роста и развития растений в свете общих закономерностей онтогенеза / В. В. Скрипчинский // Итоги и перспективы исследований развития растений : сб. работ по материалам II Делегатского съезда Всесоюз. ботан. о-ва / отв. ред. С. Д. Львов, И. Н. Коновалов. – М. ; – Л. : Изд-во АН СССР, 1959. – С. 66-81.

521. Славгородский, А. В. *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf (Poaceae) в Тамбове / А. В. Славгородский // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. – 2008. – Т.113. – Вып. 3. – С. 76.

522. Смелов, С. П. Вегетативное возобновление луговых злаков / С. П. Смелов // Бот. журн. – 1973. – Т. 22. – № 3. – С. 296-325.

523. Смиренский, А. А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах / А. А. Смиренский ; под ред. Н. Я. Кац. – М. : Заготиздат, 1950. – Вып. 1. – 136 с.

524. Смиренский, А. А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах / А. А. Смиренский ; под ред. Н. Я. Кац. – М. : Заготиздат, 1952. – Вып. 2. – 135 с.

525. Смирнов, П. А. О *Hierochloa odorata* авторов среднерусской флоры / П. А. Смирнов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1958. – Т. LXIII. – № 5. – С. 77-82.

526. Смирнова, О. В. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Н. А. Торопова // Ценопопуляции растений. – М. : Наука, 1976. – С. 14-44.

527. Смирнова, О. В. Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры их популяций / О. В. Смирнова, М. М. Палёнова, А. С. Комаров // Онтогенез. – 2002. – Т. 33. – № 1. – С. 5-15.

528. Смирнова-Гараева, Н. В. Водная растительность низовий р. Днестра. Проблемы современной ботаники / Н. В. Смирнова-Гараева, – М. , – Л. : Наука, 1965. – Т. 1. – С. 311-314.

529. Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. – Киров : ООО «Лобань», 2008. – 355 с.

530. Соловьева, В. В. Современное представление об экотонах или теория экотонов / В. В. Соловьева, Г. С. Розенберг // Успехи современной экологии. – 2006. – Т. 126. – № 6. – С. 531-549.

531. Соловьева, В. В. Динамика флоры и растительности экотонов речных водохранилищ / В. В. Соловьева // Вестник СамГУ – Естественнонаучная серия. – 2008а. – №2 (61). – С. 324-338.

532. Соловьева, В. В. Использование макрофитов в комплексной оценке экологического состояния реки Чапаевки / В. В. Соловьева // Методология и методика научных исследований в области естествознания. – Самара : Изд-во ПГСГА, 2008б. – С. 349-352.

533. Соловьева, В. В. Динамика флоры и растительности экотонов речных водохранилищ / В. В. Соловьева, С. В. Саксонов // Изв. Самарск. научн. центра РАН. – 2008. – Т. 10. – № 2. – С. 567-577.

534. Соловьева, В. В. Адвентивная флора естественных и искусственных водоемов Самарской области / В. В. Соловьева // Известия Самар. науч. центра РАН. – 2009. – Т. 11. – № 1(4). – С. 611-616.

535. Соловьева, В. В. Водная флора России и Мира в сравнительном аспекте / В. В. Соловьева, В. Г. Папченков, И. М. Распопов // Гидроботаника 2010 : матер. I (VII) Междунар. конф. по водным макрофитам. – Борок : ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН, 2010. – С. 43-47.

536. Соловьева, В. В. Гидроботаника: учебное пособие / В. В. Соловьева, А. Г. Лапиров. – Самара : ПГСГА, 2013. – 354 с.

537. Соловьева, В. В. Фитопродукция и фиторесурсная значимость водохранилищ Среднего Поволжья / В. В. Соловьёва // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2016. – Т. X. – № 3. – С. 82-96.

538. Соловьева, В.В. Гидроботаника 2-е изд. испр. и доп. Учебник и практикум для академического бакалавриата / В. В. Соловьева, А. Г. Лапиров. – М. : Изд-во Юрайт, 2019. – 461 с.

539. Сорокин, А. Н. Динамика флористического состава сообществ с доминированием *Carex acuta* в северной части Волго-Ахтубинской поймы / А. Н. Сорокин [и др.] // Экология. – 2012. – Вып. 3. – С. 177-181.

540. Список редких и находящихся под угрозой исчезновения на территории Республики Беларусь видов диких животных, включаемых в Красную книгу Республики Беларусь : Постановление Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Беларусь от 14 марта 2025 г. № 10 О редких и находящихся под угрозой исчезновения видах диких животных и дикорастущих растений, включаемых в Красную книгу Республики Беларусь. – Режим доступа : https://gosinspekciya.gov.by/actual/rybolovstvo-i-rybolovnoe-khozyaystvo/339/?ysclid=mmbn51mwoo87224599 (дата обращения : 04 марта 2025 г.)

541. Старовойтова, М. Ю. Структурно-сравнительный анализ высшей водной флоры водоемов басейна реки Сула / М. Ю. Старовойтова // Биология внутренних вод : матер. XV шк.-конф. молодых учёных. – Кострома : ООО «Костромской печатный дом», 2013. – С. 361-370.

542. Старостенкова, М. М. Учебно-полевая практика по ботанике : учеб. пособие для вузов / М. М. Старостенкова [и др.]. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2012. – 240 с.

543. Стрелков, В. А. Проблемы изучения орнитофауны дельты Волги в системе консортивных связей с представителями рода *Phragmites* / В. А. Стрелков, С. Р. Кособокова // Современная наука: перспективы, достижения и инновации : матер. междунар. науч.-практ. конф. – Астрахань : Изд-во ФГБОУ ВПО «Астраханский государственный университет», 2019. – С. 4-10.

544. Судницына, Д. Н. Флора Псковско-Чудского озера / Д. Н. Судницына, М. М. Мельник, Х. Мяеметс // Вестник Псковского государственного педагогического университета. Серия: естественные и физико-математические науки. – 2008. – № 6. – С. 23-37.

545. Тараканов, К. А. Экологические этапы развития и типы приспособления некоторых видов растений / К. А. Тараканов // Растения и среда / под ред. В. Н. Сукачева. – М. ; – Л. : Изд-во АН СССР, 1950. – С. 48-75.

546. Тахтаджян, А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М. : Изд-во МОИП, 1948. – 301 с.

547. Тахтаджян, А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений / А. Л. Тахтаджян ; отв. ред. Д. В. Лебедев. – Л. : Изд-во Ленинградского ун-та, 1954. – 214 с.

548. Тахтаджян, А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М. ; – Л. : Наука, 1964. – 236 с.

549. Тахтаджян, А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1970. – 146 с.

550. Тахтаджян, А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.

551. Терёхин, Э. С. Семя и семенное размножение / Э. С. Терёхин. – СПб. : «Мир и семья-95», 1996. – 376 с.

552. Тетерюк, Б. Ю. Флора и растительность древних озёр европейского Северо–Востока России / Б. Ю. Тетерюк. – СПб. : Наука, 2012. – 237 с.

553. Тетерюк, Б. Ю. Флора озёр Харбейской системы (восток большеземельской тундры) / Б. Ю. Тетерюк // Journal of Siberian Federal University. Biology 3. – 2014. – № 7. – С. 291-302.

554. Тетерюк, Б. Ю. *Phragmites altissimus* и *Lemna turionifera* – новые виды для флоры Европейского Северо-Востока России / Б. Ю. Тетерюк, А. А. Панюков, Е. В. Князева // Бот. журн. – 2022. – Т. 107. – № 1. – С. 95-99.

555. Титова, Г. Е. Репродуктивная стратегия лотосовых (Nelumbonaceae) / Г. Е. Титова, В. Е. Васильева // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции : в 3 т. / под ред. Т. Б. Батыгиной. – СПб. : Мир и семья, 2000. – Т. 3. – С. 479-500.

556. Тихонов, А. В. Банк семян водных и прибрежно-водных растений / А. В. Тихонов, А. Г. Лапиров // Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилищаю / Под ред. А. В. Крылова. – Ярославль : Филигрань, 2015. – С 124-137.

557. Тихонова, В. Л. Долговечность семян (справочник) / В. Л. Тихонова, В. П. Викторов ; отв. ред. Ю. К. Виноградова. – М. : МпГУ, 2005. – 139 с.

558. Троицкий, С. К. Опыт вселения лотоса в кубанские лиманы / С. К. Троицкий // Бот. журн. – 1955. – Т. XL. – № 5. – С. 722-727.

559. Трусов, Б. А. К биологии *Butomus umbellatus* L. 1. Прорастание семян / Б. А. Трусов // Биология внутренних вод: Информ. бюл. – 1990. – № 89. – С. 26-29.

560. Туганаев, В. В. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья / В. В. Туганаев, А. Н. Пузырев. – Свердловск : Изд-во Урал. ун-та, 1988. – 128 с.

561. Уланова, С. С. Еоэкологические особенности структурно-функциональной организации экотонных систем «вода-суша» побережий Чографского водохранилища по результатам мониторинга с 2012 по 2019 гг. / С. С. Уланова // Вестник Института комплексных исследований аридных территорий. Биологические науки. – 2020. – № 1 (40). – С. 20-31.

562. Ульрих, Д. В. Возможность использования гелофитов *Acorus calamus*, *Typha angustifolia* и *Comarum palustre* в технологиях очистки сточных вод фиторемедиационными сооружениями / Д. В. Ульрих, М. Н. Брюхов, С. С. Тимофеева // Академический журнал Западной Сибири. – 2014. – Т. 10. – № 2 (51). – С. 29-30.

563. Упур, Х. Секреты китайской медицины. Лечение травами и минералами / Х. Упур, В. Г. Начатой. – СПб. : Быстрина, 1992. – 206 с.

564. Уранов, А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе / А. А. Уранов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1960. – Т. 65. – Вып. 3. – С. 77-92.

565. Уранов, А. А. Фитогенное поле / А. А. Уранов // Проблемы современной ботаники. – М. ; – Л. : Изд-во «Наука», 1965. – Т. 2. – С. 251-254.

566. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитопопуляций как волновая функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-35.

567. Уранов, А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций / А. А. Уранов // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М. : Наука, 1967. – С. 3-8.

568. Федоров, А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / А. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. – М. ; – Л. : Изд-во АН СССР, 1962. – 349 с.

569. Федоров, Ал. А. «Круговины» (особенности роста некоторых растений) / Ал. А. Федоров // Бот. журн. – 1966. – Т. 51. – № 11. – С. 1620-1623.

570. Федорова, Т. А. Морфология соцветий. Летняя учебно-производственная практика по ботанике : учеб.-метод. пособие / Т. А. Федорова. – М. : Изд-во МГУ, 2006. – 97 с.

571. Филиппов, Д. А. Структура и динамика экосистем пойменных болот бассейна Онежского озера (Вологодская область) : дис… канд. биол. наук : 03.00.16 / Филиппов Дмитрий Андреевич. – Вологда, 2008. – 219 с.

572. Филиппов, Д. А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) / Д. А. Филиппов // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2015. – Т. IX. – № 4. – С. 86-117.

573. Филоненко, А. В. Сравнительная морфология плодов некоторых видов *Sparganium* L. (Sparganiaceae) в связи с систематикой и филогенией рода / А. В. Филоненко, А. В. Гребенюк, А. Н. Ефремов // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : матер.

IV Междунар. науч. конф., посвящ. 125-летию Гербария им. П. Н. Крылова Том. Гос. ун-та и 160-летию со дня рождения П. Н. Крылова. – Томск : Изд-во Том. ун-та, 2010. – С. 48-50.

574. Флёровъ, А. Ф. Typhaceae, Sparganiaceae / А. Ф. Флёровъ // Материалы для флоры Кавказа. – Юрьев : Типографія К. Маттисена. 1911. – Вып. 38. – С. 2-9.

575. Фомин, С. А. Эхинодорусы в аквариуме (описание видов и сортов, выращивание в аквариуме) / С. А. Фомин. – Ярославль : Б. и., 2012. – 208 с.

576. Фомина, А. А. Аккумуляция тяжелых металлов высшими водными растениями, произрастающими на мелководьях Волгоградского водохранилища / А. А. Фомина, А. И. Кораблева // Экологические проблемы промышленных городов: сб. науч. трудов по материалам 7-й Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – Саратов : Саратовский государственный университет, 2015. – С. 210-213.

577. Халиуллина, Л. Ю. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища / Л. Ю. Халиуллина, В. А. Яковлев. – Казань : Изд-во Академии наук РТ, 2015. – 171 с.

578. Харламова, Э. И. Тростник обыкновенный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. / Э. И. Харламова // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков: методические разработки для студентов биологических специальностей / под ред. А. Г. Еленевского. – М. : Прометей, 1997. – С. 127-130.

579. Хейн, В. И. О продукции семян некоторых луговых растений в Эстонской ССР / В. И. Хейн // Вопросы биологии семенного размножения. Ученые записки. – 1965. – Т. XX. – Вып. 6. – С. 68-80.

580. Ходачек, Е. А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра / Е. А. Ходачек // Бот. журн. – 1970. – Т. 55. – № 7. – С. 995-1010.

581. Хорун, Л. В. Флористический состав и натурализация адвентивных видов флоры Рязанской области / Л. В. Хорун, М. В. Казакова // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. – 2013. – № 2. – С. 43-47.

582. Хохряков, А. П. О некоторых закономерностях эволюции цветка / А. П. Хохряков // Труды МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т. LI. – С. 163-171.

583. Хохряков, А. П. Соматическая эволюция однодольных / А. П. Хохряков ; Отв. ред. В. Л. Контримавичус. – М. : Наука, 1975. – 196 с.

584. Хохряков, А. П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе / А. П. Хохряков // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. XXXIX. – № 3. – С. 357-372.

585. Хохряков, А. П. Категории жизненных форм у растений и их эволюция / А. П. Хохряков // Журн. Общ. биол. – 1981а. – Т. XLII. – № 2. – С. 169-180.

586. Хохряков, А. П. Эволюция биоморф растений // А. П. Хохряков ; Отв. ред. Е. Ю. Алексеев. – М. : Наука, 1981б. – 168 с.

587. Хохряков, А. П. Иерархия признаков жизненных форм растений / А. П. Хохряков // Актуальные вопросы ботаники СССР: тезисы докладов VIII делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. – Алма-Ата : «Наука», 1988. – С. 7.

588. Хохряков, А. П. Базальные и медиальные девиации в эволюции жизненных форм высших растений / А. П. Хохряков, М. Т. Мазуренко // Журн. общ. биол. – 1991. – Т. 52. – № 1. – С. 45-53.

589. Хроленко, Ю. А. Развитие *Nelumbo komarovii* Grossh. (Nelumbonaceae) из семян в культуре / Ю. А. Хроленко [и др.] // Биология внутренних вод. – 2019. – № 2. – Вып. 2. – С. 20-27.

590. Царенко, О. М. Їжача голівика (*Sparganium* L.) у флорі України / О. М. Царенко [и др.] // Науковий часопис Національного педагогічного університету імені М. П. Драгоманова : збірник наукових праць. Серія 20. Біологія. – Киев : Вид-во НПУ ім. М. П. Драгоманова, 2011. – Вип. 3. – С. 49-55.

591. Царенко, О. М. Їжаголовнікі – компонент флори водно-болотних угідь Українського полісся / О. М. Царенко // Екологія водно-болотних угідь і торфовищ (збірник наукових статей). – Київ : ТОВ «НВП Інтерсервіс», 2014. – С. 270-273.

592. Цвелёв, Н. Н. Семейство Butomaceae / Н. Н. Цвелёв // Жизнь растений : в 6 т. / гл. ред. А. Л. Тахтаджян. – М. : Просвещение, 1982. – Т.6. – С. 9-10.

593. Цвелёв, Н. Н. Записки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР / Н. Н. Цвелёв // Нов. сист. высш. раст. – 1984. – Т. 21. – С. 232-242.

594. Цвелёв, Н. Н. Рогозовые – Typhaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Н. Н. Цвелёв ; под ред. С. С. Харкевича. – СПб. : Наука, 1996. – Т. 8. – С. 346-357.

595. Цвелёв, Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) / Н. Н. Цвелёв. – СПб. : Изд-во С.-Петерб. гос. хим.-фармацевт. акад., 2000. – 780 с.

596. Цвелёв, Н. Н. Fam. 176. Sparganiaceae F. Rudolphi / Н. Н. Цвелёв // Конспект флоры Кавказа : в 3 т. / отв. ред. А. Л. Тахтаджян. – СПб. : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2006. – Т. 2. – С. 245-246.

597. Цвелёв, Н. Н. О родах тростник (*Phragmites* Adams.) и змеёвка (*Cleistogenes* Keng) семейства злаков (Poaceae) в России / Н. Н. Цвелёв // Нов. сист. высш. раст. – 2012. – Т. 43. – С. 30-44.

598. Цвелёв, Н. Н. Злаки России / Н. Н. Цвелёв, Н. С. Пробатова. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2019. – 646 с.

599. Цветкова, М. В. Краткая характеристика района и объектов исследования. Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища / М. В. Цветкова [и др.] ; под ред. А. В. Крылова. – Ярославль : Филигрань. 2015. – С. 24-35.

600. Цингеръ В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России / В. Я. Цингеръ. – М. : Университетская типография, 1885. – 520 с.

601. Цыплаков, А. Мини-словарь англоязычных эконометрических терминов. Часть 2 / А. Цыплаков // Квантиль. – 2008. – № 5. – С. 41-48.

602. Чайлахян, М. Х. Фотопериодизм растений / М. Х. Чайлахян. – М. : Знание, 1956. – 40 с.

603. Чемерис, Е. В. Продуктивность рдестов (*Potamogeton, Stuckenia,* Potamogetonaceae) в реках севера европейской России/ Е. В. Чемерис, А. А. Бобров // Водные ресурсы. – 2020. – Т. 47. – № 1. – С. 114-120.

604. Черепанов, С. К. Сосудистые растения СССР / С. К. Черепанов ; Под ред. Ан. А. Федорова. – Л. : Изд-во «Наука», Ленингр. отд-ние, 1981. – 509 с.

605. Чернова, А. М. Сравнительный анализ репродуктивной сферы *Nyphar lutea* (L.) Smith в изменяющихся условиях среды / А. М. Чернова // Вестник Тверского гос. унив. Сер. Биол. и экол. – 2013. – Т. 31. – № 23. – С. 123-132.

606. Чиков, И. В. Результаты первичной интродукции *Monochoria korsakowii* Regel et Maack (Pontederiaceae Kunth.) в правобережной лесостепи Украины / И. В. Чиков // Бюл. Брянского отделения РБО. – 2016. – № 1. – Вып. 7. – С. 46-53.

607. Чорна, Г. А. Поширення діаспор гідрофітів і гелофітів у зв'язку з проблемами синантропізації / Г. А. Чорна // Промышленная ботаника. – 2006. – Вып. 6. – С. 60-65.

608. Чугунова-Сахарова, Н. Л. Некоторые результаты исследования лотоса (*Nelumbo nucifera*) вКаспийско-Волжском районе / Н. Л. Чугунова-Сахарова // Рус. гидробиолог. журнал. – 1924. – Т. 3. – № 8–10. – С. 173-199.

609. Шабалкина, С. В. Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae) / С. В. Шабалкина, Н. П. Савиных // Растительные ресурсы. – 2012. – Т. 48. – Вып. 3. – С. 315-325.

610. Шабалкина, С. В. Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli (сем. Cruciferae Juss.) : дисс… канд. биол. наук : 03.02.01 / Шабалкина Светлана Вениаминовна. – Сыктывкар, 2013. – 220 с.

611. Шабалкина, С. В. Еще об одном пути вторичного освоения водоёмов цветковыми растениями / С. В. Шабалкина, Н. П. Савиных // Биоморфология растений: традиции и современность: материалы международ. науч. конф. / под ред. С. В. Шабалкина [и др.]. – Киров : Вятский государственный университет, 2022. – С. 276-282.

612. Шабанова, Г. А. Дикорастущие хозяйственно-ценные растения заповедника «Ягорлык» / Г. А. Шабанова, Т. Д. Изверская, В. С. Гендов. – Кишинёв : Eco-TIRAS, 2012. – 264 с.

613. Шарендо, А. В. Динамика макрофитной растительности озера Вымино (1968-2003 гг.) / А. В. Шарендо // Гидроботаника 2010 : матер. I(VII) Междунар. конф. по водным макрофитам. – Ярославль : Принт Хаус, 2010. – С. 369-371.

614. Шафранова, Л. М. О метамерности и метамерах у растений / Л. М. Шафранова // Журн. общ. биол. – 1980. – Т. 61. – № 3. – С. 437-448.

615. Шафранова, Л. М. Ветвление растений: процесс и результат / Л. М. Шафранова // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М. : Наука, 1981. – С. 179-213.

616. Шенников, А. П. Экология растений / А. П. Шенников. – М. : Сов. наука, 1950. – 375 с.

617. Шехов, А. Г. Лотос в дельте реки Кубани / А. Г. Шехов // Бот. журн. – 1962. – № 6. – С. 867-871.

618. Шимко, И. И. Современное состояние одной из популяций ежеголовника скученного – *Sparganium glomeratum* (Laest.) Beurl. (Sparganiaceae) в Беларуси / И. И. Шимко // Экологическая культура и охрана окружающей среды III Дорофеевские чтения : матер. Междунар. науч.-практ. конф. – Витебск : ВГУ имени П. М. Машерова, 2020. – С. 227-229.

619. Шимко, И. И. Дополнения к списку видов высших сосудистых растений флоры Белорусского Поозерья / И. И. Шимко, М. А. Джус // Биологическое разнообразие Белорусского Поозерья : монография / под ред. Л. М. Мержвинского. – Витебск : УО «ВГУ им. П. М. Машерова», 2011. – С. 141-161.

620. Шулаев, Н. С. Изучение воздействия нефтяного загрязнения почв на развитие высших растений на примере рогоза широколистного / Н. С. Шулаев [и др.] // Успехи современного естествознания. – 2016. – № 2. – С. 193-197.

621. Щербаков, А. В. Флора водоемов Московской области : дис ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Щербаков Андрей Викторович. – М., 1991. – 481 с.

622. Щербаков, А. В. Что такое «водное ядро флоры» и зачем нужен этот термин / А. В. Щербаков // Матер. VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2005». – Рыбинск : ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. – С. 25-26.

623. Щербаков, А. В. Сосудистые водные и прибрежно-водные растения в Красных Книгах Центрального федерального округа. / А. В. Щербаков // Раритеты флоры Волжского бассейна: доклады участников II Всерос. науч. конф. / под ред. С. В. Саксонова, С. А. Сенатора. – Тольятти : «Кассандра», 2012. – С. 284-288.

624. Щербаков, А. В. Водные адвентивные растения московского региона / А. В. Щербаков, С. Р. Майоров // Вестник Удмуртского университета. Серия биология. Науки о земле. – 2013. – Вып. 2. – С. 57-61.

625. Щербакова, О. Ф. Структурно-функциональная организация многолетних цветоносных побегов монокарпика *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch / О. Ф. Щербакова, М. С. Калистая // Промышленная ботаника. – 2013. – Т. 13. – С. 102-108.

626. Экзерцев, В. А. Растительность Иваньковского водохранилища / В. А. Экзерцев // Тр. Института биологии внутренних вод. – 1971. – Вып. 21(24). – С. 75-95.

627. Экзерцев, В. А. Флора Иваньковского водохранилища / В. А. Экзерцев // Растительность волжских водохранилищ / Б. К. Штегман. – М. ; – Л. : Наука, 1966. – С. 104-142.

628. Экзерцева, В. В. Большой манник / *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. / на Волжских водохнанилищах (биологические, экологические и фитоценотические исследования) : автореф. дисс… канд. биол. наук : 03.00.00 / Экзерцева Валентина Васильевна. – М., 1972. – 24 с.

629. Экзерцева, В. В. Манник большой (*Glyceria maxima* Hartm.) / В. В. Экзерцева // Биологическая флора Московской области. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1976а. – Вып. 3. – С. 90-104.

630. Экзерцева, В. В. Явление «живорождения» у манника большого *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. / В. В. Экзерцева // Биология внутренних вод. – 1976б. – № 32. – С. 17-20.

631. Юдин, М. М. Флористические находки в национальном парке «Припышминские боры» (Среднее Зауралье) / М. М. Юдин, А. С. Третьякова, М. С. Князев // Бот. журн. – 2005. – Т. 90. – № 5. – С. 759-763.

632. Юзепчук, С. В. Сем. XVI. Ежеголовниковые – Sparganiaceae Engl. / С. В. Юзепчук // Флора СССР. – Л. : Изд-во АН СССР, 1934. – Т. I. – С. 219-229.

633. Юсупова, О. В. Динамика семенной продуктивности эндемичного вида *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub (Ranunculaceae) в Южно-Уральском заповеднике / О. В. Юсупова, Л. М. Абрамова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2023. – Т. 128. – Вып. 2. – С. 29-44.

634. Якубенко, Б. Є. Ботаніка з основами гідроботаніки (водні рослини України) : підручник для студентів класичних та аграрних університетів / Якубенко, Б. Є. [и др.]. – Киев : Фітосоціоцентр, 2011. – 535 с.

635. Aario, L. Vegetation und postglaziale Geschichte Nurmijarvi-See / L. Aario // Ann. Bot. Soc. Zool. – Bot. Fenn., Vanamo. – 1933. – V. 3. – № 2. – 213 s.

636. Abrahamson, W. G. On the comparative allocation of biomass, energy and nutrients in plants / W. G. Abrahamson, H. Caswell // Ecology. – 1982. – V. 63. – № 4. – P. 982-991.

637. Ackerly, D. D. Size-dependent variation of gender in high density stands of the monoecious annual, *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) / D. D. Ackerly, M. Jasienski // Oecologia. – 1990. – V. 82. – № 4. – P. 474-477.

638. Adair, R. The biology of Australian weeds 60. *Sagittaria platyphylla* (Engelmann) J.G. Smith and *Sagittaria calycina* Engelmann / R. Adair [et al.] // Plant Prot. Q. – 2012. – V. 27. – № 2. – P. 47-54.

639. Adamec, L. Respiration of turions and winter apices in aquatic carnivorous plants / L. Adamec // Biologia. – 2008. – V. 63. – № 4. – P. 515-520.

640. Adamec, L. Ecophysiological characteristics of turions of aquatic plants: a review / L. Adamec // Aquat. Bot. – 2018. – V. 148. – P. 64-77.

641. Agami, M. Germination of *Najas marina* L. / M. Agami, Y. Waisel // Aquat. Bot. – 1984. – V. 19. – P. 37-44.

642. Albay, M. Effects of water quality and hydrologic drivers on periphyton colonization on *Sparganium erectum* in two Turkish lakes with different mixing regimes / M. Albay, R. Akçaalan // Environ Monit Assess. – 2008. – V. 146. – № 1–3. – P. 171-181.

643. Amacha, N. Assessment of the Efficiency of a Pilot Constructed Wetland on the Remediation of Water Quality; Case Study of Litani River, Lebanon / N. Amacha [et al.] // Environ Pollut Climate Change. – 2017. – V. 1. – № 2. – P. 119.

644. Amsberry, L. Clonal integration and the expansion of *Phragmites australis* / L. Amsberry // Ecol. Appl. – 2000. – V. 10. – № 4. – P. 1110-1118.

645. Anderson, L. C. Phytogeography and possible origins of *Butomus* in North America / L. C. Anderson, C. D. Zeis, S. F. Alam // Bull. Torrey Botanical Club. – 1974. – V. 101. – № 5.– P. 292-296.

646. Andersson, L. Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection / L. Andersson, P. Milberg // Seed Sci. Res. – 1998. – V. 8. – P. 29-38.

647. Byng, J. W. APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV / J. W. Byng [et al.] // Bot. J. Lin. Soc. – 2016. – V. 181. – № 1. – P. 1-20.

648. Arber, A. Water plants / A. Arber. – London : Cambridge at the University Press, 1920. – 436 p.

649. Arber, A. R. The Gramineae: a study of cereal, bamboo, and grass / A. R. Arber. – Cambridge : Cambridge University Press, 1934. – 506 p.

650. Arber, A. R. Water plants: a study of aquatic angiosperms / A. R. Arber. – Codicote, Herts : Wheldon and Wesley, 1972. – 436 p.

651. Armstrong, W. Aeration in higher plants / W. Armstrong // Adv. Bot. Res. – 1969. – V. 7. – P. 225-332.

652. Arthaud, F. Eutrophication and drought disturbance shape functional diversity and life-history traits of aquatic plants in shallow lakes / F. Arthaud [et al.] // Aquat. Sci. – 2012. – V. 74. – № 3. – P. 471-481.

653. Arthaud, F. Photosynthetic and morphological traits control aquatic plant distribution according to light stress / F. Arthaud [et al.] // Evol. Ecol. – 2021. – V. 35. – P. 739-760.

654. Asaeda, T. Effects of salinity and cutting on the development of *Phragmites australis* / T. Asaeda [et al.] // Wetl. Ecol. Manag. – 2003. – V. 11. – № 3. – P. 127-140.

655. Asaeda, T. Fine sediment retention as affected by annual shoot collapse: *Sparganium erectum* as an ecosystem engineer in a lowland stream / T. Asaeda, L. Rajapakse, M. Kanoh // River Res. Appl. – 2010. – V. 26. – P. 1153-1169.

656. Ascherson, P. Sparganiaceae / P. Ascherson, P. Graebner // Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. Erster band: Embryophyta zoidiogama. Embryophyta siphonogama (Gymnospermae. Angiospermae [Monocotyledones (Pandanales. Helobiae)]). – Leipzng : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1896-98. – 415 s.

657. Ascherson, P. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. Bd. 1. / P. Ascherson, P. Graebner. – Leipzng : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1897. – 415 s.

658. Ash, S. R. Upper Cretaceous and Paleocene floras of the Raton Basin, Colorado and New Mexico / S. R. Ash, W. D. Tidwell // New Mexico Geological Society 27th Annual Fall Field Conference Guidebook. – New Mexico : New Mexico Geological Society Publications, 1976. – P. 197-203.

659. Asplund, I. Embriological studies in the genus *Sparganium* / I. Asplund // Svensk Bot. Tidskr. – 1973. – V. 67. – P. 177-200.

660. Aston, H. I. Pontederiaceae / H. I. Aston // Flora of Australia. – Netley : Printed at Griffen Press Limited, 1987. – V. 45. – P. 46-55.

661. Athira, G. R. Seed germination and emergence ecology of *Monochoria vaginalis* (Burm. f.) Kunth / G. R. Athira [et al.] // J. Trop. Agric. – 2019. – V. 57. – № 2. – P. 186-190.

662. Ayaichia, F. Sitting ducks: diet of wintering wildfowl in Lake Tonga, northeast Algeria / F. Ayaichia [et al] // Wetl. Ecol. Management. – 2018. – V. 26. – № 71. – P. 231-243.

663. Babur, H. Grime's CSR Strategies of Aquatic Macrophytes in Different Lagoon Lakes in Northern Turkey / H. Babur, B. Surmen, H. G. Kutbay // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. – 2021. – V. 21. – № 5. – P. 211-224.

664. Backer, C. A. Pontederiaceae / C. A. Backer // Flora Malesiana / Eds. C. G. G. J. van Steenis [et al.]. – Jakarta : Kluwer Academic Publishers, 1951. – Ser. I. – V. 4. – № 3. – P. 69-98.

665. Bal, K. D. Consequences of different cutting regimes on regrowth and nutrient stoichiometry of *Sparganium erectum* L. and *Potamogeton natans* L. / D. Ball [et al.] // River Res Applic. – 2017. – V. 33. – № 1–3. – P. 1420-1427.

666. Ballesteros, E. Composition, distribution and biomass of benthic macrophyte communities from lake Baciver, a Spanish alpine lake in the central Pyrenees / E. Ballesteros, E. Gacia, L. Camarero // Annls Limnol. – 1989. – V. 25. – № 2. – P. 177-184.

667. Ballesteros, E. Short communication pseudovivipary, a new form of asexual reproduction in the seagrass *Posidonia oceanica* / E. Ballesteros [et al.] // Bot. Mar. – 2005. – V. 48. – P. 175-177.

668. Banerji, I. A contribution to the morphology and cytology of *Monochoria hastaefolia* Presl. / I. Banerji, S. Haldar // Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Section B. – 1942. – V. 16. – № 4. – P. 91-106.

669. Banerji, M. Replacement of inflorescence by turions in *Caldesia reniforme* Makino / M. Banerji // J. Bomb. Nat. Hist. Soc. – 1952. – V. 50. – № 3. – P. 685-687.

670. Barbosa, G. C. Germination and seedling development in *Pistia stratiotes* L. / G. C. Barbosa [et al.] // Int. J. Aquat. Biol. – 2019. – V. 7. – № 6. – P. 322-331.

671. Barrat-Segretain, M. H. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review / M. -H. Barrat-Segretain // Vegetatio. – 1996. – V. 123. – P. 13-37.

672. Barrat-Segretain, M. -H. Recolonization of cleared riverine macrophyte patches: importance of the border effect / M. -H. Barrat-Segretain, C. Amoros // J. Veget Sci. – 1996. – V. 7. – № 6. – P. 769-776.

673. Barrat-Segretain, M. -H. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats / M. -H. Barrat-Segretain, G. Bornette, A. Hering-Vilas-Bôas // Aquat. Bot. – 1998. – V. 60. – № 3. – P. 201-211.

674. Barrat-Segretain, M. -H. Regeneration and colonization of aquatic plant fragments in relation to the disturbance frequency of their habitats / M. -H. Barrat-Segretain, C. P. Henry, G. Bornette // Arch. Hydrobot. – 1999. – V. 145. – № 1. – P. 111-127.

675. Barrat-Segretain, M. -H. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality / M. -H. Barrat-Segretain, G. Bornette // Hydrobiologia. – 2000. – V. 421. – № 1. – P. 31-39.

676. Barrett, S. C. H. Evolutionary processes in aquatic plant populations / S. C. H. Barrett, C. G. Eckert, B. C. Husband // Aquat. Bot. – 1993. – V. 44. – P. 105-145.

677. Batzer, E. E. Clonal plant allocation to daughter ramets is a simple function of parent size across species and nutrient levels / E. E. Batzer [et al.] // Plant Ecol. – 2017. – V. 218. – P. 1299-1311.

678. Bauhin, C. *Sparganium* / C. Bauhin // Pinax Theatri botanici Caspari Bauhini sive Index in Theophrasti, Dioscoridis, Plinii et botanicorum qui a seculo scripserunt opera : plantarum circiter sex

millium ab ipsis exhibitarum nomina cum earundem synonymiis & differentiis methodicè secundùm earum & genera & species proponens : Opus XL. annorum mactenus non editum summoperè expetitum & ad auctores intelligendos plurimùm faciens. – Basileae Helvet. : sumptibus [et] typis Ludovici Regis, 1623. – S. 15.

679. Bazzaz, F. A. Allocation of resources in plants: state of the science and critical questions / F. A. Bazzaz // Plant resource allocation / Eds. F. A. Bazzaz, J. Grace. – San Diego : Academic, 1997. – P. 1-38.

680. Beal, E. O. *Sparganium* (Sparganiaceae) in the southeastern United States / E. O. Beal // Brittonia. – 1960. – V. 12. – № 3. – P. 176-181.

681. Bell, A. Plant form an illustrated guide to flowering plant morphology / A. Bell. – Oxford : Oxford University Press, 1991. – 341 p.

682. Belyakov, E. A. Long-term dynamics of flora of karst lakes: changes and current state / E. A. Belyakov, E. V. Garin // Biosyst. Divers. – 2018. – V. 26. – № 2. – P. 160-169.

683. Belyakov, E. A. Morphological and ecological cenotic features of the relict species *Sparganium gramineum* Georgi (Typhaceae) in waterbodies of European Russia / E. A. Belyakov, A. G. Lapirov // Inland Water Biol. – 2018. – V. 11. – № 4. – P. 417-424.

684. Belyakov, E. A. Ontogenesis of the genets and ramets of some European species of the genus *Sparganium* subgenus *Xanthosparganium* / E. A. Belyakov, A. G. Lapirov // Regul. Mech. Biosyst. – 2019. – V. 10. – № 1. – P. 136-146.

685. Belyakov, E. A. Hybridization and diversity of aquatic macrophyte *Sparganium* L. (Typhaceae) as revealed by high-throughput nrDNA sequencing / E. A. Belyakov [et al.] // Sci. Rep. – 2022. – V. 12. – № 1. – P. 21610.

686. Belyakov, E. A. Some aspects of the biology of *Sparganium* (Typhaceae) in the mouth areas of reservoir tributaries / E. A. Belyakov // Inland Water Biol. – 2023. – V. 16. – Suppl. 1. P. S45-S52.

687. Belyakov, E. A. First discovery of an intersubgeneric hybrid *Sparganium emersum* × *S. microcarpum* (Typhaceae) based on morphological and molecular data / E. A. Belyakov [et al.] // Aquat. Bot. – 2025. – V. 201. – P. 103919.

688. Bewleyl, J. D. Seed Germination and Dormancy / J. D. Bewleyl // The Plant Cell. – 1997. – V. 9. – № 7. – P. 1055-1066.

689. Bhargav, V. V. Evidence of hybrid breakdown among invasive hybrid cattails (*Typha* × *glauca*) / V. V. Bhargav, J. R. Freeland, M. E. Dorken // Heredity. – 2022. – V. 129. – P. 195-201.

690. Bianchi, M. B. Trimorphic incompatibility in *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) / M. B. Bianchi, J. Vesprini, S. C. H. Barrett // Sex Plant Reprod. – 2000. – V. 12. – № 4. – P. 203-208.

691. Biju, V. C. The complete chloroplast genome of trichopus zeylanicus, and phylogenetic analysis with dioscoreales / V. C. Biju [et al.] // Plant Genome. – 2019. – V. 12. – P. 190032.

692. Bobrov, A. A. High diversity of aquatic *Sparganium* (*Xanthosparganium*, Typhaceae) in North Eurasia is mostly explained by recurrent hybridization / A. A. Bobrov [et al.] // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2023. – V. 60. – P. 125746.

693. Boedeltje, G. Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific lifehistory traits of the species in the species pool / G. Boedeltje [et al.] // J. Ecol. – 2003. – V. 91. – № 5. – P. 855-866.

694. Bonnewell, V. Light, oxygen, and temperature requirements for *Typha latifolia* seed germination / V. Bonnewell, W. L. Koukkari, D. C. Pratt, // Can. J. Bot. – 1983. – V. 61. – № 5. – P. 1330-1336.

695. Bornette, G. A model of plant strategies in fluvial hydrosystems / G. Bornette [et al.] // Freshw. Biol. – 2008. – V. 53. – № 8. – P. 1692-1705.

696. Bremer, K. APG I. An ordinal classification for the families of flowering plants / K. Bremer // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1998. – V. 85. – № 4. – P. 531-553.

697. Bremer, K. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants / K. Bremer // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2000. – V. 97. – № 9. – P. 4707-4711.

698. Bremer, B. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for orders and families of flowering plants: APG II / B. Bremer [et al.] // Bot. J. Linn. Soc. – 2003. – V. 141. – P. 399-436.

699. Bremer, B. APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III / B. Bremer [et al.] // Bot. J. Lin. Soc. – 2009. – V. 161. – № 2. – P. 105-121.

700. Broadhurst, L. Examining clonal propagation of the aquatic weed *Sagittaria platyphylla* / L. Broadhurst, C. Chong // Rural Industries Research and Development Corporation: Canberra, Australia. – 2011. – V. 1. – P. 1-32.

701. Bröenmark, C. Effects of vertebrate predation on freshwater gastropods: an exclosure experiment / C. Bröenmark // Hydrobiologia. – 1988. – № 169. – P. 363-370.

702. Buchenau, F. Nachtage zu den im ersten und zweiten Bande dieser Abhandlungen veröffentlichten kritischen Zusammmenstellungen der bis jetzt beschriben Butomaceen, Alismataceen und Juncaginaceen / F. Buchenau // Abh. Naturw. Ver. Bremen : mit 5 tafeln. – Bremen : ed. C. Muller, 1871. – V. 2. – P. 481-503.

703. Buchenau, F. Ueber die Blüthenentwickelung von *Alisma* und *Butomus* / F. Buchenau // Flora. – 1857. – V. 40. – P. 241-254.

704. Caldwell, E. F. Plants as bio-monitors for Cs-137, Pu-238, Pu-239, 240 and K-40 at the Savannah River / E. F. Caldwell [et al.] // Journal Environmental Monitoring. – 2011. – V. 13. – № 5. – P. 1410-1421.

705. Campbell, D. H. Notes on the Structure of the Embryo-Sac in *Sparganium* and *Lysichiton* / D. H. Campbell // Botanical Gazette. – 1899. – V. 27. – № 3. – P. 153-166.

706. Campbell, S. Invasive Plants of Aquatic and Wetland Habitats for Michigan / S. Campbell [et al.]. – Michigan : Michigan State University Extension. Michigan Natural Features Inventory, 2010. – 91 p.

707. Caraglio, Y. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires / Y. Caraglio, D. Barthelemy // Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux / Eds. J. Bouchon, Ph. de Reffye, D. Barthelemy. – Paris : Editions INRA, 1997. – P. 11-88.

708. Cardwell, V. B. Seed Dormancy Mechanisms in Wild Rice (*Zizania aquatica*) / V. B. Cardwell, E. A. Oelke, W. A. Elliott // Agron. J. – 1978. – V. 70. – № 3. – P. 481-484.

709. Carthey, A. J. R. How seed traits predict floating times: a biophysical process model for hydrochorous seed transport behaviour in fluvial systems / A. J. R. Carthey [et al.] // Freshwat. Biol. – 2016. – V. 61. – № 1. – P. 19-31.

710. Casas-Gallego, M. Vegetation and climate in the eastern Iberian Peninsula during the pre-evaporitic Messinian (late Miocene). Palynological data from the Upper Turolian of Venta del Moro (Spain) / M. Casas-Gallego [et al.] // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2015. – V. 215. – P. 85-99.

711. Casper, S. J. Lycopodiaceae bis Orchidaceae / S. J. Casper, H. D. Krausch // Sußwasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Anthophyta. Teil 1. – Jena : VEB Gustav Fischer Verlag, 1980. – 403 s.

712. Čelakovský, L. J. Ueber die ramosen Sparganien Böhmens / L. J. Čelakovský // Österreichische botanische Zeitschrift. – 1896. – № 11. – S. 421-434.

713. Cellot, B. Flood drift and propagule bank of aquatic macrophytes in a riverine wetland / B. Cellot, F. Mouillot, C. P. Henry // Journal of Vegetation Science. – 1998. – V. 9. – № 5. – P. 631-640.

714. Chambert, S. Sorting of seeds by hydrochory / S. Chambert. – Göteborg : Department of Civil and Environmental Engineering. Division of Water Environment Technology, 2006. – 29 s.

715. Chambliss, C. E. The botany and history of *Zizania aquatica* L. («wild rice») / C. E. Chambliss // J. Wash. Acad. Sci. – 1940. – V. 30. – № 5. – P. 185-205.

716. Chappuis, E. Environmental factors explaining the distribution and diversity of vascular aquatic macrophytes in a highly heterogeneous Mediterranean region / E. Chappuis, E. Gacia, E. Ballesteros // Aquat. Bot. – 2014. – V. 113. – P. 72-82.

717. Charles, H. Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services / H. Charles, J. S. Dukes // Biological invasions. Ecological Studies / ed. W. Nentwig. – Berlin : Springer, 2007. – V. 193. – P. 217-237.

718. Chase, M. W. Multigene analyses of monocot relationships: a summary / M. W. Chase [et al.] // Aliso : A Journal of Systematic and Floristic Botany. – 2006. – V. 22. – P. 63-75.

719. Chen, P. H. Seasonal changes in the germination of buried seeds of *Monochoria vaginalis* / P. H. Chen, W. H. J. Kuo // Weed Research. – 1999. – V. 39. – № 2. – P. 107-115.

720. Chen, Y.-D. A study on Chinese *Sparganium* / Y.-D. Chen // Acta Phytotax. Sinica. – 1981. – V. 19. – P. 43-56.

721. Christy, J. A. Native freshwater wetland plant associations of Northwestern Oregon. Oregon Natural Heritage Information Center / J. A. Christy. – Corvallis : Oregon State University, 2004. – 246 p.

722. Christy, J. A. Wet Meadow Plant Associations, Malheur National Wildlife Refuge, Harney County, Oregon. / J. A. Christy // Institute for Natural Resources Publications. – 2013. – Paper 5. – 73 p.

723. Clevering, O. A. Germination and seedling emergence of *Scirpus lacustris* L. and *Scirpus maritimus* L. with special reference to the restoration of wetlands / O. A. Clevering // Aquat. Bot. – 1995. – V. 50. – № 1. – P. 63-78.

724. Coelho, F. F. Density-dependent reproductive and vegetative allocation in the aquatic plant *Pistia stratiotes* (Araceae) / F. F. Coelho, L. Deboni, F. S. Lopes // Rev. Biol. Trop. – 2005. – V. 53. – № 3–4. – P. 369-376.

725. Coelho, F. F. Seasonal timing of pseudoviviparous reproduction of *Leiothrix* (Eriocaulaceae) rupestrian species in south-eastern Brazil / F. F. Coelho [et al.] // Ann. Bot. – 2006. – V. 98. – № 6. – P. 1189-1195.

726. Collon, E. G. Dispersion, germination and growth of seedlings of *Sagittaria lancifolia* L. / E. G. Collon, J. Velasquez // Folia Geobot. Phytotax. – 1989. – V. 24. – P. 37-49.

727. Cook, C. D. K. *Sparganium* in Britan / C. D. K. Cook // Watsonia. – 1961. – V. 5. – № 1. – P. 1-10.

728. Cook, C. D. K. *Sparganium erectum* L. (*S. ramosum* Hudson, nom. illeg.) / C. D. K. Cook // J. Ecol. – 1962. – V. 50. – № 1. – P. 247-255.

729. Cook, C. D. K. Water plants of the world: a manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes / C. D. K. Cook [et al.]. – Hague : Dr.W. Junk Publishers, 1974. – 373 p.

730. Cook, C. D. K. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 1. Subgenus *Xanthosparganium* Holmberg / C. D. K. Cook, M. S. Nicholls // Bot. Helv. – 1986. – V. 96. – № 2. – P. 213-267.

731. Cook, C. D. K. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 2. Subgenus *Sparganium* / C. D. K. Cook, M. S. Nicholls // Bot. Helv. – 1987. – V. 97. – № 1. – P. 1-44.

732. Cook, C. D. K. Wind pollination in aquatic angiosperms / C. D. K. Cook // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 1988. – V. 75. – № 3. – P. 768-777.

733. Cook, C. D. K. Taxonomic revision of *Monochoria* (Pontederiaceae) / C. D. K. Cook // Plant Taxonomy, Phytogeography, and Related Subjects. – Edinburgh : Edinburgh University Press, 1989. – P. 149-184.

734. Cook, C. D. K. Pontederiaceae / C. D. K. Cook // The Families and genera of vascular plants. Flowering plants: Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae) / ed. K. Kubitzki. – Berlin : Springer Verlag, 1998. – V. IV. – P. 395-403.

735. Coops, H. Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation / H. Coops, G. van der Velde // Freshwat. Biol. – 1995. – V. 34. – P. 13-20.

736. Core, E. L. *Butomus umbellatus* in America / E. L. Core // Ohio Journal of Science. – 1941. – V. 41. – P. 79-85.

737. Corner, E. J. H. The Duriant-theory of the otigin of the modern tree / E. J. H. Corner // Ann. Bot. n. s. – 1949. – V. 13. – № 52. – P. 367-414.

738. Cota-Sánchez, J. H. Vivipary in the Cactaceae: its taxonomic occurrence and biological significance / J. H. Cota-Sánchez // Flora: Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants. – 2004. – V. 199. – № 6. – P. 481-490.

739. Countryman, W. D. The history, spread and present distribution of some immigrant aquatic weeds in New England / W. D. Countryman // Hyacinth. Control. J. – 1970. – V. 8. – № 2. P. 50-52.

740. Crabtree, D. R. Angiosperms of the Northern Rocky Mountains: Albian to Campanian (Cretaceous) megafossil floras / D. R. Crabtree // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 1987. – V. 74. – P. 707-747.

741. Crocker, W. Germination of Seeds of Water Plants / W. Crocker // Botanical Gazette. – 1907. – V. 44. – № 5. – P. 375-380.

742. Crocker, W. Life-Span of Seeds / W. Crocker // Bot. Rev. – 1938. – V. 4. – № 5. – P. 235-274.

743. Cross, A. T. Seed reproductive biology of the rare aquatic carnivorous plant *Aldrovanda vesiculosa* (Droseraceae) / A. T. Cross [et al.] // Bot. J. Linn. Soc. – 2016. – V. 180. – № 4. – P. 515-529.

744. Crow, G. E. Aquatic Vascular Plants of New England: Part 2. Typhaceae and Sparganiaceae / G. E. Crow, C. B. Hellquist // Bul. Agricultural experiment ststion University of New Hampshire. – 1981. – № 517. – 21 p.

745. Čuda, J. Regeneration of *Phragmites australis* from rhizome and culm fragments: an experimental test of environmental effects, population origin and invasion status / J. Čuda [et al.] // Preslia. – 2021. – V. 93. – P. 237-254.

746. Czeczuga, B. Effect of Aquatic Plants on the Abundance of Aquatic Zoosporic Fungus Species / B. Czeczuga [et al.] // Pol. J. Environ. Stud. –2005. – V. 14. – № 2. – P. 149-158.

747. Danert, S. Urania Pflanzenreich, Höhere Pflanzen 2. / S. Danert [et al.]. – Leipzig : Urania-Verlag, 1976. – 566 s.

748. Davis, G. J. Seed germination in *Myriophyllum spicatum* L. / G. J. Davis, M. N. Jones, D. Davis // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. – 1973. – V. 89. – P. 246-247.

749. de Carvalho, J. D. T. Synflorescence morphology of species of *Typha* L. (Typhaceae) : anatomical and ontogenetic bases for taxonomic applications / J. D. T. de Carvalho, M. J. E. de Araujo // Acta Bot. Bras. – 2019. – V. 33. – № 4. – P. 1-11.

750. de Casas, R. R. Seed after-ripening and dormancy determine adult life history independently of germination timin / R. R. de Casas [et al.] // New Phytol. – 2012. – V. 194. – № 3. – P. 868-879.

751. de Jager, M. Seed size regulates plant dispersal distances in flowing water / M. de Jager [et al.] // J. Ecol. – 2018. – V. 107. – № 1. – P. 307-317.

752. de Vlaming, V. Dispersal of aquatic organisms: viability of seeds Recovered from the droppings of captive killdeer and mallard ducks / V. de Vlaming, V. W. Proctor // Amer. J. Bot. – 1968. – V. 55. – № 1. – P. 20-26.

753. de Wet, J. M. J. Domestication of American wild rice (*Zizania aquatica* L., Gramineae) / J. M. J. de Wet, E. A. Oelke // Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique. – 1978. – Appl. XXV. – № 2. – P. 67-84.

754. Den Hartog C., van Der Velde G., Structural aspects of aquatic plant communities / C. den Hartog, G. van der Velde // Vegetation of Inland Waters. Handbook of vegetation science / ed. J. J. Symoens. – Dordrecht : Springer, 1988. –V. 15–1. – P. 113-153.

755. Dietz, S. Wissenschaftliche Original-Mittheilungen. Die Blüten- und Fruchtentwicklung bei den Gattungen *Typha* und *Sparganium* / S. Dietz // Botanisches Centralblatt. – 1886. – V. 28. – P. 56-60.

756. Dingemans, B. J. J. Aquatic herbivores facilitate the emission of methane from wetlands / B. J. J. Dingemans, E. S. Bakker, P. L. E. Bodelier // Ecology. – 2011. – V. 92. – № 5. – P. 1166-1173.

757. Dong, X. Chemical constituents of *Sparganium stoloniferum* / X. Dong, G.- R. Wang, Q- Q. Yao // Acta Pharmaceutica Sinica. – 2008. – V. 43. – № 1. – P. 63-6.

758. Dore, W. G. Wild rice / W. G. Dore // Canad. Dept. Agr. – 1969. – 84 p.

759. Dorken, M. E. Density-dependent regulation of the sex ratio in an annual plant / M. E. Dorken, J. Pannell // Am. Nat. – 2008. – V. 171. – № 6. – P. 824-830.

760. Doyle, J. J. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue / J. J. Doyle, J. L. Doyle // Phytochem. Bull. – 1987. – V. 19. – № 1. – P. 1115.

761. Drummond, A. J. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 / A. Drummond [et al.] // J. Mol. Biol. Evol. – 2012. – V. 29. – № 8. – P. 1969-73.

762. Duchoslavová, J. Evidence for unexpected higher benefits of clonal integration in nutrient-rich conditions / J. Duchoslavová, M. Weiser // Folia Geobot. – 2017. – V. 52. – P. 283–294.

763. Duffy, W. G. Demographics of *Lestes disjunctus* disjunctus (Odonata: Zygoptera) in a riverine wetland / W. G. Duffy // Can. J. Zool. – 1994. – V. 72. – 910-917.

764. Eberhart, A. Maternal fecundity does not affect offspring germination – an empirical test of the sibling competition hypothesis / A. Eberhart, K. Tielbörger // J. Arid Environ. – 2012. – V. 76. – № 1. – P. 23-29.

765. Ecke, F. The response of hydrophyte growth forms and plant strategies to river restoration / F. Ecke [et al.] // Hydrobiologia. – 2016. – V. 769. – P. 41-54.

766. Eckert, C. G. Ecological and evolutionary consequences of sexual and clonal reproduction in aquatic plants / C. G. Eckert, M. E. Dorken, S. C. H. Barrett // Aquat. Bot. – 2016. – V. 135. – P. 46-61.

767. Elgersma, K. J. Does clonal resource translocation relate to invasiveness of *Typha* taxa? Results from a common garden experiment / K. J. Elgersma [et al.] // Aquat. Bot. – 2015. – V. 126. – P. 48-53.

768. Elmqvist, T. The evolution of vivipary in flowering plants / T. Elmqvist, P. A. Cox // Oikos. – 1996. – V. 77. – № 1. – P. 3-9.

769. Engler, A. Araceae / A. Engler // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1889. – Teil 2. – Abt. 1–6. – S. 102-164.

770. Engström, J. Effects of stream restoration on dispersal of plant propagules / J. Engström, C. Nilsson, R. Jansson // J. Appl. Ecol. – 2009. – V. 46. – P. 397-405.

771. Espinar, J. L. Submerged macrophyte zonation in a Mediterranean salt marsh: a facilitation effect from established helophytes? / J. L. Espinar [et al.] // Journal of Vegetation Science. – 2002. – V. 13. – № 6. – P. 831-840.

772. Ewart, A. J. On the longevity of seeds / A. J. Ewart // Proc. Roy. Soc. Victoria. – 1908. – V. 21. – P. 1-210.

773. Fahn, A. Anatomical mechanisms of seed dispersal / A. Fahn, E. Werker // Seed Biology, Importance, Development and Germination / ed. T. T. Kozlovsky. – New York : Academic Press, 1972. – V. I. – P. 151-221.

774. Farnsworth, E. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds / E. Farnsworth // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 2000. – V. 31. – № 1. – P. 107-138.

775. Fenner, M. The ecology of seeds / M. Fenner, K. Thompson. – Cambridge : Cambridge University Press, 2005. – 260 p.

776. Fernald, M. L. Notes on *Sparganium* / M. L. Fernald // Rhodora. – 1922. – V. 24. – P. 26-34.

777. Fernald, M. L. Preliminary lists of new England plants, – XX. Sparganiaceae / M. L. Fernald, A. J. Eames // Rhodora. – 1907. – V. 9. – № 101. – P. 86-90.

778. Fernández-Pascual, E. Comparative seed germination traits in bog and fen mire wetlands / E. Fernández-Pascual // Aquat. Bot. – 2016. – V. 130. – P. 21-26.

779. Fernández-Zamudio, R. Terrestrial of aquatic plants display improved seed germination to deal with dry or low-rainfall periods / R. Fernández-Zamudio, P. Garcia-Murillo, C. Diaz-Poaniagua // Plants. – 2021. – V. 10. – № 4. – P. 741.

780. Ferren, W. R. Habitat, morphology and phenology of southern wild Rice (*Zizania aquatica* L.) from the Wading River in New Jersey / W. R. Ferren, R. E. Good // Bull. Torrey Bot. Club. – 1977. – V. 104. – № 4. – P. 392-396.

781. Figuerola, J. Internal dispersal of seeds by waterfowl: effect of seed size on gut passage time and germination patterns / J. Figuerola [et al.] // Naturwissenschaften. – 2010. – V. 97. – № 6. – P. 555-565.

782. Flinn, K. M. The role of dispersal in shaping plant community composition of wetlands within an old-growth forest / K. M. Flinn [et al.] // J. Ecol. – 2010. – V. 98. – № 6. – P. 1292-1299.

783. Flovik, K. Cytological studies of arctic grasses / K. Flovik // Hereditas. – 1938. – V. 24. – № 3. – P. 265-376.

784. Forsberg, C. Sterile germination of oospores of *Chara* and seeds of *Najas marina* / C. Forsberg // Physiol. Plant. – 1965. – V. 18. – P. 128-137.

785. Franzaring, J. On the consistencies between CSR plant strategies and Ellenberg ecological indicator values / J. Franzaring, A. Fangmeier, R. Hunt // J. Appl. Bot. Food Qual. – 2007. – V. 81. – № 1. – P. 86-94.

786. Fraser, L. H. Germination of 14 fresh water wetland plants as affected by oxygen and light / L. H. Fraser, K. Mulac, F. B. G. Moore // Aquat. Bot. – 2014. – V. 114. – P. 29-34.

787. Friedman, J. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants / J. Friedman, S. C. H. Barrett // Ann. Bot. – 2009. – V. 103. – № 9. – P. 1515-1527.

788. Friis, E. M. Angiosperm fruits and seeds fromt he Middle Miocene of Jutland (Denmark) / E. M. Friis // Det Kongelige Danske Videnskaberne Selskab Biologiske Skrifter. – 1985. – V. 24. – № 3. – 165 p.

789. Fuhrmann, K. Die bestimmung des schmalblättrigen igelkolbens (*Sparganium angustifolium*) in den heidegebieten Mitteleuropas / K. Fuhrmann // Flor. Rdbr. – 2013a. – V. 47. – P. 39-61.

790. Fuhrmann, K. Die verbreitung des schmalblättrigen igelkolbens (*Sparganium angustifolium*) in den heidegebieten Nordwestdeutschlands, der Niederlande und Belgiens / K. Fuhrmann // Drosera. – 2013б. – V. 2011. – №. 1/2. – P. 63-79.

791. Gacia, E. The role of helophyte species on nitrogen and phosphorus retention from wastewater treatment plant effluents / E. Gacia [et al.] // J. Environ. Manage. – 2019. – V. 252. – P. 109585.

792. Gałczyńska, M. Common mare's tail (*Hippuris vulgaris* L.) in the assessment of water status and their phytoremediation / M. Gałczyńska [et al.] // Folia Pomer. Univ. Technol. Stetin., Agric., Aliment., Pisc., Zootech. – 2019. – V. 348. – № 49. – P. 57-70.

793. Gallon, C. Hydroponic study of aluminum accumulation by aquatic plants: effects of fluoride and pH / C. Gallon [et al.] // Water Air Soil Pollut. – 2004. – V. 153. – № 1-4. – P. 135-155.

794. Gaudet, J. Papyrus: The Plant that Changed the Worldfrom Ancient Egypt to Today's Water Wars / J. Gaudet. – New York, – London : Pegasus Books L.L.C, 2014. – 336 p.

795. Germ, M. Water or dry land − that is not a question for amphibious plant species / M. Germ, A. Gaberščik // Int. J. Lim. – 2025. V. 61. – P. 1.

796. Gessner, F. Hydrobotanika. Band 1. Energiehaushalt / F. Gessner. – Berlin : VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, 1955. – 517 s.

797. Ghanem, H. Phytoremediation of Lebanese polluted waters: a review of current initiatives / H. Ghanem, L. Chalak, S. Baydoun // MATEC Web of Conferences. – 2019. – V. 281. – P. 03007.

798. Gil, H. -Y. The chloroplast genome sequence of an aquatic plant, *Sparganium eurycarpum* subsp. *coreanum* (Typhaceae) / H. -Y. Gil [et al.] // Mitochondrial DNA. Part B. – 2019. – V. 4. – № 1. – P. 684-685.

799. Gituru, W. R. Pollination ecology, breeding system, and conservation of *Caldesia grandis* (Alismataceae), an endangered marsh plant in China / W. R. Gituru [et al.] // Bot. Bull. Acad. Sin. – 2002. – V. 43. – № 3. – P. 231-240.

800. Givnish, T. J. Assembling the tree of the Monocotyledons: plastome sequence phylogeny and evolution of Poales / T. J. Givnish [et al.] // Ann. Missouri Bot. Gard. – 2010. – V. 97. – № 4. – P. 584-616.

801. Givnish, T. J. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny / T. J. Givnish [et al.] // Am. J. Bot. – 2011. – V. 98. – № 5. – P. 872-895.

802. Gladenkov, A. Y. A refned age for the earliest opening of Bering Strait / A. Y. Gladenkov [et al.] // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. – 2002. – P. 183. – P. 321-8.

803. Glück, H. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Teil 1 Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen / H. Glück. – Jena : Verlag von Gustav Fischer, 1905. – 256 s.

804. Glück, H. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Teil. 2 / H. Glück. – Jena : Gustav Fischer Verlag, 1906. – 256 s.

805. Glück, H. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Teil 3, Die Uferflora / H. Glück. – Jena : Gustav Fischer Verlag, 1911. – 644 s.

806. Glück, H. Biologische und morphologische Untersuchungen uber Wasser und Sumpfgewachse. Teil 4: Untergetauchte und Schwimmblattflora / H. Glück. – Jena : Verlag von Gustav Fischer, 1924. – 736 s.

807. Godo, T. Seed germination of *Monochoria korsakowii* Regel & Maack., a threatened plant / T. Godo // Bull. Bot. Gard. Toyama. – 1997. – V. 2. – P. 17-22.

808. Goebel K. von. Organography of plants, especially of the Archegoniatae and Spermatophyta / K. von Goebel. – Oxford : Oxford University, 1905. – 741 p.

809. Goebel, K. Einleitung in die experimentelle morphologie der pflanzen / K. Goebel // Naturwiss. Tech. Lehre und Forsch. – 1908. – V. 2. – № 1. – P. 1-260.

810. Good, R. D. O. The Germination of *Hippuris vulgaris* L. / R. D. O. Good // J. Linn. Soc Bot. – 1924. – V. 46. – № 311. – P. 443-448.

811. Gopal, B. Light regulated seed germination in *Typha angustata* Bory et Chaub. / B. Gopal, K. P. Sharma // Aquat. Bot. – 1983. – V. 16. – P. 377-384.

812. Gorai, M. Seeds germination characteristics of *Phragmites communis* : effects of temperature and salinity / M. Gorai, A. M. Vadel, M. Neffati // Belg. J. Bot. – 2006. – V. 139. – № 1. – P. 78-86.

813. Gordon-Gray, K. D. Studies in Cyperaceae in southern Africa 42: Pseudovivipary in South African Cyperaceae / K. D. Gordon-Gray [et al.] // S. Afr. J. Bot. – 2009. – V. 75. – № 1. – P. 165-171.

814. Grace, J. B. Effects of water depth on *Typha latifolia* and *Typha domingensis* / J. B. Grace // Amer. J. Bot. – 1989. – V. 76. – № 5. – P. 762-768.

815. Grace, J. B. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective / J. B. Grace // Aquat. Bot. – 1993. – V. 44. – № 2–3. – P. 159-180.

816. Graebner, P. T*yphaceae* u. *Sparganiaceae* / P. Graebner // Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. – Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1900. – 26 s.

817. Grant, V. Plant Speciation / V. Grant. – New York: Columbia University Press, 1981. – 563 p.

818. Grasset, C. Carbon allocation in aquatic plants with contrasting strategies: the role of habitat nutrient content / C. Grasset [et al.] // J. Veget. Sci. – 2015. – V. 26. – № 5. – P. 946-955.

819. Greiner, S., Sobanski J., Bock R. Why are most organelle genomes transmitted maternally? / S. Greiner, J. Sobanski, R. Bock // BioEssays. – 2015. – V. 37. – P. 80-94.

820. Greulich, S. Competitive abilities and related strategies in four aquatic plant species from an intermediately disturbed habitat / S. Greulich, G. Bornette // Freshwat. Biol. – 1999. – V. 41. – № 3. – P. 493-506.

821. Greulich, S. Being evergreen in an aquatic habitat with attenuated seasonal contrasts – a major competitive advantage? / S. Greulich, G. Bornette // Plant Ecol. – 2003. – V. 167. – P. 9-18.

822. Grime, J. P. Vegetation classification by reference to strategies / J. P. Grime // Nature. – 1974. – V. 250. – № 5. – P. 26-31.

823. Grime, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory / J. P. Grime // Amer. Natur. – 1977. – V. 111. – № 982. – P. 1169-1194.

824. Grime, J. P. Plant strategies and vegetation processes / J. P. Grime. – Chichester : John Wiley and Sons, 1979. – 222 p.

825. Grime, J. P. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species / J. P. Grime, J. G. Hodgson, R. Hunt. – London : Unwin Hyman, 1988. – 742 p.

826. Grímsson, F. Combined LM and SEM study of the middle Miocene (Sarmatian) palynoflora from the Lavanttal Basin, Austria: part III. Magnoliophyta 1 – Magnoliales to Fabales / F. Grímsson [et al.] // Grana. – 2015. – V. 54. – № 2. – P. 85-128.

827. Guan, B. Clonal integration promotes the growth of *Phragmites australis* populations in saline wetlands of the Yellow River Delta / B. Guan [et al.] // Front. Plant Sci. – 2023. – V. 14. – P. 1162923.

828. Guittonny-Philippe, A. Constructed wetlands to reduce metal pollution from industrial catchments in aquatic Mediterranean ecosystems: a review to overcome obstacles and suggest potential solutions / A. Guittonny-Philippe [et al.] // Environ. Int. – 2014. – V. 64. – P. 1-16.

829. Guppy, H. B. On the postponement of germination of seeds of aquatic plants / H. B. Guppy // Proc. Roy. Phys. Soc. Edin. – 1897. – V. 13. – P. 344-359.

830. Ha, Y. -H. Notes on (Typhaceae) rediscovered on the Korean Peninsula / Y. -H. Ha [et al.] // Korean Journal of Plant Taxonomy. – 2019. – V. 49. – № 3. – P. 203-208.

831. Hall, R. Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and the SW Pacifc: computer-based reconstructions, model and animations / R. Hall // J Asian Earth Sci. – 2002. – V. 20. – № 4. – P. 353-431.

832. Halle, F. Architectural variation at specific level of tropical trees / F. Halle, R. A. A. Oldeman, P. B. Tomlinson // Tropical trees as living systems / Eds. P. B. Tomlinson, M. H. Zimmermann. – Cambridge : Cambridge University Press, 1978. – 441 p.

833. Hamann, E. Biomechanical responses of aquatic plants to aerial conditions / E. Hamann, S. Puijalon // Ann. Bot. – 2013. – V. 112. – P. 1869-1878.

834. Hammer, Ø. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer // Palaeontol. Electron. – 2001. – V. 4. – № 1. – P. 1-9.

835. Han, B. Production of male flowers does not decrease with plant size in insect-pollinated *Sagittaria trifolia*, contrary to predictions of size-dependent sex allocation / B. Han, X. F. Wang, S. Q. Huang // J. Syst. Evol. – 2011. – V. 49. – № 5. – P. 379-385.

836. Han, S. S. Physio-ecological Characteristics of *Sagittaria trifolia* L., a perennial weed in paddy Field 1. Effect of environmental factors on emergence of tuber of *S. trifolia* / S. S. Han, W. J. Ryang // Korean Journal of Weed Science. – 1992. – V. 12. – № 1. – P. 8-15.

837. Han, S. S. Reproductive growth and competitive ecology of arrowhead (*Sagittaria trifolia* L.) / S. S. Han // Growth and Tuber Formation of Arrowhead under Several Environmental Factors. Korean J. Weed Sci. – 1993. – V. 13. – № 2. – P. 138-150.

838. Harder, L. D. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants / L. D. Harder, S. C. H. Barrett // Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants / eds. D. G. Lloyd, S. C. H. Barrett. – New York : Chapman & Hall, 1996. – P. 140-190.

839. Harms, N. E. Insect herbivores of aquatic and wetland plants in the United States: A checklist from literature / N. E. Harms, M. J. Grodowitz // J. Aquat. Plant Manage. – 2009. – V. 47. – P. 73-96.

840. Harms, N. E. Competitive Interactions of Flowering Rush *(Butomus umbellatus* L.) Cytotypes in Submersed and Emergent Experimental / N. E. Harms // Aquatic Plant Communities Diversity. – 2020. – V. 12. – № 1. – P. 40.

841. Harms, V. L. Taxsonomic studies of North American *Sparganium*. I. *S. hyperboreum* and *S. minimum* / V. L. Harms // Can. J. Bot. – 1973. – V. 51. – № 9. – P. 1629-1641.

842. Harper, J. L. Population biology of plants / J. L. Harper. – London : Academic Press, 1977. – 892 p.

843. Harrington, J. F. Seeds storage and longevity / J. F. Harrington, // Seed Biology. V. III. / Ed. T. T. Kozlowski. – New York ; – London : Academia Press, 1972. – P. 145-246.

844. Hart, K. H. Dispersal ecology of *Nuphar luteum* (L.) Sibthorp & Smith: abiotic seed dispersal mechanisms / K. H. Hart, P. A. Cox // Bot. J. Linn. Soc. – 1995. – V. 119. – Iss. 1. – P. 87-100.

845. Hartleb, C. F. Environmental factors affecting seed germinalion in *Myriophyllum spicatum* L. / C. F. Hartleb, J. D. Madsen, C. W. Boylen // Aquat. Bot. – 1993. – V. 45. – P. 15-25.

846. Hatton, M. J. Intra and inter-specific variation in the reproductive strategies of two *Bolboschoenus* species from south-eastern Australia : B. Sc. Hons. a thesis submitted to Victoria University for the degree of Doctor of Philisophy / M. J. Hatton. – Victoria, 2009. – 242 p.

847. Hatusima, S. The Kanehira-Hatusima 1940 Collection of New Guinea Plants. XIII / S. Hatusima // The botanical magazine. – 1942. – V. LVI. – № 669. – P. 421-429.

848. Haussknecht, H. C. Pflanzensystematische Besprechungen / H. C. Haussknecht // Bot. Ver. – 1893. – V. 3–4. – P. 73-86.

849. Hay, F. Laboratory germination of seeds from 10 British species of *Potamogeton* / F. Hay, R. Probert, M. Dawson // Aquat. Bot. – 2008. – V. 88. – P. 353-357.

850. Heidbüchel, P. Species-specific fragmentation rate and colonization potential partly explain the successful spread of aquatic plants in lowland streams / P. Heidbüchel [et al.] // Hydrobiologia. – 2019. – V. 843. – № 1. – P. 107-123.

851. Heilmeier, H. Carbon and nitrogen partitioning in the biennial monocarp *Arctium tomentosum* Mill. / H. Heilmeier, E. -D. Schulze, D. M. Whale // Oecologia. – 1986. – V. 70. – № 3. – P. 466-474.

852. Heino, J. Aquatic plant biodiversity at high latitudes: patterns of richness and rarity in Finish freshwater macrophytes / J. Heino, H. Toivonen // Boreal environment research. – 2008. – V. 13. – P. 1-14.

853. Hejny, S. Ekologikä characteristica vodnych a bahennych rastlin Slovenskych nizin (podunajskej a potiskej) / S. Hejny. – Bratislava : Verlag der Slowakischen akademie der wissenschaften, 1960. – 491 s.

854. Higgisson, W. Seed germination and dispersal of Eleocharis acuta and Eleocharis sphacelata under experimental hydrological conditions / W. Higgisson, F. Dyer // Aquat. Ecol. – 2021. – V. 55. – P. 21-32.

855. Higgisson, W. Reproductive strategies and population genetic structure in two dryland river floodplain plants, *Marsilea drummondii* and *Eleocharis acuta* / W. Higgisson [et al.] // Genes. – 2022. – V. 13. – № 9. – P. 1506.

856. Hochbach, A. Nuclear genes, matK and the phylogeny of the Poales / A. Hochbach, H. P. Linder, M. Röser // Taxon. – 2018. – V. 67. – № 3. – P. 521-536.

857. Hooker, D. J. CLXV. Tuphaceae. 2. *Sparganium*, Linn. / D. J. Hooker // Flora of British India. – London : L. REEVE&CO, 1894. – V. VI. – P. 489-490.

858. Hopfensperger, K. N. Spatial and temporal dynamics of floating and drift-line seeds at a tidal freshwater marsh on the Potomac River, USA / K. N. Hopfensperger, A. H. Baldwin // Plant. Ecol. – 2009. – V. 201. – № 2. – P. 677-686.

859. Hroudová, Z. Occurence of *Sagittaria sagittifolia* at different depths of water / Z. Hroudová // Folia Geobot. Phytotax. – 1980. – V. 15. – P. 415-419.

860. Hroudová, Z. Ecobiology and distribution of *Sagittaria sagittifolia* L. in Czechoslovakia / Z. Hroudová [et al.] // Folia Geobot. Phytotax. – 1988. – V. 23. – № 4. – P. 338-373.

861. Hroudová, Z. *Oenanthe aquatica* (L.) Poir.: Seed reproduction, population structure, habitat conditions and distribution in Czechoslovakia / Z. Hroudová [et al.] // Folia Geobot. Phytotax. – 1992. – V. 27. – № 3. – P. 301-335.

862. Hroudová, Z. *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla – tuber production and dormancy in natural habitats / Z. Hroudová, P. Zákravský // Abstr. Bot. – 1995. – V. 19. – № 1. – P. 89-94.

863. Hroudová, Z. The biology of *Butomus umbellatus* in shallow waters with fluctuating water level / Z. Hroudová [et al.] // Hydrobiologia. – 1996. – V. 340. – № 1–3. – P. 27-30.

864. Hroudová, Z. Effect of anatomical structure on the buoyancy of achenes of two subspecies of *Bolboschoenus maritimus* / Z. Hroudová, L. Moravcovd, P. Zákravský // Folia Geobot. Phytotax. – 1997. – V. 32. – P. 377-390.

865. Hroudivá, Z. Vliv vysky vodni na vyvoj semenacku *Alisma gramineum* / Z. Hroudivá, P. Zákravský // Zpravy Ces. Bot. Spolec. Pracha. – 1998. – V. 33. – P. 219-226.

866. Hroudová, Z. Germination responses of diploid *Butomus umbellatus* to light, temperature and flooding / Z. Hroudová, P. Zakravský // Flora. – 2003. – V. 198. – № 1. – P. 37-44.

867. Hroudová, Z. Germination of seed of *Alisma gramineum* and its distribution in the Czech Republic / Z. Hroudová, P. Zákravský, O. Čechurová // Preslia. – 2004. – V. 76. – № 2. – P. 97-118.

868. Hu, X. Two new phenolic compounds from the tuber of *Sparganium stoloniferum* / X. Hu [et al.] // J. Asian Nat. Prod. Res. – 2016. – V. 18. – № 7. – P. 643-7.

869. Hua, H. A new aromatic alkine from the tuber of *Sparganium stoloniferum* / H. Hua [et al.] // Fitoterapia. – 2007. – V. 78. – № 3. – P. 274-5.

870. Huang, L. Characterization of the complete chloroplast genome of an aquatic plant, *Sparganium stoloniferum* subsp. *choui* (Typhaceae) / L. Huang, Q. Zhang, X. Xu // Mitochondrial DNA B Resour. – 2021. – V. 6. – № 10. – P. 3078-3079.

871. Huang, S. -Q. Gender Variation of Sequential Inflorescences in a Monoecious Plant *Sagittaria trifolia* (Alismataceae) / S. -Q. Huang [et al.] // Ann. Bot. – 2002. – V. 90. – № 5. – P. 613-622.

872. Huang, X. Administration of an herbal powder based on traditional Chinese veterinary medicine enhanced the fertility of Holstein dairy cows affected with retained placenta / X. Huang [et al.] // Theriogenology. – 2018. – V. 121. – № 1. – P. 67-71.

873. Huffman, W. E. Science for agriculture: a long-term perspective / W. E. Huffman, R. E. Evenson. – Oxford : Blackwell Publishing, 2006. – 314 p.

874. Hutchinson, G. E. A treatise on limnology. III. Limnological botany / G. E. Hutchinson. – New York, London, Sydney, Toronto : John Wiley & Sons, 1975. – 660 p.

875. Hutchinson, J. The Families of Flowering Plants. – 3rd / J. Hutchinson. – Oxford : The Clarendon Press, 1973. – 988 p.

876. Ichikawa, K. Fundamental study on restoration of *Sparganium fallax* Gradebn. Community / K. Ichikawa [et al.] // Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology. – 2002. – V. 27. – № 4. – P. 574-581.

877. Ievinsh, G. Halophytic clonal plant species: important functional aspects for existence in heterogeneous saline habitats / G. Ievinsh // Plants. – 2023. – V. 12. – № 8. – P. 1728.

878. Inelova, Z. Perspectives for the application of aquatic and semi-aquatic plants in biomonitoring of freshwater, saline and soda aquatic ecosystems / Z. Inelova [et al.] // Pak. J. Bot. – 2023. – V. 55. – № 3. – P. 1099-1115.

879. Irmisch, T. Zur morphologie der monokotylischen knollen- und zwiebelgewachse / T. Irmisch. – Berlin : G. Reimer, 1850. – 333 c.

880. Irmisch, T. Bemerkung uber *Hippuris vulgaris* L. / T. Irmisch // Botan. Zeitung Jahrgang. – 1854. – V. 12. – P. 281-287.

881. Ishii, T. A note on phenology and seed-germination behavior in two natural populations of the endangered aquatic macrophytes *Sparganium erectum* var. *erectum* and *Sparganium erectum* var. *macrocarpum* / T. Ishii, Y. Nakayama, H. Yamaguchi // J. Weed Sci. Tech. – 2005. – V. 50. – № 2. – P. 82-90.

882. Ito, Y. Distribution and conservation status of *Sparganium* (Typhaceae) in the Canadian prairie provinces / Y. Ito, J. H. Cota-Sánchez // Great Plains Research. – 2014. – V. 24. – № 2. – P. 119-125.

883. Ito, Y. Phylogeny of *Sparganium* (Typhaceae) revisited: non-monophyletic nature of *S. emersum* sensu lato and resurrection of *S. acaule* / Y. Ito [et al.] // Plant Syst. Evol. – 2016. – V. 302. – № 1. – P. 129-135.

884. Ito, Y. Phylogeny, habitat transition, and biogeography of an aquatic genus *Sparganium* (Typhaceae) / Y. Ito, C. -K. Kim, N. Tanaka // Abstracts 5th International Conference on Comparative Biology of Monocotyledons «Monocots V». – New York : The New York Botanical Garden, 2013. – P. 59-60.

885. Ivanova, M. O. When geographical and ecological barriers are broken: the Altai Mountains as an important area of aquatic plants diversity and hybridization / M. O. Ivanova [et al.] // Inland Water Biol. – 2025. – Т. 18. – № 3. – С. 495-505.

886. Jacobs, J. Ecology and Management of Flowering Rush (*Butomus umbellatus* L.) / J. Jacobs [et al.]. – Bozeman : United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, Bozeman, Montana. Invasive Species Technical Note No. MT-33, 2011.

887. Jemenez-Moreno, G. Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data / G. Jemenez-Moreno, S. Fauquette, J.-P. Suc // Review of Palaeobotany and Palynology. – 2010. – V. 162. – P. 403-415.

888. Jeune, B. A propos de la ramification de l'*Hippuris vulgaris* L. / B. Jeune, G. Cusset // Bulletin de la Société Botanique de France. – 1971. – V. 118. – № 9. – P. 627-638.

889. Jiménez-Mejías, P. *Schoenoplectus corymbosus*: a tropical Old-World sedge (Cyperaceae) discovered in Spain and Morocco / P. Jiménez-Mejías, M. Luceño, S. Castroviejo // Nord. J. Bot. – 2007. – V. 25. – № 1–2. – P. 70-74.

890. Johansson, M. E. Hydrochory, population-dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua* / M. E. Johansson, C. Nilsson // J. Ecol. – 1993. – V. 81. – № 1. – P. 81-91.

891. John, M. M. Degradation of Wetland Ecosystems: A case study of Kissi District, Western Kenya / M. M. John // Biodiver. – 2011. – V. 7. – P. 3-16.

892. Johri, B. M. Comparative embryology of angiosperms / B. M. Johri, K. B. Ambegaokar, P. S. Srivastava. – Berlin : Springer-Verlag, 1992. – S. 1221.

893. Jurik, T. W. Differential costs of sexual and vegetative reproduction in wild strawberry populations / T. W. Jurik // Oecologia. – 1985. – V. 66. – № 3. – P. 394-403.

894. Kadono, Y. Sparganiaceae / Y. Kadono // Flora of Japan. V. IVa. Angiospermae. Monocotyledonae(a) / eds. K. Iwatsuki, D. E. Boufford, H. Ohba. – Tokyo : Kodansha Ltd., 2020. – P. 5-7.

895. Kaijser, W. Salinity tolerance of aquatic plants indicated by monitoring data from the Netherlands / W. Kaijser, S. Kosten, D. Hering // Aquat. Bot. – 2019. – V. 158. – P. 103129.

896. Kameyama, Y. Predominance of clonal reproduction, but recombinant origins of new genotypes in the free-floating aquatic bladderwort *Utricularia australis* f. *tenuicaulis* (Lentibulariaceae) / Y. Kameyama, M. Ohara // J. Plant Res. – 2006. – V. 119. – P. 357-362.

897. Kaneko, K. Effects of environmental factors on *Sparganium emersum* and *Sparganium erectum* colonization in two drainage ditches with different maintenance / K. Kaneko, H. Jinguji // Agricultural Sciences. – 2012. – V. 3. – № 4. – P. 538-544.

898. Kashta, L. Njoftimi i parë mbi *Caldesia parnassifolia* (Bassi) Parlatore (Alismataceae) në Shqipëri / L. Kashta, M. Rakaj // Studime Biologjike. – 2003. – V. 7. – P. 90-96.

899. Kaul, R. B. Adaptive leaf architecture in emergent and floating *Sparganium* / R. B. Kaul // Am. J. Bot. – 1972. – V. 59. – № 3. – P. 270-278.

900. Kaul, R. B. Development of foliar diaphragms in *Sparganium eurycarpum* / R. B. Kaul // Amer. J. Bot. – 1973. – V. 60. – P. 944-949.

901. Kaul, R. B. Inflorescence architecture and flower sex ratios in *Sagittaria brevirostra* (Alismataceae) / R. B. Kaul // Am. J. Bot. – 1979. – V. 66. – P. 1062-1066.

902. Kaul, R. B. Reproductive phenology and biology in annual and perennial Alismataceae / R. B. Kaul // Aquat. Bot. – 1985. –V. 22. – № 2. – P. 153-165.

903. Kaul, R. B. Fam. Sparganiaceae Rudolphi. / R. B. Kaul // Flora of North America north of Mexico. V. 22. Magnoliophyta: Alismatidae, Arecidae, Commelinidae (in part), and Zingeberidae (Flora of North America Editorial Committee, ed.). – Oxford ; – New York : Oxford University Press, 2000. – P. 270-277.

904. Kauth, P. J. Moisture content, temperature, and relative humidity influence seed storage and subsequent survival and germination of *Vallisneria americana* seeds / P. J. Kauth, P. D. Biber // Aquat. Bot. – 2014. – V. 120. – P. 297-303.

905. Ke, X. Germination requirement of *Vallisneria natans* seeds: implications for restoration in Chinese lakes / X. Ke, W. Li // Hydrobiologia. – 2006. – V. 559. – № 1. – P. 357-362.

906. Kemball, W. D. Clonal integration between parent and branch stolons in white clover: a developmental study / W. D. Kemball, C. Marshall // New Phytol. – 1995. – V. 129. – P. 513-521.

907. Kennedy, M. P. Hydrological and hydrochemical conditions characterising Carex chordorrhiza L. fil. (String Sedge) habitat in a Scottish riverine floodplain wetland / M. P. Kennedy, K. J. Murphy // Aquat. Bot. – 2003. – V. 77. – № 4. – P. 243-255.

908. Kern, A. Millennial-scale vegetation dynamics in an estuary at the onset of the Miocene Climate Optimum / A. Kern [et al.] // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. – 2011. – V. 304. – P. 247-261.

909. Kirkman, L. K. Growth in controlled water regimes of three grasses common in freshwater wetlands of the southeastern USA / L. K. Kirkman, R. R. Sharitz // Aquat. Bot. – 1993. – V. 44. – P. 345-359.

910. Kleunen, M. V. Effects of four generations of density-dependent selection on life history traits and their plasticity in a clonally propagated plant / M. V. Kleunen, M. Fischer // J. Evol. Biol. – 2003. – V. 16. – № 3. – P. 474-484.

911. Kliber, A. Interaction between founder effect and selection during biological invasion in an aquatic plant / A. Kliber, C. G. Eckert // Evolution. – 2005. – V. 59. – № 9. – P. 1900-1913.

912. Kmenta, M. Combined LM and SEM study of the upper Oligocene/lower Miocene palynoflora from Altmittweida (Saxony): Providing new insights into Cenozoic vegetation evolution of Central Europe / M. Kmenta, R. Zetter // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2013. – V. 195. – P. 1-18.

913. Koch, E. W. The Role of Currents and Waves in the Dispersal of Submersed Angiosperm Seeds and Seedlings / E. W. Koch [et al.] // Restor. Ecol. – 2010. – V. 18. – № 4. – P. 584-595.

914. Kölsch, G. Molecular phylogeny of reed beetles (Col., Chrysomelidae, Donaciinae): The signature of ecological specialization and geographical isolation / G. Kölsch, B. V. Pedersen // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – V. 48. – № 3. – P. 936-952.

915. Kowalski, R. Miocene carpological floras of the Konin region (Central Poland) / R. Kowalski // Acta Palaeobot. – 2017. – V. 57. – № 1. – P. 39-100.

916. Kozlowski, G. Biological flora of Central Europe: *Baldellia ranunculoides* (Alismataceae) / G. Kozlowski, R. A. Jones, F. -L. Nicholls-Vuille // Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. – 2008. – V. 10. – № 2. – P. 109-142.

917. Krahulcova, A. Ecology of two cytotypes of *Butomus umbellatus*. 1. Karyology and breeding behavior / A. Krahulcova, V. Jarolímova // Folia Geobot. Phytotax. – 1993. – V. 28. – P. 385-411.

918. Kreitschitz, A. Plant seed mucilage as a glue: adhesive properties of hydrated and dried-in-contact seed mucilage of five plant species / A. Kreitschitz, A. Kovalev, S. N. Gorb // Int. J. Mol. Sci. – 2021. – V. 22. – № 3. – P. 1443.

919. Kurashov, E. A. Major low-molecular-weight metabolites from freshwater aquatic macrophytes: ecological aspects / E. A. Kurashov [et al.] // Molecules. – 2026. – V. 31. – P. 895.

920. Kwon, Y. -S. Evaluation of global warming effects on the geographical distribution of weeds in paddy fields by characterizing germination time and morphological factors / Y. -S. Kwon [et al.] // Ecol. Inform. – 2013. – V. 17. – P. 94-103.

921. Lapirov, A. G. Ontogeny of *Lobelia dortmanna* genets in lake ecosystems / A. G. Lapirov, E. A. Belyakov, O. A. Lebedeva // Regul. Mech. Biosyst. – 2018. – V. 9. – № 2. – P. 237-243.

922. Lebedeva O. A. Reproductive potential of yellow water-lily (*Nuphar lutea*) in the conditions of lake ecosystems / O. A. Lebedeva, E. A. Belyakov, A. G. Lapirov // Biosyst. Divers. – 2020. – V. 28. – № 1. – P. 60-67.

923. Lee, D. W. Taxonomic placement of the Typhales within the Monocotyledons: preliminary serological investigation / D. W. Lee, D. E. Fairbrothers // Taxon. – 1972. – V. 21. – № 1. – P. 39-44.

924. Lee, S. Y. A new phenylpropane-glycoside from the rhizome of *Sparganium stoloniferum* / S. Y. Lee [et al.] // Arch. Pharm. Res. – 2010. – V. 33. – № 4. – P. 515-521.

925. Leeds, J. A. Factors affecting seed germination of *Eleocharis cellulosa* and *Rhyncospora tracyi* from the Northern Everglades / J. A. Leeds, S. Newman, S. M. Smith // Wetlands. – 2006. – V. 26. – № 2. – P. 368-375.

926. Leereveld, H. Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers syrphid flies. VI. Aspects of the anthecology / H. Leereveld // Acta Botanica Neerlandica. – 1984. – V. 33. – № 4. – P. 475-482.

927. Lehtonen, S. Natural History of *Echinodorus* (Alismataceae) / S. Lehtonen // Annales Universitatis Turkuensis. Sarja – Ser. All OSA. / Eds. H. Tuomisto, J. Hyvönen, L. Myllys. – Turku : University of Turku, 2007. – V. 203. – 58 p.

928. Leif, J. W. Growth and Development of Giant Burreed (*Sparganium eurycarpum*) / J. W. Leif, E. A. Oelke // Weed Technology. – 1990. – V. 4. – № 4. – P. 849-854.

929. Les, D. H. Aquatic monocotyledons of North America: ecology, life history, and systematics / D. H. Les. –Boca Raton : CRC Press, 2020. – 568 p.

930. Les, D. H. Studies of hybridization and chromosome number variation in aquatic angiosperms: evolutionary implications / D. H. Les, C.T. Philbrick // Aquat. Bot. – 1993. – V. 44. – P. 181-228.

931. Levin, S. A. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective / S. A. Levin // Annu Rev. Ecol. Evol. Syst. – 2003. – V. 34. – P. 575-604.

932. Li, L. Allocation to clonal and sexual reproduction and its plasticity in *Vallisneria spinulosa* along a water-depth gradient / L. Li [et al.] // Ecosphere. – 2018. – V. 9. – № 1. – P. e02070.

933. Li, W. Environmental opportunities and constraints in the reproduction and dispersal of aquatic plants / W. Li // Aquat. Bot. – 2014. – V. 118. – P. 62-70.

934. Li, Z. Q. Adaptation to water level variation: responses of a floating-leaved macrophyte *Nymphoides peltata* to terrestrial habitats / Z. Q. Li, D. Yu, J. Xu // Annales de Limnologie-International Journal of Limnology. – 2011. – V. 47. – № 1. – P. 97-102.

935. Li, Z. Seed weight and germination behavior of the submerged plant in the arid zone of northwest China / Z. Li [et al.] // Ecol. Evol. – 2015. – V. 5. – № 7. – P. 1504-1512.

936. Liang, Q. Characterization of Sparstolonin B, a Chinese herb-derived compound, as a selective toll-like receptor antagonist with potent anti-inflammatory properties / Q. Liang [et al.] // J. Biol. Chem. – 2011. – V. 286. – № 30. – P. 26470-9.

937. Lieffers, V. The effect of water level on the growth and reproduction of *Scirpus maritimus* var. *paludosus* / V. Lieffers, J. Shay // Can. J. Bot. – 1981. – V. 59. – № 2. – P. 118-121.

938. Lieu, S. M. Growth forms in the Alismatales. II. Two rhizomatous: *Sagittaria lancifolia* and *Butomus umbellatus* / S. M. Lieu // Can. J. Bot. – 1979. – V. 57. – № 1. – P. 2353-2373.

939. Liffen, T. Profiling the below ground biomass of an emergent macrophyte using an adapted ingrowth core method / T. Liffen, A. M. Gurnell, M. T. O'Hare // Aquat. Bot. – 2013a. – V. 110. – P. 97-102.

940. Liffen, T. Associations between the morphology and biomechanical properties of *Sparganium erectum*: Implications for survival and ecosystem engineering / T. Liffen [et al.] // Aquat. Bot. – 2013б. – V. 105. – P. 18-24.

941. Lin, Q. Impacts and recovery of the Deepwater Horizon oil spill on vegetation structure and function of coastal salt marshes in the northern Gulf of Mexico / Q. Lin // Env. Sci. Technol. – 2012. – V. 46. – P. 3737-43.

942. Linne, C. von Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. – Holmiae : Impensis L. Salvii, 1753. – Tomus II. – 1200 s.

943. Linne, C. von Genera plantarum. Eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm, et proportionem omnium fructificationis partium / C. Linne. – Holmia (Stockholm) : Impensis Laurentii Salvii, 1754. – 557 s.

944. Liu, F. H. Ecological consequences of clonal integration in plants / F. H. Liu, J. Liu, M. Dong // Front. Plant Sci. – 2016. – V. 7. – P. 770.

945. Liu, F. Size-dependent sex allocation in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae) / F. Liu, J. M. Chen, Q. F. Wang // Ann. Bot. Fenn. – 2009. – V. 46. – № 2. – P. 95-100.

946. Liu, F. The effect of pollination on resource allocation among sexual reproduction, clonal reproduction, and vegetative growth in *Sagittaria potamogetifolia* (Alismataceae) / F. Liu [et al.] // Ecol. Res. – 2010. – V. 25. – P. 495-499.

947. Liu, K. -M. Developmental study on the inflorescence and flower of *Caldesia grandis* Samuel (Alismataceae) / K. -M. Liu, L. -G. Lei, G. -W. Hu // Bot. J. Linn. Soc. – 2002. – V. 140. – № 1. – P. 39-47.

948. Liu, X. Growth characteristics and nutrient removal capability of plants in subsurface vertical flow constructed wetlands / X. Liu [et al.] // J. Ecol. Eng. – 2012. – V. 44. – P. 189-198.

949. Liu, Y. Is there a maximum length of strap-like leaves for submerged angiosperms? / Y. Liu [et al.] // Aquat. Bot. – 2020. – V. 161. – P. 103184.

950. Live, S. M. Growth forms in Alismatales. I *Alisma* triviale and species *Sagittaria* with upright vegetative axes / S. M. Live // Can. J. Bot. – 1979. – V.57. – № 21. – P. 2325-2352.

951. Lo Medico, J. M. Floral reversion and first record of pseudovivipary in some species of Poaceae / J. M. Lo Medico [et al.] // Adansonia. Sér. 3. – 2018. – V. 40. – № 5. – P. 59-66.

952. Loew, E. Familie Sparganiaceae / O. Von Kirchner, E. Loew, C. Schröter // Lebensgeschichte der Butenpflanzen Mitteleuropas. Bd. I. Abteilung 1. – Stuttgart : Verlags buchhandlung Eugen Uimer, 1908. S. 374-394.

953. Lohammar, G. Bulbils in the inflorescences of *Butomus umbellatus* / G. Lohammar // Svensk. Bot. Tidskr. – 1954. – Bd. 48. – H.2. – S. 485-488.

954. Lombardi, T. Germination requirements in a population of *Typha latifolia* / T. Lombardi [et al.] // Aquat. Bot. – 1997. – V. 56. – № 1. – P. 1-10.

955. Lombardi, T. Germinazione di *Typha* sp.pl. in relazione alla salinità del substrato e al tempo di post-maturazione dei semi / T. Lombardi, B. Lupi, A. Onnis // Informatore botanico Italiano. – 2003. – V. 35. – № 2. – P. 337-341.

956. Lombello, J. C. Dry soil determines the pseudoviviparous reproduction in *Comanthera nivea* (Eriocaulaceae) in the Campos Rupestres in south-eastern Brazil / J. C. Lombello [et al.] // Plant Species Biol. – 2020. – V. 35. – P. 81-88.

957. Lopp, J. Benefits of clonal propagation: impact of imported assimilates from connected ramets / J. Lopp, M. Sammul // Plant Ecol. – 2016. – V. 217. – Iss. 3. – P. 315-329.

958. Lowden, R. M. Revision of the genus *Pontederia* L. / R. M. Lowden // Rhodora. – 1973. – V. 75. – P. 426-483.

959. Lu, T. L. Studies on antiplatelet aggregation and antithrombosis action of total flavonoids of common Burreed / T. L. Lu [et al.] // Chin. Tradit. Herb. Drugs. (Chin.). – 1999. – V. 30. – P. 439-440.

960. Lucassen, E. C. H. E. T. Alkalinity generation and sediment CO_2 uptake influence establishment of *Sparganium angustifolium* in softwater lakes / E. C. H. E. T. Lucassen [et al.] // Freshwat. Biol. – 2009. – V. 54. – № 11. – P. 2300-2314.

961. Lui, K. Causes and consequences of extreme variation in reproductive strategy and vegetative growth among invasive populations of a clonal aquatic plant, *Butomus umbellatus* L. (Butomaceae) / K. Lui, F. L. Thompson, C. G. Eckert // Biol. Invasions. – 2005. – V. 7. – № 3. – P. 427-444.

962. Luther, H. Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenas-Gegend II / H. Luther // Acta Bot. Fenn. – 1951. – V. 50. – P. 1-370.

963. Luther, H. On life forms, and above-ground and underground biomass of aquatic macrofites / H. Luther // Acna Bot. Fennica. – 1983. – V. 123. – 23 p.

964. Ma, X. Support from mother ramets declines with increasing independence of daughter ramets in submerged clonal *Vallisneria natans* / X. Ma [et al.] // Aquat. Ecol. – 2021. – V. 55. – P. 299-308.

965. Madsen, J. D. The gemination of *Potamogeton pectinatus* tubers: environmental control by temperature and light / J. D. Madsen, M. S. Adams // Can. J. Bot. – 1988. – V. 66. – № 12. – P. 2523-2526.

966. Mäemets, H. Commented list of rare and protected vascular plants of inland water bodies of Estonia / H. Mäemets // Nature Conserv. Res. – 2016. – V. 1. – № 3. – P. 85-89.

967. Maguire, J. D. Influence of Pregermination Conditions on the Viability of Selected Marsh Plants, U. S. Army Corps of Engineers Dredged Material Research Program / J. D. Maguire, G. A. Heuterman // Technical Report, 1978. D-78-51. United States Army Corps of Engineers Waterways Experiment Station, Vicksburg, Mississippi, USA.

968. Mahabale, T. S. Occurrence of *Sparganium* in the decant intertrappeans of maghya Pradesh, India / T. S. Mahabale // Proc. Nat, Inst. Sei. India. – 1953. – V. XIX. – № 5. – P. 623-629.

969. Mangenot, G. Reflecsions sur les types biologiques des plantes vasculares / G. Mangenot // Candollea. – 1969. – V. 24. – № 2. – P. 279-294.

970. Manousaki, E. Halophytes – An emerging trend in phytoremediation / E. Manousaki, N. Kalogerakis // Int. J. Phytoremediation. – 2011. – V. 13. – P. 959-969.

971. Marburger, J. Biology and management of *Sagittaria latifolia* Willd (broad-leaf arrow-head) for wetland restoration and creation / J. Marburger // Restor. Ecol. – 2006. – V. 1. – № 4. – P. 248-255.

972. Marie-Victorin, F. Phytogeographical problems of Eastern Canada / F. Marie-Victorin // Amer. Midland Natur. – 1938. – V. 19. – № 3. – P. 489-558.

973. Marler, J. E. A study of the germination process of seeds of *Heteranthera limosa* : a thesis submitted… Ph. D. / J. E. Marler. – Baton Rouge, 1969. – 123 p.

974. Martin, W. Chloroplast genome phylogenetics: Why we need independent approaches to plant molecular evolution / W. Martin [et al.] // Trends Plant Sci. – 2005. – V. 10. – P. 203-209.

975. Martínez-Gómez, J. Developmental morphology and anatomy shed light on both parallel and convergent evolution of the umbellate inflorescence in monocots, underlain by a new variant of metatopy / J. Martínez-Gómez [et al.] // Front. Plant Sci. – 2022. – V. 13. – P. 873505.

976. Masuda, J. Short photoperiod induces dormansy in lotus (*Nelumbo nucifera*) / J. Masuda [et al.] // Ann. Bot. – 2006. – V. 97. – № 1. – P. 39-45.

977. Mayfield, M. M. The germination strategies of widespread annual plants are unrelated to regional climate / M. M. Mayfield [et al.] // Glob. Ecol. Biogeogr. – 2014. – V. 23. – № 12. – P. 1430-1439.

978. McCully, M. E. Variations in leaf number in *Hippuris*. A study of whorled phyllotaxis / M. E. McCully, H. M. Dale // Can. J. Bot. – 1961. – V. 39. – № 3. – P. 611-625.

979. McGilp, L. Dormancy Breaking Treatments in Northern Wild Rice (*Zizania palustris* L.) Seed Suggest a Physiological Source of Dormancy / L. McGilp, A. Semington, J. Kimball // Research Square. – 2002. – P. 1-21.

980. McNaughton, S. J. R- and k-selection in *Typha* / S. J. McNaughton // Amer. Natur. – 1975. – V. 109. – № 967. – P. 251-261.

981. Méndez, M. Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae) / M. Méndez, J. R. Obeso // Can. J. Bot. – 1993. – V. 71. – № 2. – P. 309-314.

982. Meng, H. Seed germination environments of *Typha latifolia* and *Phragmites australis* in wetland restoration / H. Meng [et al.] // Ecol. Eng. – 2016. – V. 96. – P. 194-199.

983. Merritt, D. M. Processes governing hydrochory along rivers: hydraulics, hydrology, and dispersal phenology / D. M. Merritt, E. E. Wohl // Ecol. Appl. – 2002. – V. 12. – № 4. – P. 1071-1087.

984. Meyer, F. J. Die Diaphragmen in den Blättern der Pandanales / F. J. Meyer // Planta. – 1933. – V. 20. – № 1. – P. 194-200.

985. Misson, G. Ecological characterization of *Hippuris vulgaris* populations growing in spring water rivers / G. Misson [et al.] // Phyton (Horn, Austria). – 2016. – V. 56. – № 2. – P. 209-224.

986. Miyaichi, Y. Studies on the Constituents and Anatomical Characteristics of the Sparganii Rhizome Derived from *Sparganium stoloniferum* Buch.-Ham. / Y. Miyaichi [et al.] // Natural Medicines. – 1995. – V. 49. – № 1. – P. 24-28.

987. Mochalova, O. A. Environmental Patterns of Distribution of *Sparganium emersum* and *S. hyperboreum* (Typhaceae) in Northeast Asia / O. A. Mochalova, D. Yu. Efimov // Inland Water Biol. – 2022. – V. 15. – № 6. – P. 784-793.

988. Moore, K. A. Environmental regulation of seed germination in *Zostera marina* L. (Eelgrass) in chesapeake bay-effects of light, oxygen and sediment burial / K. A. Moore, R. J. Orth, J. F. Nowak // Aquat. Bot. – 1993. – V. 45. – P. 79-91.

989. Moravcová, L. Germination and seedling establishment in *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica* and *A. lanceolatum* under different environmental conditions / L. Moravcová, P. Zákravský, Z. Hroudová // Folia Geobot. – 2001. – V. 36. – № 2. – P. 131-146.

990. Morinaga, T. Effect of alternating temperatures upon the germination of seeds / T. Morinaga // Am. J. Bot. – 1926. – V. 13. – № 2. – P. 141-158.

991. Morita, H. Morphological Observation of Seedling and Habitats of Flowering and Seed Production of *Monochoria korsakowii* Compared with Them of *M. vaginalis* var. *plantaginea* / H. Morita // Weed Research (雑 草 研 究). – 1982. – V. 27. – P. 16-21.

992. Morong, T. Studies in the Typhaceae. II. *Sparganium* / T. Morong // Bulletin of the Torrey Botanical Club. – 1888. – V. 15. – № 3. – P. 73-81.

993. Moyle, J. B. Wild rice – some notes, comments and problems / J. B. Moyle // Minn. Dept. Conserv. Div. Game and Fish. Spec. Publ. – 1967. – № 47. – 10 p.

994. Muenscher, W. C. Storage and germination of seeds of aquatic plants / W. C. Muenscher // Bull. Cornell Univers. Agr. Exp. Sta. – 1936. – V. 652. – P. 1-17.

995. Muenscher, W. C. Aquatic plants of the United States. / W. C. Muenscher. – New York : Comstock Publtahlng Co., 1944. – 374 p.

996. Müller, J. Influence of experimental soil disturbances on the diversity of plants in agricultural grasslands / J. Müller [et al.] // J. Plant Ecol. – 2014. – V. 7. – № 6. – P. 509-517. https://doi.org/10.1093/jpe/rtt062

997. Müller-Doblies, D. Über die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium* im Infloreszenz- und Blütenbau / D. Müller-Doblies // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzenges. Pflanzengeog. – 1970. – V. 89. – № 4. – S. 451-562.

998. Müller-Doblies, D. Über Prolepsis und verwandte Begriffe / D. Müller-Doblies, F. Weberling // Beitrage zur Biologie der Pflanzen. – 1984. – V. 59. – № 1. – S. 121-144.

999. Münch Ch. Bemerkungen über einige *Sparganien* (Igelkolben) / Ch. Münch // Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung – 1860. – V. 43. – P. 145-158.

1000. Naden, P. The influence of macrophyte growth typical of eutrophic conditions on river flow velocities and turbulence production / P. Naden [et al.] // Hydrol. Process. – 2006. – V. 20. – P. 3915-3938.

1001. Negruț, G. The study of some anatomical features in stems and leaves of macrophytes (*Hippuris vulgaris* L., *Iris pseudacorus* L. and *Nuphar lutea* (L.) Sm.) / G. Negruț, A. Nicolin, A. Neacșu // Res. J. Agric. Sci. – 2018. – V. 50. – № 4. – P. 420-429.

1002. Nikolakopoulou, M. Emergent macrophyte root architecture controls subsurface solute transport / M. Nikolakopoulou [et al.] // Water Resour. Res. – 2018. – V. 54. – № 9. – P. 5958-5972.

1003. Noba, K. Invasive Plants of West Africa: Concepts, Overviews and Sustainable Management / K. Noba [et al.] // Adv. Recycling Waste Manag. – 2017. – V. 2. – P. 121.

1004. Nozoe, T. Suppressive effect of rice bran incorporation in paddy soil on germination of *Monochoria vaginalis* and its relationship with electric conductivity / T. Nozoe [et al.] // Soil Sci. Plant Nutr. – 2012. – V. 58. – № 2. – P. 200-205.

1005. Nozoe, T. Promotive effect of soil solution on germination of *Monochoria vaginalis* under paddy conditions / T. Nozoe [et al.] // Soil Sci. Plant Nutr. – 2018. – V. 64. – № 3. – P. 396-405.

1006. Nurminen, L. Macrophyte species composition reflecting water quality changes in adjacent water bodies of lake Hiidenvesi, S W Finland / L. Nurminen // Ann. Bot. Fenn. – 2003. – V. 40. – P. 199-208.

1007. O'Hare, J. M. Influence of an ecosystem engineer, the emergent macrophyte *Sparganium erectum*, on seed trapping in lowland rivers and consequences for landform colonization / J. M. O'Hare [et al.] // Freshw. Biol. – 2012. – V. 57. – Iss. 1. – P. 104-115.

1008. O'Hare, M. T. The drag and reconfiguration experienced by five macrophytes from a lowland river / M. T. O'Hare, K. A. Hutchinson, R. T. Clarke // Aquat. Bot. – 2007. V. 86. P. 253-259.

1009. Oelke, E. A. Commercial production of wild rice / E. A. Oelke [et al.]. – St. Paul : University of Minnesota, Agricultural Extension Service, 1973. – Extension folder 284 p.

1010. Oertli, H. J. The Venice System for the classification of marine waters according to salinity / H. J. Oertli // Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli. – 1964. – V. 33.– P. 611.

1011. Ohga, I. A report on the longevity of the fruit of Nelumbium / I. Ohga // Jour. Bot. – 1926. – V. 64. P. 154-157.

1012. Ostarkowicz, J. The Use of Cattail (*Typha latifolia*) down as a Sacred Substance by the Interior and Coast Salish of British Columbia / J. Ostarkowicz [et al.] // J. of Ethnobio. – 2007. – V. 21. – № 2. – P. 77-90.

1013. Ozaki, Y. Germination characteristics of *Sagittaria trifolia* / Y. Ozaki, Y. Shimono, T. Tominaga // Weed Biol. Manag. – 2018. – V. 18. – № 4. – P. 160-166.

1014. Özbay, H. Antimicrobial Activity of Some Water Plants from the Northeastern Anatolian Region of Turkey / H. Özbay, A. Alim // Molecules. – 2009. – V. 14. – P. 321-328.

1015. Packer, J. G. Biological flora of the British Isles: *Phragmites australis* / J. G. Packer [et al.] // J. Ecol. – 2017. – V. 105. – № 4. – P. 1123-1162.

1016. Pai, A. The influence of environmental factors on the germination of *Acorus calamus* seeds / A. Pai, B. C. McCarthy // Seed Sci. Technol. – 2010. – V. 38. – № 2. – P. 390-398.

1017. Parkin, I. The evolution of the inflorescence / I. Parkin // J. Linn. Soc. – 1914. – V. 42. – № 287. – P. 511-563.

1018. Parzych, A. E. Accumulation of chemical elements by organs of *Sparganium erectum* L. and their potential use in phytoremediation process / A. E. Parzych // J. Ecol. Eng. – 2016. – V. 17. – Iss. 1. – P. 89-100.

1019. Pedraza, F. Allocating species in Grime's strategy space: an alternative to trait-based approaches / F. Pedraza, C. Martorell // Bot. Sci. – 2019. – V. 97. – № 4. – P. 649-660.

1020. Pellegrini M. O. O. Total evidence phylogeny of Pontederiaceae (Commelinales) sheds light on the necessity of its recircumscription and synopsis of *Pontederia* L. / M. O. O. Pellegrini, C. N. Horn, R. F. Almeida // PhytoKeys. – 2018. – V. 108. – № 1. – P. 25-83.

1021. Phartyal, S. S. Seed germination of mudflat species responds differently to prior exposure to hypoxic (flooded) environments / S. S. Phartyal, S. Rosbakh, P. Poschlod // Seed Sci. Res. – 2020. – V. 30. – № 4. – P. 1-7.

1022. Philbrick, C. T. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems / C. T. Philbrick, D. H. Les // Bioscience. – 1996. – V. 46. – P. 813-826.

1023. Pieper, S. J. Asymmetric hybridization in cattails (*Typha* spp.) and its implications for the evolutionary maintenance of native *Typha latifolia* / S. J. Pieper [et al.] // J. Hered. – 2017. – V. 108. – P. 479-487.

1024. Pignotti, J. *Scirpus* L. and related genera (Cyperaceae) in Italy / J. Pignotti // Webbia. – 2003. – V. 58. – Pt. 2. – P. 281-400.

1025. Píšová, S. Intraspecific differentiation of *Sparganium erectum* in the Czech Republic: molecular, genome size and morphometric analysis / S. Píšová, T. Fér // Preslia. – 2020. – V. 92. – № 2. – P. 137-165.

1026. Pollen-Bankhead, N. Quantifying the potential for flow to remove the emergent aquatic macrophyte *Sparganium erectum* from the margins of low–energy rivers / N. Pollen-Bankhead [et al.] // J. Ecol. Eng. – 2011. – V. 37. – № 2. – P. 1779-1788.

1027. Pollux, B. J. A. Differences in endozoochorous dispersal between aquatic plant species, with reference to plant population persistence in rivers / B. J. A. Pollux, L. Santamaria, N. J. Ouborg // Freshwat. Biol. – 2005. – V. 50. – № 2. – P. 232-242.

1028. Pollux, B. J. A. The effect of seed morphology on the potential dispersal of aquatic macrophytes by the common carp (*Cyprinus carpio*) / B. J. A. Pollux [et al.] // Freshwat. Biol. – 2006. – V. 51. – P. 2063-2071.

1029. Pollux, B. J. A. Plant dispersal in rivers: A mechanistic and molecular approach: Proefschrift ter verkrijging van de graad van doctor / B. J. A. Pollux. – Wageningen, 2007. – 159 p.

1030. Pollux B. J. A. Reproductive strategy, clonal structure and genetic diversity in populations of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in river systems / Pollux B. J. A. [et al.] // Molecular Ecology. – 2007a. – V. 16. – № 2. – P. 313-325.

1031. Pollux, B. J. A. Consequences of intraspecific seed-size variation in *Sparganium emersum* for dispersal by fish / B. J. A. Pollux [et al.] // Funct. Ecol. – 2007б. – V. 21. – № 6. – P. 1084-1091.

1032. Pollux, B. J. A. Intraspecific variation of seed floating ability in *Sparganium emersum* suggests a bimodal dispersal strategy / B. J. A. Pollux [et al.] // Aquat. Bot. – 2009. – V. 90. – № 2. – P. 199-203.

1033. Pollux, B. J. A. The experimental study of seed dispersal by fish (ichthyochory) / B. J. A. Pollux // Freshwat. Biol. – 2011. – V. 56. – № 2. – P. 197-212.

1034. Pomazkina, G. Structure of epiphyton communities on Lake Baikal submerged macrophytes / G. Pomazkina, L. Kravtsova, E. Sorokovikova // Limnological Review. – 2012. – V. 12. – № 1. – P. 19-27.

1035. Popova, S. Early Miocene flora of central Kazakhstan (Turgai Plateau) and its paleoenvironmental implications / S. Popova [et al.] // Plant Diversity. – 2019. – V. 41. – P. 183-197.

1036. Prausová, R. Testing achene germination of *Potamogeton praelongus* Wulfen / R. Prausová, J. Janová, L. Šafářová // Cent. Eur. J. Biol. – 2013. – V. 8. – № 1. – P. 78-86.

1037. Probert, R. J. Recalcitrant seed storage physiology in three aquatic grasses (*Zizania palustria*, *Spartina anglica* and *Porteresia coarctata*) / R. J. Probert, P. L. Longley // Ann. Bot. – 1989. – V. 63. – № 1. – P. 53-63.

1038. Puijalon, S. Abiotic stresses increase plant regeneration ability / S. Puijalon, F. Piola, G. Bornette // Evol. Ecol. – 2008. – V. 22. – № 4. – P. 493-506.

1039. Punt, W. Sparganiaceae and Typhaceae / W. Punt // Review of Palaeobotany and Palynology. – 1975. – V. 19. – P. 75-88.

1040. Rasran, L. Ecological niches of an introduced species *Typha laxmannii* and native *Typha* species in Austria / L. Rasran [et al.] // Aquat. Bot. – 2021. – V. 174. – P. 103430.

1041. Raunkiaer, C. The life form of plants and statistical plant geography / C. Raunkiaer. – Oxford : Clatrendon Press, 1934. – 632 p.

1042. Raunkiaer, C. Plant life forms / C. Raunkiaer. – Oxford : Clarendon Press; – London : Oxford University Press, 1937. – 105 p.

1043. Ricketson, J. Sparganiaceae Bur–Reed Family / J. Ricketson // Journal of the Arizona – Nevada Academy of Science. – 2001. – V. 33. – № 1. – Part 6. – P. 65-68.

1044. Ridley, H. N. The Dispersal of Plants throughout the World / H. N. Ridley. – Kent : L. Reeve & Co., 1930. – 744 p.

1045. Riits, T. Dispresal of plants fragments in small streams / T. Riits, K. Sand-Jensen // Frashwat. Biol. – 2006. – V. 51. – № 2. – P. 274-286.

1046. Ringim, A. S. Implication of Invasive Plant *Typha domingensis* on Biodiversity: An Ecological Study of the Hadejia-Nguru Wetlands / A. S. Ringim, B. B. Sabo, H. Harry // Nigeria Scholarly Journal of Biological Science. – 2015. – V. 4. – № 5. – P. 40-46.

1047. Roiloa, S. R. Developmentally-programmed division of labour in the clonal invader *Carpobrotus edulis* / S. R. Roiloa [et al.] // Biol. Invasions. – 2013. – V. 5. – P. 1895-1905.

1048. Ronquist, F. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space / F. Ronquist [et al.] // Syst. Biol. – 2012. – V. 61. – № 3. – P. 539-42.

1049. Rosbakh, S. Initial temperature of seed germination as related to species occurrence along a temperature gradient / S. Rosbakh, P. Poschlod // Funct. Ecol. – 2015. – V. 29. – № 1. – P. 5-14.

1050. Rosbakh, S. Broad seed germination niche as an adaptation to heterogeneous aquatic habit –a case study of four *Potamogeton* species / S. Rosbakh, P. Poschlod // Inland Wat. Biol. – 2019. – V. 12. – № 1. – P. 68-73.

1051. Rosbakh, S. Bleaching and cold stratification can break dormancy and improve seed germination in Cyperaceae / S. Rosbakh [et al.] // Aquat. Bot. – 2019. – V. 158. – P. 103128.

1052. Rothert, W. A. Übersicht der Sparganien des Russischen Reiches (zugleich Europa's) / W. A. Rothert // Тр. Бот. сада Юрьевского ун-та. – 1910. – Т. 11. – Вып. 1. – С. 11-32.

1053. Rudolphi, F. K. L. Systema orbis vegetabilium: quod gratiosi medicorum ordinis consensu et auctoritate / F. K. L. Rudolphi. – Gryphiae : Typis F.Guil. Kunike, 1830. – 80 p.

1054. Rutishauser, R. Polymerous leaf whorls in vascular plants: developmental morphology and fuzziness of organ identities / R. Rutishauser // Int. J. Plant Sci. – 1999. – V. 160. – № S6. – P. S81-S103.

1055. Rydberg, P. A. Family 2. Sparganiaceae. North American Flora. – New York : New York Botanical Garden, 1909. – V. 17. – Part I: Pandanales – Poales. – P. 5-10.

1056. Sádlo, J. Plant dispersal strategies: a new classification based on the multiple dispersal modes of individual species / J. Sádlo [et al.] // Preslia. – 2018. – V. 90. – Iss. 1. – P. 1-22.

1057. Sagova-Mareckova, M. Impact of oxygen released by the roots of aquatic macrophytes on composition and distribution of benthic macroinvertebrates in a mesocosm experiment / M. Sagova-Mareckova, J. Kvet // Arch. Hydrobiol. – 2002. – V. 155. – № 4. – P. 567-584.

1058. Sakai, A. Size-dependent ESS sex allocation in wind-pollinated cosexual plants: fecundity vs. stature effects / A. Sakai, S. Sakai // J. Theor. Biol. – 2003. – V. 222. – № 3. – P. 283-295.

1059. Sakurai, Y. Changes of flora, vegetation area and biomass of aquatic plants in the recent progress of eutrophication in Lake Kasumigaura / Y. Sakurai // Res. Rep. Natl Inst. Environ. Stud. – 1981. – V. 22. – P. 229-279.

1060. Salisbury, E. The reproductive capacity of plants / E. Salisbury. – London : G. Bell & Sons, Ltd., 1942. – 244 p.

1061. Samson, D. A. Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants / D. A. Samson, K. S. Werk // Am. Nat. – 1986. – V. 127. – № 5. – P. 667-680.

1062. Sand-Jensen, K. Photosynthetic use of inorganic carbon among primary and secondary water plants in streams / K. Sand-Jensen, M. F. Pedersen, S. L. Nielsen // Freshwat. Biol. – 1992. – V. 27. – P. 283-293.

1063. Sand-Jensen, K. Velocity gradients and turbulence around macrophyte stands in streams / K. Sand-Jensen, M. F. Pedersen // Freshw. Biol. – 1999. – V. 42. – № 2. – P. 315-328.

1064. Santamaría, L. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment / L. Santamaría // Acta Oecol. – 2002. – V. 23. – № 3. – P. 137-154.

1065. Sarapultsev, I. E. The Phenomenon of pseudoviviparity in alpine and arctomontane grasses (*Deschampsia* Beauv., *Festuca* L., and *Poa* L.) / I. E. Sarapultsev // Russ. J. Ecol. – 2001. – V. 32. – № 3. – P. 170-178.

1066. Sârbu, A. *Butomus umbellatus* morpho-structural considerations on adaptive plasticity / A. Sârbu [et al.] // Analele ştiinţifice ale Universităţii "Al. I. Cuza" Iaşi. T. LV, fasc. 1, s.II a. Biologie vegetală, – Iaşi : Editura Universităţii «Al.I. Cuza», 2009. – P. 58-67.

1067. Sarneel, J. M. Colonisation processes in riparian fen vegetation : PhD thesis / J. M. Sarneel. – Utrecht, 2010. – 160 p.

1068. Sarneel, J. M. Post-dispersal probability of germination and establishment on the shorelines of slow-flowing or stagnantwater bodies / J. M. Sarneel, M. B. Soons // J. Veget. Sci. – 2012. – V. 23. – P. 517-525.

1069. Sarneel, J. M. The dispersal capacity of vegetative propagules of riparian fen species / J. M. Sarneel // Hydrobiologia. – 2013. – V. 710. – № 1. – P. 219-225.

1070. Savinykh, N. P. Modularity as a basis of heterochronies and heterotopies in flowering plants / N. P. Savinykh // Paleontogical Journal. – 2015. – V. 49. – № 14. – P. 1-10.

1071. Savinykh, N. A monopodial rosette model of shoot formation as a program of secondary-aquatic grasses appearing / N. Savinykh, S. Shabalkina // BIO Web of Conferences. – 2021. – V. 38. – P. 00109.

1072. Saw, C. L. L. Traditional Chinese Medicine: Anti-Inflammation for Cancer Prevention / C. L. L. Saw, C. L. Saw, L. S. T. Chew // Traditional Chinese Medicine : Scientific Basis for Its Use / ed. J. D. Adams. – Cambridge : RSC Publishing, 2013. – P. 163-185.

1073. Schmid, B. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants / B. Schmid // Evol. Trends Plants. – 1990. – V. 4. – № 3. – P. 25-34.

1074. Schmid, F. Die Erfassund der Vegetationseinheites mit floristischen und morphologischen Analysen / F. Schmid // Ber. der Schweiz. Bot. Gesellsch. – 1963. – Bd. 73. – S. 276-324.

1075. Schneider, R. L. Hydrochory and regeneration in a bald cypress-water tupelo swamp forest / R. L. Schneider, R. R. Sharitz // Ecology. – 1988. – V. 69. – № 4. – P. 1055-1063.

1076. Schultz, C. H. Natürliches system des pflanzenreichs nach seiner inneren organisation, nebst einer vergleichenden darstellung der wichtigsten aller früheren künstlichen und natürlichen pflanzensysteme. Mit einer Kupfertafel / C. H. Schultz. – Berlin : Verlage von August Hirschwald, 1832. – 624 s.

1077. Schürhoff, P. N. Die Antipodenvermehrung der Sparganiaceae / P. N. Schürhoff // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. – 1920. – V. 38. – P. 346-349.

1078. Schweingruber, F. H. Anatomic Atlas of Aquatic and Wetland Plant Stems / F. H. Schweingruber [et al.]. – Cham, Switzerland : Springer International Publishing, 2020. – 487 p.

1079. Sculthorpe, C. D. The biology of aquatic vascular plants / C. D. Sculthorpe. – London : Edward Arnold Publishers Ltd., 1967. – 610 p.

1080. Šerá, B. Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants / B. Šerá, M. Šerý // Folia Geobot. – 2004. – V. 39. – P. 27-40.

1081. Setyawati, T. A guide book to invasive plant species in Indonesia / T. Setyawati [et al.] ; eds. T. Partomihardjo [et al.]. – Bogor : Research, Development and Innovation Agency. Ministry of Environment and Forestry, 2015. – 418 p.

1082. Shatilova, I. The history of flora and vegetation of Georgia (South Caucasus) / I. Shatilova. – Tbilisi : Georgian National Museum, 2011. – 200 p.

1083. Shcherbakov, A. V. Problems in creating lists of protected species for regional Red Data Books: aquatic vascular plants of European Russia and North Caucasus as case studies / A. V. Shcherbakov, N. V. Lyubeznova // Wulfenia. – 2017. – V. 24. – P. 171-192.

1084. Shepard, C. C. The protective role of coastal marshes: a systematic review and meta-analysis / C. C. Shepard, C. M. Crain, M. W. Beck // PLoS One. – 2011. – P. 6:e27374.

1085. Shipley, B. Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate / B. Shipley, M. Parent // Funct. Ecol. – 1991. – V. 5. – № 1. – P. 111-118.

1086. Simkovic, V. Flowering Rush (*Butomus umbellatus*): Best Management Practices in Ontario / V. Simkovic // Ontario Invasive Plant Council. – Peterborough : Ontario Invasive Plant Council, 2020. – 43 p.

1087. Simpson, G. M. A study of germination in seed of wild rice (*Zizania aquatica*) / G. M. Simpson // Can. J. Bot. – 1966. – V. 44. – № 1. – P. 1-9.

1088. Smith, A. L. Life cycle of the marsh grass, *Scolochloa festucacea* / A. L. Smith // Can. J. Bot. – 1973. – V. 51. – № 9. – P. 1661-1668.

1089. Smith, D. R. Mutation rates in plastid genomes: They are lower than you might think / D. R. Smith // Genome Biol. Evol. – 2015. – V. 7. – P. 1227-1234.

1090. Smits, A. J. M. Germination requirements and seed banks of some nymphaeid macrophytes: *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze / A. J. M. Smits, P. H. Avesaath, G. van der Velde // Freshwat. Biol. – 1990. – V. 24. – № 2. – P. 315-326.

1091. Soerjani, M. Weeds of rice in Indonesia / M. Soerjani, A. J. G. H. Kostermans, G. Tjitrosoepomo. – Jakarta : Balai Pustaka, 1987. – P. 484-489.

1092. Sokoloff, D. D. Shoot Development in members of an ancient aquatic angiosperm lineage, Ceratophyllaceae: a new interpretation facilitates comparisons with Chloranthaceae / D. D. Sokoloff, E. S. El, M. V. Remizowa // Symmetry. – 2022. – V. 14. – P. 1288.

1093. Soltis P. S. The role of hybridization in plant speciation / P. S. Soltis, D. E. Soltis // Annu. Rev. Plant Biol. – 2009. – V. 60. – P. 561-588.

1094. Soltis, D. E. Advances in the study of polyploidy since plant speciation / D. E. Soltis, P. S. Soltis, J. A. Tate // New Phytologist. – 2003. – V. 161. – P. 173-191.

1095. Song, M. Clonal plants and plant species diversity in wetland ecosystems in China / M. Song, M. Dong // J. Veg. Sci. – 2002. – V. 13. – Iss. 2. – P. 237-244.

1096. Soomers, H. The dispersal and deposition of hydrochorous plant seeds in drainage ditches / H. Soomers [et al.] // Freshwat. Biol. – 2010. – V. 55. – Iss. 10. – P. 2032-2046.

1097. Soomers, H. Fragmentation and seed dispersal in freshwater wetlands Fragmentatie en zaadverspreiding in zoetwaterwetlands (met een samenvatting in het Nederlands) : Dis… proefschrift. – Utrecht, 2012. – 201 p.

1098. Soomers, H. Wind and Water Dispersal of Wetland Plants Across Fragmented Landscapes / H. Soomers [et al.] // Ecosystems. – 2013. – V. 16. – № 3. – P. 434-451.

1099. Soons, M. B. Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks / M. B. Soons [et al.] // J. Ecol. – 2008. – V. 96. – P. 619-627.

1100. Sosnová, M. Distribution of clonal growth forms in wetlands / M. Sosnová, R. van Diggelen, J. Klimešová // Aquat. Bot. – 2010. – V. 92. – P. 33-39.

1101. Sousa, D. J. L. Flora da Bahia: Pontederiaceae / D. J. L. Sousa, A. M. Giulietti // Sitientibus Sér. Ci. Biol. – 2014. – V. 14. – P. 14-30.

1102. Sousa, D. J. L. Morphological and anatomical patterns in Pontederiaceae (Commelinales) and their evolutionary implications / D. J. L. Sousa [et al.] // Aquat. Bot. – 2016. – V. 129. – P. 19-30.

1103. Sparling, D. W. Metal concentrations in aquatic macrophytes as influenced by soil and acidification / D. W. Sparling, T. P. Lowe // Water Air Soil Pollut. – 1998. – V. 108. – № 1–2. – P. 203-221.

1104. Späth, H. L. Der Johannistrieb / H. L. Späth. – Berlin : Verlags buchhandlung Paul Parey, 1912. – 91 s.

1105. Squires, L. Water-depth tolerances of the dominant emergent macrophytes of the Delta Marsh, Manitoba / L. Squires, A. G. van der Valk // Can. J. Bot. – 1992. – V. 70. – № 9. – P. 1860-1867.

1106. Stake, B. E. Higher Vegetation and Nitrogen in a Rivulet in Central Sweden / B. E. Stake // Hydrologie. – 1967. – V. 29. – № 1. – P. 107-124.

1107. Stamatakis, A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies / A. Stamatakis // Bioinformatics. – 2014. – V. 30. – № 9. – P. 1312-3.

1108. Staniforth, R. J. An experimental study of water dispersal in *Polygonum* spp. / R. J. Staniforth, P. B. Cavers // Can. J. Bot. – 1976. – V. 54. – P. 2587-2596.

1109. Steinbauer, G. P. Dormancy and Germination of Seeds of the Bur Reeds, *Sparganium* spp. / G. P. Steinbauer, O. Neal // Pap. Michigan Acad. Sci., Arts and Letters. – 1950. – V. 34. – Pt. 1. – P. 33-38.

1110. Stevenson, S. C. Ecological relationships of wild rice, *Zizania aquatica*. 6. The effects of increases in water depth on vegetative and reproductive production / S. C. Stevenson, P. Lee // Can. J. Bot. – 1987. – V. 65. – № 10. – P. 2128-2132.

1111. Stewart, H. Seed germination of two cattail (*Typha*) species as a function of everglades nutrient levels / H. Stewart [et al.] // Wetlands. – 1997. – V. 17. – № 1. – P. 116-122.

1112. Strange, A. Comparative floral anatomy of Pontederiaceae / A. Strange, P. J. Rudall, C. J. Prychid // Bot. J. Linn. Soc. – 2004. – V. 144. – № 4. – P. 395-408.

1113. Su, H. Seed germination indicates adaptive transgenerational plasticity in a submerged macrophyte / H. Su [et al.] // Front. Plant Sci. – 2018. – V. 9. – P. 1592.

1114. Su, T. Characterization of the complete chloroplast genome of *Sparganium stoloniferum* (Poales: Typhaceae) and phylogenetic analysis / T. Su [et al.] // Mitochondrial DNA. Part B. – 2019. – V.4. – № 1. – P. 1402-1403.

1115. Sua, T. Characterization of the complete chloroplast genome of *Sparganium glomeratum* (Typhaceae) from Jilin Province, China and phylogenetic analysis / T. Sua [et al.] // Mitochondrial DNA. Part B. – 2019. – V. 4. – № 1. – 1402-1403.

1116. Sulman, J. D. Systematics, biogeography, and character evolution of *Sparganium* (Typhaceae): diversification of a widespread aquatic lineage / J. D. Sulman [et al.] // Am. J. Bot. – 2013. – V. 100. – P. 2023-2039.

1117. Sun, K. *Sparganium* Linnaeus / K. Sun, D. A. Simpson // Flora of China. V. 23: Acoraceae through Cyperaceae / eds. Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong. – Beijing ; St.-Louis : Science Press, Missouri Botanical Garden Press, 2010. – P.158-161.

1118. Syranidou, E. *Juncus* spp. – the helophyte for all (phyto)remediation purposes? / E. Syranidou, S. Christofilopoulos, N. Kalogeraki // New Biotechnol. – 2017. – V. 25. – P. 43-55.

1119. Teteryuk, B. Yu. *Sparganion hyperborei* – new alliance in water-bodies of the Arctic and mountainous regions of Eurasia / B. Yu. Teteryuk, O. V. Lavrinenko, L. M. Kipriyanova // Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. – 2022. – V. 11. – № 2. – P. 1-8.

1120. Thomas, J. R. A landscape perspective of the stream corridor invasion and habitat characteristics of an exotic (*Dioscorea oppositifolia*) in a pristine watershed in Illinois / J. R. Thomas, B. Middleton, D. J. Gibson // Biological Invasions. – 2006. – V. 8. – P. 1103-1113.

1121. Thompson, D. Q. Spread, impact, and control of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North American wetlands / D. Q. Thompson, R. L. Stuckey, E. B. Thompson // Fish and Wildlife Research 2. U.S. Deparlment of the Interior, Fish and Wildlife Service. – Washington : DC, 1987. – 55 p.

1122. Thompson, F. L. Trade-offs between sexual and clonal reproduction in an aquatic plant: experimental manipulations vs. phenotypic correlations / F. L. Thompson, C. G. Eckert // J. Evol. Biol. – 2004. – V. 17. – № 3. – P. 581-592.

1123. Tillich, H. -J. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons) / H. -J. Tillich // Annals Bot. – 2007. – V. 100. – № 7. – P. 1413-1429.

1124. Tochigi, K. Phenological shift along an elevational gradient and dispersal of pollen and seeds maintain a hybrid zone between two cherry tree species / K. Tochigi [et al.] // Plant Spec. Biol. – 2021. – V. 36. – P. 230-245.

1125. Tomsich, C. S. Paleofloristicand paleoenvironmental information from a Late Cretaceous (Maastrichtian) flora of the Lower Cantwell Formation near Sable Mountain, Denali National Park, Alaska / C. S. Tomsich [et al.] // Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol. – 2010. – V. 295. – P. 389-408.

1126. Troll, W. Die infloreszenzen / W. Troll. – Jena : Fischer Verlag, 1964. – Bd. 1. – 615 s.

1127. Troll, W. Die infloreszenzen. Typologie und stellung im aufbau des vegetationskörpers. – Jena : VEB Gustav Fischer Verlag, 1969. – Bd. 2. – 630 s.

1128. Tsuchiya, T. Population dynamics, productivity and biomass allocation of *Zizania latifolia* in an aquatic-terrestrial ecotone / T. Tsuchiya, A. Shinozuka, I. Ikusima // Ecological Research. – 1993. – V. 8. – P. 193-198.

1129. Tucker, R. C. Effects of water depth and seed provenance on the growth of wild rice (*Zizania aquatica* L.) / R. C. Tucker [et al.] // Aquat. Bot. – 2011. – V. 94. – Iss. 3. – P. 113-118.

1130. Tungmunnithum, D. Morphological variations among populations of *Monochoria vaginalis* s.l. (Pontederiaceae) in Thailand / D. Tungmunnithum [et al.] // Phytotaxa. – 2016. – V. 268. – № 1. – P. 57-68.

1131. Urgamal, M. Conspectus of the vascular plants of Mongolia / M. Urgamal [et al.]. – Ulanbatar : «Admon» Press, 2014. – 282 c.

1132. Urziceanu, M. Updated list of non-native ornamental plants in Romania / M. Urziceanu [et al.] // Contribuţii Botanice. – 2020. – V. LV. – P. 59-82.

1133. Vallejo-Marin, M. The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating / M. Vallejo-Marin, M. E. Dorken, S. C. H. Barrett // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. – 2010. – V. 41. – № 1. – P. 193-213.

1134. van den Brink, F. W. B. Effects of substrate parameters on growth responses of eight helophyte species in relation to flooding / F. W. B. van den Brink [et al.] // Aquat. Bot. – 1995. – V. 50. – P. 79-97.

1135. van den Broek, T. Variation in seed buoyancy of species in wetland ecosystems with different flooding dynamics / T. van den Broek, R. van Diggelen, R. Bobbink // J. Veget. Sci. – 2005. – V. 16. – № 5. – P. 579-586.

1136. van der Valk, A. G. Effects of prolonged flooding on the distribution and biomass of emergent species along a fresh-water wetland coenocline / A. G. van der Valk // Vegetatio. – 1994. – V. 110. – № 2. – P. 185-196.

1137. van Drunen, W. E. Trade-offs between clonal and sexual reproduction in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) scale up to affect the fitness of entire clones / W. E. van Drunen, M. E. Dorken // New Phytol. – 2012. – V. 196. – № 2. – P. 606-616.

1138. van Drunen, W. E. Consequences of clonality for sexual fitness: clonal expansion enhances fitness under spatially restricted dispersal / W. E. van Drunen, M. van Kleunen, M. E. Dorken // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. – 2015. – V. 112. – № 29. – P. 8929-8936.

1139. van Kleunen, M. Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant / M. van Kleunen, M. Fischer, B. Schmid // Oikos. – 2001. – V. 94. – № 3. – P. 515-524.

1140. van Leeuwen, C. H. A. Hydrology, shore morphology and species traits affect seed dispersal, germination and community assembly in shoreline plant communities / C. H. A. van Leeuwen [et al.] // J. Ecol. – 2014. – V. 102. Iss. 4. – P. 998-1007.

1141. van Vierssen, W. Some notes on the germination of seeds of *Najas marina* L. / W. van Vierssen // Aquat. Bot. – 1982. – V. 12. – P. 201-203.

1142. van Welzen, P. C. Wallace's Line and plant distributions: Two or three phytogeographical areas and where to group Java? / P. C. Van Welzen, J. A. N. Parnell, J. W. F. Slik // Biol. J. Linn. Soc. – 2011. – V. 103. – P. 531-45.

1143. Varty, A. K. Examining effects of elevated temperature, pH, and salinity on early growth of *Zizania palustris* L. to improve restoration outcomes in Michigan lakes / A. K. Varty [et al.] // Wetlands Ecol. Manage. – 2024. – V. 32. – № 4. – P. 605-619.

1144. Vegetti, A. C. Synflorescence typology in Cyperaceae / A. C. Vegetti // Ann. Bot. Fennici. – 2003. – V. 40. – P. 35-46.

1145. Verhoeven, J. T. A. Wetlands for wastewater treatment: opportunities and limitations / J. T. A. Verhoeven, A. F. M. Meuleman // J. Ecol. Eng. – 1999. – V. 12. – P. 5-12.

1146. Verkhozina, A. V. Findings to the flora of Russia and adjacent countries: New national and regional vascular plant records, 2 / A. V. Verkhozina [et al.] // Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. – 2020. – V. 9. – № 1. – P. 139-154.

1147. Vermaat, J. E. Why do reed beds decline and fail to re-establish? A case study of Dutch peat lakes / J. E. Vermaat, B. Bos, P. van der Burg // Freshwat. Biol. – 2016. – V. 61. – № 9. – P. 1580-1589.

1148. Vitalis, R. Multilocus genetic structure at contrasted spatial scales of the endangered water fern *Marsilea strigosa* Willd. (Marsileaceae, Pteridophyta) / R. Vitalis [et al.] // Am. J. Bot. – 2002. – V. 89. – № 7. – P. 1142-1155.

1149. Vuille, F. -L. The reproductive biology of the genus *Baldellia* (Alismataceae) / F. -L. Vuille // Plant Syst. Evol. – 1988. – V. 159. – № 3/4. – P. 173-183.

1150. Vukojicic, S. *Caldesia parnassiifolia* / S. Vukojicic, M. Jankovic // The red data book of flora of Serbia. 1: Extinct and critically endangered taxa / ed. V. Stevanovic. – Belgrade : 1999. – P. 62-63.

1151. Vukovic, N. Grime's *CSR* strategies of the invasive plants in Croatia / N. Vukovic [et al.] // Periodicum Biologorum. – 2014. – V. 116. – № 3. – P. 323-329.

1152. Vymazal, J. Emergent plants used in free water surface constructed wetlands: a review / J. Vymazal // Ecol. Eng. – 2013. – V. 61. – P. 582-592.

1153. Vymazal, J. Accumulation of heavy metals in aboveground biomass of *Phragmites australis* in horizontal flow constructed wetlands for wastewater treatment: a review / J. Vymazal, T. Březinová // Chem. Eng. J. – 2016. – V. 290. – P. 232-42.

1154. Wagner, E. J. Effect of overwinter hydration, seed storage time, temperature, photoperiod, water depth, and scarification on seed germination of some *Schoenoplectus*, *Polygonum*, *Eleocharis* and *Alisma* species / E. J. Wagner, R. W. Oplinger // Aquat. Bot. – 2017. – V. 136. – P. 164-174.

1155. Wan, X. -C. Seed germination responses of *Monochoria korsakowii* Regel et Maack, a threatened paddy weed, to temperature and soil moisture / X. -C. Wan, G. -X. Wang, I. Washitani // Plant Species Biol. – 2004. – V. 19. – № 3. – P. 203-207.

1156. Wang Q., Haynes R. R., Hellquist C. B. *Caldesia* / Q. Wang, R. R. Haynes, C. B. Hellquist // Flora of China : in 25 v. / Eds. Z. Wu, P. H. Raven, D. Hong. – Beijing : Science Press ; – St. Louis : Missouri Botanical Garden Press, 2010. – V. 23. – P. 87. – 515 p.

1157. Wang, G. Taxonomy of the genus *Monochoria* (Pontederiaceae) in Asia / G. Wang [et al.] // Curr. Plant Biol. – 2004. – V. 5. – P. 39-52.

1158. Wang, G. *Zizania aquatica*-duck ecosystem with recycled biogas slurrymaintained crop yield / G. Wang [et al.] // Nutr. Cycl. Agroecosyst. – 2019. – V. 115. – P. 331-345.

1159. Wang, G. -X. Effects of time of sowing, shading and compound fertilizer application on growth and seed production of *Monochoria korsakowii* Regel et Maack and *M. vaginalis* (Burm.f.) Kunth. / G. -X. Wang, T. Kusanagi, K. Itoh // J. Weed Sci. Technol. – 1997. – V. 42. – P. 135-143.

1160. Wang, H. Invasive aquatic plants in China / H. Wang [et al] // Aquatic Invasions. – 2016. – V. 11. – Is. 1. – P. 1-9.

1161. Wang, Q. Morphological changes and resource allocation of *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf in response to different submergence depth and duration / Q. Wang [et al.] // Flora. – 2014. – V. 209. – Iss. 5–6. – P. 279-284.

1162. Wang, X. Antioxidant activities in vitro and in vivo of water-soluble polysaccharide isolated from *Sparganium stoloniferum* Buch.-Ham / X. Wang [et al.] // Pak. J. Pharm. Sci. – 2015. – V. 28. – № 1. – P. 147-151.

1163. Ward, F. L. Proterogyn in *Sparganium eurycarpum* / F. L. Ward // Botanical Gazette. – 1882. – V. 7. – S. 100.

1164. Watson, M. A. Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant / M. A. Watson // Am. Nat. – 1984. – V. 123. – № 3. – P. 411-26.

1165. Weber, H. Über das wachstum des rhizoms von *Butomus umbellatus* L. / H. Weber // Planta. – 1950. – V. 38. – P. 196-204.

1166. Weiner, J. Size variability and competition in plant monocultures / J. Weiner, S. C. Thomas // Oikos. – 1986. – V. 47. – № 2. – P. 211-222.

1167. Weir, C. E. A developmental study of wild rice, *Zizania aquatica* L. / C. E. Weir, H. M. Dale // Can. J. Bot. – 1960. – V. 38. – № 5. – P. 719-741.

1168. Wetzel, R. G. Limnology: Lake and River Ecosystems / R. G. Wetzel. – San Diego : Academic Press, 2001. – 1014 p.

1169. Wiessner, A. Influence of helophytes on redox reactions in their rhizosphere / A. Wiessner [et al.] ; eds. M. Mackova, D. Dowling, T, Macek // Phytoremediation rhizoremediation. – Springer : Heidelberg, 2006. – P. 69-82.

1170. Wilder, G.J. Symmetry and development of *Butomus umbellatus* (Butomaceae) and *Limnocharis flava* (Limnocharitaceae) // Amer. J. Bot. – 1974. – V. 61. – № 4. – P. 379-394.

1171. Willis, C. G. The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants / C. G. Willis [et al.] // New Phytol. – 2014. – V. 203. – № 1. – P. 300-9.

1172. Willson, M. F. Resource allocation and floral sex ratios in *Zizania aquatica* / M. F. Willson, K. P. Ruppel // Can. J. Bot. – 1984. – V. 62. – № 4. – P. 799-805.

1173. Winkler, E. Two fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects / E. Winkler, M. Fischer // Plant Ecol. – 1999. – V. 141. – P. 191-199.

1174. Wu, D. -W. New isocoumarin and stilbenoid derivatives from the tubers of *Sparganium stoloniferum* (Buch.-Ham.) / D. -W. Wu [et al.] // Nat. Prod. Res. – 2017. – V. 31. – № 2. – P. 131-137.

1175. Wu, H. Organelle phylogenomics and extensive conflicting phylogenetic signals in the monocot order Poales / H. Wu [et al.] // Front. Plant Sci. – 2022. – V. 12. – P. 824672.

1176. Wu, H. Rapid preparative isolation of a new phenylpropanoid glycoside and four minor compounds from *Sparganium stoloniferum* using high-speed counter-current chromatography as a fractionation tool / H. Wu [et al.] // J. Sep. Sci. – 2012. – V. 35. – № 9. – P. 1160-6.

1177. Wu, Z. Effects of highland environments on clonal diversity in aquatic plants: An interspecific comparison study on the Qinghai-Tibetan Plateau / Z. Wu [et al.] // Front. Plant. Sci. – 2022б. – V. 13. – P. 1040282.

1178. Xi, Z. Experimental study on Rhizoma sparganii and Radices zedoariae treating hepatic fibrosis / Z. Xi [et al.] // China Journal of Chinese Materia Medica. – 2002. – V. 27. – № 3. – P. 929-32.

1179. Xian, M. Sparganin A alleviates blood stasis syndrome and its key targets by molecular docking / M. Xian [et al.] // RSC Advances. – 2019. – V. 9. – № 65. – P. 37978-37985.

1180. Xie, X. -F. Biomass allocation of stoloniferous and rhizomatous plant in response to resource availability: a phylogenetic meta-analysis / X. -F. Xie [et al.] // Front. Plant Sci. – 2016. – V. 7. – P. 603.

1181. Xiong, Y. Two new sucrose esters from *Sparganium stoloniferum* / Y. Xiong [et al.] // J. Asian Nat. Prod. Res. – 2008. – V. 10. – № 5. – P. 425-428.

1182. Xiong, Y. New Chemical Constituents from the Rhizomes of *Sparganium stoloniferum* / Y. Xiong [et al.] // Arch. Pharm. Res. – 2009. – V. 32. – № 5. – P. 717-720.

1183. Xu, M. L. Antioxidant and α-glucosidase inhibitory activities of the extract from *Sparganium stoloniferum* Buch. Ham. root and its constituent compounds / M. L. Xu [et al.] // Preventive Nutrition and Food Science. – 2009. – V. 14. – № 4. – P. 354-357.

1184. Yamakawa, S. オモダカ (*Sagittaria trifolia* L.) の繁殖体生産の遮光反応における種内変異 / S. Yamakawa // J. Weed Sci. Technol. – 1999. – V. 44. – № 3. – P. 163-169.

1185. Yavuz-Işık, N. Vegetational and climatic investigations in the early Miocene lacustrine deposits of the Güvem Basin (Galatean Volcanic Province), NW Central Anatolia, Turkey / N. Yavuz-Işık // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2008. – V. 150. – № 1. – P. 130-139.

1186. Ye, H. Chapter 6. Medicinal Angiosperms of Lemnaceae, Sparganiaceae, Typhaceae, and Amaryllidaceae / H. Ye. [et al.] // Common Chinese Materia Medica / Eds. H. Ye [et al.]. – Guangzhou : Chemical Industry Press Co., Ltd., 2021. – P. 507-550.

1187. Yeo, R. R. Yields of propagules of certain aquatic plants / R. R. Yeo // Weeds. – 1966. – V. 14. – № 2. – P. 110-113.

1188. Yeo, R. R. Dormancy of seed of dwarf spikerush *Eleocharis coloradoensis* (Britt.) Gilly / R. R. Yeo, J. R. Thurston // Journal of Aquatic Plant Management. – 1983. – V. 21. – P. 92-95.

1189. You, W. Clonal integration facilitates invasiveness of the alien aquatic plant *Myriophyllum aquaticum* L. under heterogeneous water availability / W. You [et al.] // Hydrobiologia. – 2013. – V. 718. – № 1. – P. 27-39.

1190. You, Z. The complete chloroplast genome of *Sparganium angustifolium* (Typhaceae) / Z. You [et al.] // Mitochondrial DNA. Part B. – 2022. – V. 7. – № 10. – P. 1861-1863.

1191. Yu, H. Efects of a spatially heterogeneous nutrient distribution on the growth of clonal wetland plants / H. Yu [et al.] // BMC Ecol. – 2020. – V. 20. – № 1. – P. 59.

1192. Yu, H. Responses of the native species *Sparganium angustifolium* and the invasive species Egeria densa to warming and interspecific competition / H. Yu [et al.] // PLoS ONE. – 2018. – V. 13. – № 6. – P. e0199478.

1193. Yu, J. Effects of salinity and water depth on germination of *Phragmites australis* in coastal wetland of the Yellow River Delta / J. Yu [et al.] // Clean – Soil, Air, Water. – 2012. – V. 40. – № 10. – P. 1154-1158.

1194. Yu, Y. Molecular confirmation of the hybrid origin of *Sparganium longifolium* (Typhaceae) / Y. Yu [et al.] // Sci. Rep. – 2022. – V. 12. – № 1. – P. 7279.

1195. Yuan, Z. Y. Anthropogenic disturbances are key to maintain the biodiversity of grasslands / Z. Y. Yuan [et al.] // Sci. Rep. – 2016. – V. 6. – P. 22132.

1196. Yue, X. -L. Fine-scale spatial genetic structure of an endangered marsh herb, *Caldesia grandis* (Alismataceae) / X. -L. Yue [et al.] // Genetics and Molecular Research. – 2012. – V. 11. – № 3. – P .2412-2421.

1197. Zapfe, L. Heterosis in invasive F1 cattail hybrids (*Typha* × *glauca*) / L. Zapfe, J. R. Freeland // Aquat. Bot. – 2015. – V. 125. – P. 44-47.

1198. Zhang, Q. The complete chloroplast genome of *Sparganium fallax* (Typhaceae) / Q. Zhang, Y. Wang, X. Xu // Mitochondrial DNA. Part B. – 2021. – V. 6. – № 7. – P. 2097-2098.

1199. Zhang, Q. A reappraisal of the phylogeny and historical biogeography of *Sparganium* (Typhaceae) using complete chloroplast genomes / Q. Zhang [et al.] // BMC Plant Biology. – 2022. – V. 22. – № 1. – P. 588.

1200. Zhang, X. Effects of origin and water depth on morphology and reproductive modes of the submerged plant *Vallisneria natans* / Z. Zhang [et al.] // Glob. Ecol. Conserv. – 2020. – V. 24. – № 3. – P. e01330.

1201. Zhang, Y. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants / Y. Zhang, D. Zhang // Front. Biol. China. – 2007. – V. 2. – № 3. – P. 256-262.

1202. Zhang, Z. Polynuclear aromatic hydrocarbons (PAHs) mediate cadmium toxicity to an emergent wetland species / Z. Zhang [et al.] // J. Hazard. Mater. – 2011. – V. 189. – № 1–2. – P. 119-126.

1203. Zhao, F. Effects of Water Level Fluctuations on the growth characteristics and community succession of submerged macrophytes: a case study of Yilong Lake, China / F. Zhao [et al.] // Water. – 2021. – V. 13. – № 20. – P. 2900.

1204. Zhao, S. The effect of storage condition on seed germination of six Hydrocharitaceae and Potamogetonaceae species / S. Zhao [et al.] // Aquat. Bot. – 2017. – V. 143. – P. 49-53.

1205. Zhao, Z. -L. On the internal architecture of emergent plants / Z. -L. Zhao [et al.] // Journal of the Mechanics and Physics of Solids. – 2018. – V. 119. – P. 224-239.

1206. Zhu, F. M. Analysis of the Chemical Composition of Essential Oil from Rhizoma Sparganii by GC-MS Method / F. M. Zhu [et al.] // Nat. Prod. Res. Dev. – 2010. – V. 22. – P. 253-256.

1207. Zhu, X. Settling velocity of non-spherical hydrochorous seeds / X. Zhu, Y. H. Zeng, W. X. Huai // Advances in Water Resources. – 2017. – V. 103. – P. 99-107.

1208. Zona, S. Aerial vegetative diaspores of angiosperms: terminology, organography, and dispersal / S. Zona, C. C. Howard // Flora. – 2022. – V. 287. – P. 151989.

1209. Zong, Q. Two new sucrose esters from the rhizome of *Sparganium stoloniferum* Buch.-Ham. / Q. Zong, Y. Xiong, K. Deng // Nat. Prod. Res. – 2018. – V. 32. – № 14. – P. 1632-1638.

1210. Zou, H. Diet composition and preference of *Grus japonensis* in Zhalong Nature Reserve during courtship period / H. Zou [et al.] // J. Northeast For. Univ. – 2012. – V. 40. – P. 85-88.

1211. Zou, Y. Vegetative and reproductive traits of *Sagittaria trifolia* (Alismataceae) in response to sediment heterogeneityand plant density / Y. Zou, J. Wang // Fundam. Appl. Limnol., Arch. Hydrobiol. – 2010. – V. 177. – № 3. – P. 197-208.

1212. Zyryanov, E. V. Palynological Investigations of Miocene Deposits on the New Siberian Archipelago (U.S.S.R.) / E. V. Zyryanov // Arctic. – 1992. – V. 45. – № 3. – P. 285-294.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Сведения о местах сбора исследованных модельных видов для изучения морфологии, семенной продуктивности и особенностей прорастания их плодов и семян

Таблица А.1 – Вид, место, дата сбора образцов для морфологического анализа и семенной продуктивности модельных видов растений

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологический	Семенная продуктивность
1	2	3	4
Семейство Typhaceae Juss., Род *Sparganium* L. Подрод *Xanthosparganium*, Секция *Natantia*			
S. angustifolium Michx.	Респ. Карелия, Суоярвский м.о., оз. Иля-Лаваярви, 61.653307, 31.688072, 03.09.2019 г.	+ (n=5)	+ (n=9)
	Респ. Карелия, Пряжинский р-н, Ведлозерское с.п., оз. Репное, 61.585791, 32.814748, 04.09.2019 г.	+ (n=6)	+ (n=7)
	Псковская обл., Себежское с.п., оз. Малый Зеленец, 6.103919, 28.425103, 30.08.2019 г.	+ (n=16)	+ (n=18)
	Ханты-Мансийский АО – Югра, межселенные территории Сургутского м.р., придорожная канава с водой, по а/дор. на Когалым, 62.459925, 74.079221, 06.08.2024 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Ханты-Мансийский АО – Югра, межселенные территории Ханты-Мансийского м.р., оз. Красавица, 60.610411, 68.102887, 13.08.2019 г.	+ (n=5)	–
	Ханты-Мансийский АО – Югра, межселенные территории Ханты-Мансийского м.р., оз. Песчаное, 60.623975, 68.104121, 12.08.2019 г.	+ (n=5)	–
	Ханты-Мансийский автономный округ — Югра, межселенные территории Белоярского м.р., оз. Хышкортлор, 64.023179, 70.107656, 27.08.2019 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Ханты-Мансийский автономный округ — Югра, межселенные территории Белоярского м.р., оз. Хышкортлор, 64.008899, 70.114578, 27.08.2019 г.	+ (n=5)	+ (n=5)

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологический	Семенная продуктивность
1	2	3	4
S. emersum Rehm.	Вологодская обл., Вытегорское водохр., в устье р. Тагажма, 60.928748, 36.524602, 03.09.2013 г.	+ (n=6)	–
	Воронежская обл., городское поселение Новохопёрск, окр. п. Варварино, оз. Ульяновское, 51.221719, 41.713279, 30.07.2011 г.	+ (n=5)	–
	Нижегородская обл., окр. г. Дзержинск, оз. Долгое, 56.215598, 43.666897, 10.09.2019 г.	+ (n=10)	–
	Нижегородская обл., Кстовский р-н, окр. г. Кстово, р. Кудьма, 56.115226, 44.208369, 10.07.2011 г.	+ (n=5)	+ (n=26)
	Псковская обл., сельское поселение Себежское, оз. Малый Зеленец, 56.104016, 28.423065, 30.08.2019 г.	+ (n=5)	+ (n=7)
	Ярославская обл., Некоузский м.о., окр. по Борок, р. Сунога, 58.053521, 38.239309, 21.07.2010 г.	+ (n=5)	–
	Ярославская обл., Некоузский м.о., окр. с. Верхне-Никульское, р. Ильд, 58.020053, 38.254152, 02.08.2011 г.	+ (n=5)	–
	Ярославская обл., Переславль-Залесский м.о., окр. с. Елизарово, р. Шаха, 56.708318, 39.278439, 09.07.2011 г.	+ (n=3)	–
	Ярославская обл., Пошехонский р-н., окр. д. Малафеево, р. Маткома в зоне подпора Рыбинским водохр., 28.08.2011 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Ярославская обл., Ростовский м.о., окр. д. Чашницы, оз. Чашницкое, 56.937796, 39.378120, 08.07.2016 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Ярославская обл., Угличский м.о., окр. с. Масальское, р. Корожечна, 57.540892, 38.036494, 05.05.2009 г., 24.07.2009 г., 05.08.2009 г., 19.08.2009 г., 18.09.2009 г., 27.52010 г., 09.06.2010 г., 12.08.2010 г., 26.08.2010 г.	+ (n=45)	+ (n=19)
	Ярославская обл., Ярославский м.о., окр. д. Образцово, р. Великая, 57.527619, 39.936413, 02.08.2009 г., 16.08.2009 г., 04.10.2009 г., 29.05.2011 г., 24.07.2011 г., 22.08.2011 г.	+ (n=30)	+ (n=19)

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологи-ческий	Семенная продуктив-ность
1	2	3	4
S. fallax Graebn.	Китайская Народная Респ., провинция Хубэй, лесной район Шэньнунцзя, национальный парк водно-болотных угодий, в воде, 31.481393, 110.008509, 02.08.2019 г.	+ (n=5)	+ (n=10)
S. glomeratum (Laest. ex Beurl.) Beurl.	Респ. Бурятия, Тункинский р-н, а/дор. А-333, 55-й километр, заболоченное озерцо в долине р. Иркут в окр. п. Торы, 51.785237, 102.985817, 20.07.2022 г.	+ (n=5)	+ (n=10)
	Респ. Карелия, Питкярантский м.о., Импилахтинское с.п., обсохший лесной ручей, окруженный сфагновым болотцем, 61.661795, 31.127790, 08.08.2025 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Хабаровский край, Верхнебуреинский р-н, окр. п. Новый Урал, дол. р. Бурея, кювет вдоль а/дублера БАМа, 13.07.2020 г.	–	+ (n=9)
	Ярославская обл., Пошехонский м.о., Ермаковское с.п., окр. д. Голодяйка, старые обводненные колеи и лужи по дороге на болото Талицкое, 58.7458, 38.7515, 20.09.2016 г.	+ (n=9)	+ (n=11)
S. gramineum Georgi	Респ. Карелия, Сортавальский м.о., в окр. д. Реускула, оз. Ахвенъярви, 61.591623, 30.473722, 03.09.2019 г.	+ (n=7)	+ (n=9)
	Респ. Карелия, Сортавальский м.о., Хаапалампинское с.п., оз. Пойкелусъярви, 61.604499, 30.488820, 03.09.2019 г.	–	+ (n=8)
	Московская обл., Шатурский м.о., в окр. д. Дубасово, оз. Белое, 55.247810, 39.993158, 15.07.2014 г.	+ (n=14)	+ (n=14)
	Московская обл., Рузский м.о., оз. Глубокое, 55.753909, 36.504919, 29.08.2019 г.	+ (n=8)	+ (n=8)
	Нижегородская обл., Воротынский м.о., оз. Безрыбное, муниципальный округ, окр. п. Кузьмияр, 56.362051, 45.581046, 06.09.2018 г.	–	+ (n=5)
	Тверская обл., Фировский м.о., в окр. д. Плосково, оз. Граничное, 57.489593, 33.452862, 20.08.2021 г.	+ (n=6)	+ (n=6)
	Тверская обл., Осташковский м.о., в окр. д. Звягино, оз. Сабро, 57.160324, 32.913314, 10.07.2014 г.	+ (n=5)	–
	Ханты-Мансийский автономный округ — Югра, межселенные территории Сургутского м.р., придорожная канава с водой, по а/дор. на Когалым, 62.459925, 74.079221, 06.08.2024 г.	+ (n=11)	+ (n=11)

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологический	Семенная продуктивность
1	2	3	4
S. gramineum Georgi	Ярославская обл., Ростовский м.о., в окр. д. Рюмниково, оз. Рюмниково, 56.969577, 39.384271, 16.08.2015 г.	+ (n=8)	+ (n=10)
	Ярославская обл., Ростовский м.о., в окр. д. Чашницы, оз. Чашницы, 56.937691, 39.377694, 16.08.2015 г.	+ (n=8)	+ (n=9)
S. rothertii Tzvelev	Иркутская обл., Ольхонский р-н, Шара-Тоготское м.о., 53.011579, 106.747914, 26.07.2022 г.	+ (n=12)	+ (n=8)
	Иркутская обл., Иркутский м.о., пос. Большая Речка, обводненный карьер, 51.945112, 104.735087, 21.07.2022 г.	+ (n=9)	+ (n=8)
S. subglobosum Morong	Исследовали на образцах гербариев Томска (TK № 282, 760, 3015, 3022), Москвы (MW № 0020805, 0020806, 0020807), Владивостока (VBGI № 26587, 26609, 26617) и Санкт-Петербурга (LE) и Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина (п Борок, IBIW № 65682).	+ (n=12) гербарные образцы	–
Подрод *Xanthosparganium*, Секция *Minima*			
S. hyperboreum Laest. ex Beurl.	Респ. Алтай, Улаганский р-н, Чибитское с.п., оз. Безимянное в басс. р. Чибитка, 50.40115, 87.60223, 16.07.2020 г.	+ (n=11)	+ (n=11)
	Ханты-Мансийский АО – Югра, межселенные территории Нижневартовского м.р., Новомолодежное м/р в 50 км от п. Колекъёган, 62.154, 79.445, 09.07.1993 г.	–	+ (n=6)
	Ямало-Ненецкий АО, Надымский р-н, окр. пос. городского типа Пангоды, водоем-карьер, 29.07.2018 г.	–	+ (n=5)
	Ямало-Ненецкий АО, Пуровский р-н, в окр. Лимбяяха, озерцо в тундре, 65.980127, 77.894766, 04.08.2024 г.	+ (n=7)	+ (n=8)
	Ямало-Ненецкий АО, Пуровский р-н, придор. канава перед оз. Панкит-1, 02.08.2024 г.	–	+ (n=9)
	Ямало-Ненецкий АО, Приуральский р-н, временный (пересыхающий) водоем на высоте 254 м н.у.м., 67.270155, 65.758255, 21.08.2021 г.	–	+ (n=6)
	Ямало-Ненецкий АО, межселенные территории Белоярского м.р., парк Нумто, отмель, заводь озера, 63.853721, 70.301057, 31.07.2021 г.	+ (n=6)	+ (n=5)

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологи-ческий	Семенная продуктив-ность
1	2	3	4
S. hyperboreum Laest. ex Beurl.	Ямало-Ненецкий АО, Ямальский р-н, п/о-в Ямал, обводненное понижение на берегу озера, 70.088943, 68.318677, 07.08.2022 г.	+ (n=11)	+ (n=11)
	Ямало-Ненецкий АО, Приуральский р-н, п/о-в Ямал, канава вдоль ж/д на Бованенково, 67.91733, 67.59171, 05.08.2022 г.	+ (n=8)	+ (n=8)
	Ямало-Ненецкий АО, Ямальский р-н, п/о-в Ямал, оз. Ялято, обводненное понижение 69.36089, 68.24059, 11.08.2022 г.	+ (n=10)	+ (n=10)
	Ямало-Ненецкий АО, Ямальский р-н, п/о-в Ямал, оз. в тундре, 71.120739, 68.117139, 06.08.2022 г.	+ (n=8)	+ (n=8)
	Ямало-Ненецкий АО, Тазовский р-н, окр. с. Газ-Сала, водоем вдоль дороги в тундре, грунт илистый с песком, мелководье, 67.341944, 78.946667, 30.11.2016 г.	+ (n=14)	+ (n=16)
S. natans L.	Алтайский край, Курьинский р-н, Колыванский сельсовет, оз. Моховое, 51.252751, 82.560124, 23.07.2023 г.	+ (n=6)	+ (n=6)
	Архангельская обл., Холмогорский м.о., окр. д. Никола, 07.08.2013 г.	+ (n=9)	–
	Вологодская обл., Вашкинский м.о., оз. Рябжево (Рябчево), 60.271529, 38.241982, 16.09.2014 г.	+ (n=7)	+ (n=15)
	Респ. Карелия, Сортавальский м.о., А-121 Сортавала, 245-й километр, в окр. горы Котамяки, придорожный кювет, 61.597722, 30.516028, 03.09.2019 г.	+ (n=10)	+ (n=10)
S. natans L.	Респ. Карелия, Питкярантский м.о., Импилахтинское с.п., обсохший лесной ручей, окруженный сфагновым болотцем, 61.661795, 31.127790, 08.08.2025 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Ленинградская обл., Бокситогорское г.п., А-114, 401-й километр, придор. кувет, 59.524684, 34.075605, 05.09.2019 г.	+ (n=10)	+ (n=10)
	Ленинградская обл., Приозерский р-н, Громовское с.п., а/дор. 41К-156, в окр. пос. Яблоновка, обсохшее болотце, 60.774779, 30.342091, 02.09.2019 г.	+ (n=10)	+ (n=10)
	Нижегородская обл., Володарский м.о., оз. Светлое, 56.351413, 42.741277, 08.09.2018 г.	–	+ (n=9)
	Тверская обл., Удомельский м.о., низовое болотце, 58.026356, 35.178992, 14.08.2018 г.	+ (n=5)	+ (n=15)

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологический	Семенная продуктивность
1	2	3	4
S. natans L.	Тверская область, Осташковский м.о., в окр. д. Буковичи, оз. Сиг, вдоль сплавины, 57.054032, 33.183881, 09.08.2016 г.	+ (n=6)	+ (n=6)
	Тюменская обл., Вагайский м.о., Первомайское с.п., 20,5 км к ЮВ от д. Велшинская, ООПТ «Североболотный», сырая грунтовая дорога с обводненными участками в заболоченном осиннике, 57.196884, 70.288231, 21.07.2020 г.	–	+ (n=6)
	Ярославская обл., Ростовский м.о., в окр. д. Чашницы, южный берег оз. Чашницы, бывший песчаный карьер, в мелиоративной канаве, 56.936789, 39.375534, 16.08.2015 г.	+ (n=24)	+ (n=32)
	Респ. Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, Занарочский сельсовет, оз. Выдреник, 54.816079, 26.858351, 20.07.2016 г.	+ (n=7)	+ (n=7)
Подрод *Sparganium*, Секция *Erecta*			
S. erectum L.	Астраханская обл., Володарский р-н, Козловский сельсовет, памятник природы Бугор Змеиный, сев. с. Ямное, пересыхающий водоем, 46.359149, 48.692551, 23.07.2018 г.	+ (n=7)	+ (n=12)
	Астраханская обл., Камызякский р-н, Самосдельский сельсовет, окр. с. Алексеевка, р. Волга, мелководье, 45.912776, 47.872706, 25.08.2017 г.	–	+ (n=6)
	Астраханская обл., Приволжский р-н, Началовский сельсовет, окр. с. Началово, р. Болда, 46.309722, 48.248611, 24.07.2018 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Астраханская обл., Камызякский р-н, Раздорский сельсовет, окр. с. Раздор, р. Большая черная, 46.085278, 48.222500, 26.07.2018 г.	–	+ (n=11)
	Астраханская обл., Икрянинский р-н, Сергиевский сельсовет, окр. п. Троицкий, пересыхающий водоем, 45.980556, 47.650278, 29.07.2018 г.	–	+ (n=5)
	Воронежская обл., Новоусманский р-н, Шуберское с.п., окр. п. посёлок Веневитинский, 51.815480, 39.380904, 10.07.2021 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Респ. Калмыкия, Кетченеровское с.м.о., окр. п. Кетченеры, балка, в воде, 47.290244, 44.559942, 01.07.2021 г.	+ (n=5)	+ (n=5)

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологический	Семенная продуктивность
1	2	3	4
S. erectum L.	Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., берег, в месте слияния р. Сутки и Ильди, 58.021639, 38.265410, 18.08.2010 г.	+ (n=7)	+ (n=5)
	Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., берег р. Сутка, 58.038345, 38.267525, 18.04.2015 г.	+ (n=7)	–
	Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., берег р. Сутка, 58.038345, 38.267525, 11.06.2010 г.	+ (n=4)	–
	Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., берег р. Сутка, 58.038345, 38.267525, 21.07.2010 г.	+ (n=5)	–
	Ярославская обл., Переславль-Залесский м.о., окр. с. Копино, р. Нерль, 56.897628, 38.482455, 08.07.2011 г.	+ (n=6)	–
	Респ. Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, Занарочский сельсовет, оз. Нарочь, 54.905287, 26.729273, 05.08.2016 г.	+ (n=5)	–
S. microcarpum (Neuman) Čelak.	Алтайский край, Каменский р-н, пойма р. Обь, безымянное озеро, 53.776788, 81.469321, 20.08.2022 г.	–	+ (n=5)
	Вологодская обл., Устюженский м.о., а/дор. А-114, 269-й километр, р. Веуч, 58.957731, 35.827457, 05.09.2019 г.	–	+ (n=9)
	Нижегородская обл., Воротынский р-н, окр. с. Фокино, Чебоксарское водохр., 12.07.2011 г.	+ (n=5)	–
	Нижегородская обл., городской округ Нижний Новгород, административно-территориальное образование Кстовский р-н, р. Кудьма, 56.112333, 44.210333, 10.07.2011 г.	+ (n=5)	–
	Удмуртская Респ., г. Ижевск, в конце ул. Линейный Переулок, обсыхающая канава, 56.821948, 53.264924, 23.07.2013 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Ярославская обл., Ярославский м.о., окр. д. Образцово, р. Великая, 57.527619, 39.936413, 23.04.2010 г., 05.06.2010 г., 17.06.2010 г., 27.06.2010 г., 19.07.2010 г., 09.08.2010 г., 20.08.2010 г., 21.05.2011 г., 29.05.2011 г., 24.07.2011 г., 22.08.2011 г.	+ (n=60)	+ (n=5)
	Ярославская обл., Ярославский м.о., окр. с. Сопёлки, р. Великая, 57.546288, 40.071792, 21.08.2010 г.	+ (n=5)	+ (n=5)

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологический	Семенная продуктивность
1	2	3	4
S. microcarpum (Neuman) Čelak.	Ярославская обл., Рыбинский м.о., окр. д. Федоровское, р. Колокша, 58.062899, 39.143401, 20.08.2013 г.	+ (n=5)	–
	Ярославская обл., Переславль-Залесский м.о., окр. между д. Бурцево и д. Кисьма, р. Кисьма, 57.037108, 38.291001, 08.07.2011 г.	+ (n=5)	–
	Ярославская обл., Переславль-Залесский м.о., окр. д. Елизарово, р. Шаха, 56.710975, 39.284904, 09.07.2011 г.	+ (n=5)	–
	Ярославская обл., Угличский м.о., окр. с. Масальское, р. Корожечна, 57.540892, 38.036494, 05.05.2010 г., 27.05.2010 г., 03.06.2010 г., 13.06.2013 г., 25.07.2012 г.	+ (n=30)	+ (n=5)
	Ярославская обл., Угличский м.о., д. Юрьево, р. Сабля, 57.140788, 38.271813, 08.07.2011 г.	+ (n=5)	–
	Респ. Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, экологическая тропа «Голубые озера», р. Страча 54.961830, 26.365302, 25.07.2016 г.	–	+ (n=7)
S. neglectum Beeby	Респ. Адыгея, Майкопский р-н, Краснооктябрьское с.п., старица вдоль ул. Кубанская, 44.568343, 40.093716, 24.07.2019 г.	+ (n=10)	+ (n=2)
	Краснодарский край, Крымский р-н, г. Крымск, р. Адагум, 44.897475, 37.957511, 20.07.2019 г.	+ (n=15)	+ (n=15)
	Краснодарский край, городской округ Геленджик, хутор Джанхот, р. Хотецай, 44.462357, 38.152349, 22.07.2019 г.	+ (n=7)	+ (n=7)
	Краснодарский край, городской округ Геленджик, в окр. Прасковеевки, р. Джанхот, 44.435725, 38.191992, 22.07.2019 г.	+ (n=2)	+ (n=2)
	Краснодарский край, Тбилисский р-н, Алексее-Тенгинское с.п., станица Алексее-Тенгинская, 45.205319, 40.165832, 08.07.2020 г.	+ (n=6)	+ (n=7)
S. stoloniferum (Buch.-Ham. ex Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz.	Китайская Народная Респ., провинция Гирин, городской округ Сунъюань, водоем, 44.958056, 125.563889, 08.08.2019 г.	+ (n=5)	+ (n=5)
	Китайская Народная Респ., провинция Цзянси, городской округ Шанжао, в реке, 29.282386, 117.553992, 25.08.2024 г.	+ (n=4)	+ (n=5)

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологический	Семенная продуктивность
1	2	3	4
Гибриды *Sparganium*			
S. ×*foliosum* A.A. Bobrov, Volkova, Mochalova et Chemeris	Ивановская обл., Ивановский р-н, Озёрновское с.п., оз. Высоковское, 57.174750, 40.942540, 31.08. 2018 г.	+ (n=5)	+ (n=6)
	Московская обл., Рузский м.о., оз. Глубокое, 55.753909, 36.504919, 29.08.2019 г.	+ (n=5)	–
	Нижегородская обл., г.о. Дзержинск, оз. Пырское, 56.322618, 43.306431, 07.09.2018 г.	+ (n=6)	+ (n=7)
	Тверская обл., Осташковский м.о., окр. д. Жданское, мелководье оз. Сабро, 57.166003, 32.828667, 09.08.2016 г.	+ (n=5)	–
	Тверская обл., Фировский м.о., оз. Тихмень, 57.439580, 33.495059, 20.08.2021 г.	+ (n=8)	–
	Ярославская обл., Ростовский м.о., в окр. д. Чашницы, оз. Чашницы, 56.937137, 39.375218, 21.08.2016 г.	+ (n=7)	–
	Ярославская обл., Ростовский м.о., в окр. д. Заозерье, оз. Заозерье, 56.824836, 39.354876, 20.08.2018 г.	+ (n=5)	–
S. ×*papchenkovii* Belyakov et Lapirov	Россия, Ярославская область, Угличский м.о., недалеко от д. Масальское, мелководье реки Корожечна, 57.541013, 38.036044, 04.09.2013 г.; там же, 10.08.2018 г. (IBIW № 58716, 58897, 60351, 60353 и один образец из личной коллекции)	+ (n=5) гербарные образцы	–
Семейство Pontederiaceae Kunth **Род *Pontederia* L.**			
Monochoria vaginalis (Burm.f.) C.Presl ex Kunth	Китайская Народная Респ., провинция Фуцзянь, городской округ Наньпин, в рисовых чеках, 27.838086, 118.064258, 24.08.2024 г.	+ (n=4)	–
Семейство Alismataceae Vent. **Род *Alisma* L.**			
Alisma gramineum Lej	Респ. Калмыкия, Кетченеровский р-н, окр. п. Алцынхута, в канале с водой, 46.936933, 45.011201, 01.07.2021 г.	+(n=10)	–
	Респ. Калмыкия, Кетченеровский р-н, обсыхающий придорожный кювет вдоль а/дор. 85К-4, в окр. п. Чкаловский, 47.243866, 44.784339, 30.06.2021 г.	+(n=10)	–

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологический	Семенная продуктивность
1	2	3	4
Род *Caldesia* Parl.			
Caldesia grandis Sam.	Китайская Народная Респ., провинция Хунань, округ Чжанцзяцзе, на заболоченном участке близ ручья, впадающего в озеро, расположенное на территории горного национального лесного парка Мангшань, 23.08.2024 г.	+ (n=2)	–
Род *Sagittaria* L.			
Sagittaria sagittifolia L.	Ярославская обл., Ростовский м.о., в окр. д. Рюмниково, оз. Рюмниково, 56.9695, 39.3842, 25.08.2022 г.	+ (n=13) только столоны с клубнями	–
Семейство *Butomaceae* Mirb. **Род *Butomus* L.**			
Butomus umbellatus L.	Респ. Калмыкия, Кетченеровский р-н, Чкаловское с.м.о., окр. пос. Чкаловский, полуобсохший придорожный кювет, 47.243866, 44.784339, 30.06.2021 г.	+ (n=5)	–
Семейство Cyperaceae Juss. **Род *Schoenoplectus* (Rchb.) Palla**			
Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	Респ. Калмыкия, Кетченеровский р-н, Чкаловское с.м.о., окр. пос. Чкаловский, полуобсохший придорожный кювет, 47.243866, 44.784339, 30.06.2021 г.	+ (n=5)	–
	Респ. Калмыкия, Кетченеровское с.м.о., окр. п. Кетченеры, балка, в воде, 47.290244, 44.559942, 01.07.2021 г.	+ (n=5)	–
Семейство Plantaginaceae Juss. **Род *Hippuris* L.**			
Hippuris vulgaris L.	Иркутская обл., Ольхонский р-н, Шара-Тоготское муниципальное образование, Тоготские озера, мелководье, 53.009854, 106.747015, 26.07.2022 г.	+ (n=5)	–
	Гербарные образцы из коллекции IBIW	+ (n=50)	–
Семейство Poaceae Barnhart **Род *Scolochloa* Link**			
Scolochloa festucacea (Willd.) Link	Тверская обл., Калининский м.о., окр. д. Видогощи, Видогощинский залив Иваньковского водохр., 56.7012, 36.3709, 01.08.2021 г.	+ (n=5)	–
	Тверская обл., Осташковский м.о., оз. Сабро, 57.166987, 32.829530, 04.08.2023 г.	+ (n=10)	+ (n=5)

Продолжение таблицы А.1

Вид	Место сбора	Тип анализа	
		Морфологи-ческий	Семенная продуктив-ность
1	2	3	4
Семейство Poaceae Barnhart **Род *Scolochloa* Link**			
Scolochloa festucacea (Willd.) Link	Ярославская обл., Некрасовский м.о., близ с. Тимохино, оз. Беловское, 57.725571, 40.314116, 20.07.2023 г.	+ (n=10)	+ (n=5)
	Гербарные образцы IBIW, MW, MHA и IRKU	+ (n=397)	–
Род *Zizania* L.			
Zizania aquatica L.	Ярославская обл., Некрасовский м.о., сельское поселение Красный Профинтерн, окр. д. Стройково, оз.Костромские Разливы (бывший торфяной карьер), 57.816020, 40.404301, 20.07.2023 г.	+ (n=10)	+ (n=10)
	Гербарные образцы IBIW	+ (n=20)	–

Таблица А.2 – Вид, место, дата сбора, а также сроки хранения и характер предпосевной обработки семян различных видов гелофитов, гидрофитов, гигрогелофитов и гигромезофитов для проведения эксперимента по их проращиванию в различных условиях сухого хранения

Экологическая группа	Вид	Место сбора	Срок и характер хранения сухих семян
1	2	3	4
Гелофиты	*Alisma plantago-aquatica* L.	Ярославская обл., Угличский м.о., Головинское с.п., окр. с. Масальское, р. Корожечна, 57.540852, 38.039391, 10.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК
	Butomus umbellatus L.	Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., п. Борок, канал, ведущий от ихтиологического корпуса в Рыбинское водохр., 58.06567, 38.25419, 11.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК
	Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	Ярославская обл., Угличский м.о., Головинское с.п., окр. с. Масальское, р. Корожечна, 57.540852, 38.039391, 10.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК
Гидрофиты	*Potamogeton natans* L.	Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., п. Борок, канал, ведущий от ихтиологического корпуса в Рыбинское водохр., 58.06667, 38.25985, 11.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК
	Nuphar pumila (Timm) DC.	Тверская об., Удомельский м.о., в окр. д. Елейкино, оз. Кезадра, 58.05173, 35.20600, 14.08.2018 г.	~7,5 мес. / КУ; ~7,5 мес. / ХК; ~7,5 мес. / МК
	Nymphaea alba L.	Ярославская обл., Угличский м.о., Головинское с.п., окр. с. Масальское, р. Корожечна, 57.540852, 38.039391, 10.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК
Гигрогелофиты	*Iris pseudacorus* L.	Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., п. Борок, Барский пруд, 58.062015, 38.245854, 11.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК
	Carex rostrate Stokes	Ярославская обл., Угличский м.о., Головинское с.п., окр. с. Масальское, р. Корожечна, 57.540852, 38.039391, 10.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК
	Lysimachia thyrsiflora L.	Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., п. Борок, канал, ведущий от ихтиологического корпуса в Рыбинское водохр., 58.06667, 38.25985, 11.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК

Продолжение таблицы А.2

Экологическая группа	Вид	Место сбора	Срок и характер хранения сухих семян
1	2	3	4
	Oenanthe aquatica (L.) Poir.	Ярославская обл., Угличский м.о., Головинское с.п., окр. с. Масальское, р. Корожечна, 57.540852, 38.039391, 10.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК
Гигрофиты	*Carex pseudocyperus* L.	Ярославская обл., Некоузский м.о., Веретейское с.п., с. Веретея, в ручье, 58.117098, 38.206344, 10.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК
	Eriophorum angustifolium Honck.	Ярославская обл., Рыбинский м.о., во влажном придорожном кювете у а/дор. 78К-0015, у д. Ераково, 58.051916, 39.152689, 12.06.2018 г.	~9,5 мес. / КУ; ~9,5 мес. / ХК; ~9,5 мес. / МК
	Phalaris arundinaceae L.	Ярославская обл., Угличский м.о., Головинское с.п., окр. с. Масальское, р. Корожечна, 57.540852, 38.039391, 10.08.2018 г.	~7,6 мес. / КУ; ~7,6 мес. / ХК; ~7,6 мес. / МК

Примечание: КУ – комнатные условия, ХК – холодильная камера, МК – морозильная камера.

Таблица А.3 – Вид, место, дата сбора плодов и длительность их влажной холодной стратификации для проведения эксперимента по влиянию наличия периодического освещения и его полного отсутствия на прорастание плодов представителей рода *Sparganium*

Вид	Место и дата сбора плодов	Длительность ВХС
1	2	3
S. angustifolium Michx.	Псковская обл., Себежское с.п., оз. Малый Зеленец, 6.103919, 28.425103, 30.08.2019 г.	4 года 1,3 мес.
S. emersum Rehm.	Ярославская обл., Пошехонский м.о., Ермаковское с.п., сообщающаяся с р. Маткома старица, в зоне подпора Рыбинским водохр., 58.683043, 38.501649, 14.09.2014 г.	9 лет 2,3 мес.
S. glomeratum (Laest. ex Beurl.) Beurl.	Ярославская обл., Пошехонский м.о., Ермаковское с.п., окр. д. Голодяйка, старые обводненные колеи и лужи по дороге на болото Талицкое, 58.7458, 38.7515, 20.09.2018 г.	5 лет 1,5 мес.
S. hyperboreum Laest. ex Beurl.	Ямало-Ненецкий автономный округ, Тазовский р-н, окр. с. Газ-Сала, водоем вдоль дороги в тундре, грунт илистый с песком, мелководье, 67.341944, 78.946667, 30.11.2016 г.	7 лет 3 мес.
S. natans L.	Ленинградская обл., Приозерский р-н, Громовское с.п., а/дор. 41К-156, в окр. пос. Яблоновка, обсохшее болотце, 60.774779, 30.342091, 02.09.2019 г.	3 года 2 мес.
S. erectum L.	Ярославская обл., Пошехонский м.о., Ермаковское с.п., близ д. Малафеево, побережье Рыбинского водохр., 58.684194, 38.493988, 14.09.2014 г.	9 лет 1,6 мес.
S. erectum L.	Респ. Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, оз. Нарочь, окр. Нарочанской биологической станции, 54.90528, 26.72916, 05.08.2016 г.	7 лет 3 мес.
S. neglectum Beeby	Краснодарский край, Крымский р-н, г. Крымск, р. Адагум, 44.897475, 37.957511, 20.07.2019 г.	4 года 2,5 мес.
S. neglectum Beeby	Респ. Адыгея, Майкопский р-н, Краснооктябрьское с.п., старица вдоль ул. Кубанская, 44.568343, 40.093716, 24.07.2019 г.	4 года 2,6 мес.

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Результаты статистического анализа морфометрических характеристик вегетативных и гнеративных органов представителей *Sparganium*

Таблица Б.1 – Результаты статистического анализа по морфометрическим характеристикам гипогеогенных корневищ разных видов рода *Sparganium*

Подрод	*Sparganium*	*Xanthosparganium*	
Секция	*Erecta*	*Natantia*	*Minima*
1	2	3	4
Длина корневища	–	*S.an–S.em* (p=0,000348) *S.an–S.fa* (p=0,01975) *S.an–S.gl* (p≤0,05) *S.an–S.gr* (p≤0,05) *S.an–S.ro* (p=0,006036) *S.em–S.gl* (p=0,02882) *S.fa–S.gl* (p=0,007103)	–
Диаметр корневища	*S.er–S.ne* (p=0,002557) *S.er–S.st** (p=0,02182) *S.mi–S.ne* (p≤0,05) *S.mi–S.st** (p=0,01687)	*S.an–S.fa* (p≤0,05) *S.em–S.fa* (p≤0,05) *S.fa–S.gl* (p≤0,05) *S.fa–S.gr* (p≤0,05) *S.fa–S.ro* (p≤0,05)	–

Примечание. Сокращение видовых названий: *S.er – Sparganium erectum*; *S.mi – S. microcarpum*; *S.ne – S. neglrctum*; *S.st –S. stoloniferum*; *S.an – S. angustifolium*; *S.em – S. emersum*; *S.fa – S. fallax*; *S.gl – S. glomeratum*; *S.gr – S. gramineum*; *S.ro – S. rothertii*; * – в тексте работы данные по сравнению видов секции *Erecta* со *S. stoloniferum* не учитывали, так как материалы по длине и диаметру корневищ этого вида малочисленны.

Таблица Б.2 – Результаты статистического анализа морфометрических характеристик розеточного участка монокарпических побегов разных видов рода *Sparganium*

Подрод	*Sparganium*	*Xanthosparganium*	
Секция	*Erecta*	*Natantia*	*Minima*
1	2	3	4
Длина розеточного участка	–	*S.an–S.em* (p=0,01248) *S.an–S.fa* (p=0,01408) *S.em–S.fa* (p=0,03365) *S.fa–S.gr* (p=0,02218) *S.fa–S.ro* (p=0,03836)	*S.nat–S.hyp* (p=0,000418)
Диаметр розеточного участка	*S.er–S.mi* (p=0,01062) *S.mi–S.ne* (p≤0,05) *S.mi–S.st* (p=0,002973)	*S.an–S.em* (p≤0,05) *S.an–S.fa* (p=0,01399) *S.an–S.ro* (p=0,0008353) *S.em–S.gr* (p=0,000173) *S.fa–S.gr* (p=0,01194) *S.fa–S.ro* (p=0,03356) *S.gr–S.ro* (p=0,02371)	–

Примечание. Сокращение видовых названий: *S.er – Sparganium erectum*; *S.mi – S. microcarpum*; *S.ne – S. neglrctum*; *S.st –S. stoloniferum*; *S.an – S. angustifolium*; *S.em – S. emersum*; *S.fa – S. fallax*; *S.gr – S. gramineum*; *S.ro – S. rothertii*; *S.na – S. natans*; *S.hy – S. hyperboreum*.

Таблица Б.3 – Результаты статистического анализа по общему числу придаточных корней, развивающихся в основании розеточного участка монокарпического побега разных видов рода *Sparganium*

Подрод	*Sparganium*	*Xanthosparganium*	
Секция	*Erecta*	*Natantia*	*Minima*
1	2	3	4
Общее число придаточных корней, шт.	*S.er–S.mi* (p=0,02654)	*S.an–S.em* (p≤0,05) *S.an–S.fa* (p=0,0008775) *S.an–S.gl* (p=0,02712) *S.em–S.gr* (p≤0,05) *S.em–S.ro* (p=0,006974) *S.fa–S.gr* (p=0,008862) *S.fa–S.ro* (p=0,02432)	–

Примечание. Сокращение видовых названий: *S.er – Sparganium erectum*; *S.mi – S. microcarpum*; *S.an – S. angustifolium*; *S.em – S. emersum*; *S.fa – S. fallax*; *S.gl – S. glomeratum*; *S.gr – S. gramineum*; *S.ro – S. rothertii*; *S. stoloniferum* участие в статистическом анализе не использовался, так как данные по числу корней в нашем распоряжении отсутствуют.

Таблица Б.4 – Результаты статистического анализа по длине и ширине листьев срединной формации видов рода *Sparganium* (внутри секций), имеющих одну и туже экологическую форму

Показатель	Подрод	*Sparganium*	*Xanthosparganium*	
	Секция	*Erecta*	*Natantia*	*Minima*
1	2	3	4	5
Длина листа	ППФ	*S.er*–*S.mi* (p≤0,05) *S.er*–*S.st* (p=0,0146) *S.mi*–*S.ne* (p≤0,05) *S.mi*–*S.st* (p≤0,05) *S.ne*–*S.st* (p=0,001776)	*S.em*–*S.fa* (p≤0,05) *S.em*–*S.ro* (p≤0,05) *S.fa*–*S.gl* (p≤0,05) *S.fa*–*S.ro* (p≤0,05) *S.gl*–*S.ro* (p≤0,05)	–
	НФ	–	*S.em*–*S.gl* (p=0,004434) *S.em*–*S.ro* (p=0,0003217) *S.gl*–*S.ro* (p=0,011022)	*S.na*–*S.hy* (p=0,002433)
	ПФсПЛ	–	*S.an*–*S.gr* (p≤0,05)	*S.na*–*S.hy* (p=0,0002651)
Ширина листа	ППФ	*S.er*–*S.ne* (p=0,0002746) *S.mi*–*S.ne* (p=0,003253)	*S.em*–*S.ro* (p≤0,05) *S.fa*–*S.ro* (p≤0,05) *S.gl*–*S.ro* (p≤0,05)	–
	НФ	–	*S.em*–*S.gl* (p=0,001813) *S.em*–*S.ro* (p=0,002786) *S.gl*–*S.ro* (p=0,0409)	–
	ПФсПЛ	–	*S.an*–*S.em* (p≤0,05) *S.gr*–*S.em* (p≤0,05)	*S.na*–*S.hy* (p≤0,05)

Примечание. ППФ – полупогруженная форма, НФ – наземная форма, ПФсПЛ – погруженная форма с плавающими листьями; сокращение видовых названий: *S.er – Sparganium erectum*; *S.mi – S. microcarpum, S.ne – S. neglrctum*; *S.st –S. stoloniferum*; *S.an – S. angustifolium*; *S.em – S. emersum*; *S.fa – S. fallax*; *S.gl – S. glomeratum*; *S.gr – S. gramineum*; *S.ro – S. rothertii*; *S.na – S. natans*; *S.hy – S. hyperboreum*.

Таблица Б.5 – Результаты статистического анализа по длине и ширине листьев срединной формации между разными экологическими формами одного вида *Sparganium*

Вид	Длина листа, см	Ширина листа, см
1	2	3
Подрод *Sparganium* Секция *Erecta*		
S. neglectum	НФ–ППФ (p≤0,05)	НФ–ППФ (p=0,0007562)
Подрод *Xanthosparganium* Секция *Natantia*		
S. emersum	НФ–ППФ (p≤0,05) ППФ–НФ (p=0,0003943) ПФсПЛ–НФ (p=0,002141)	НФ–ППФ (p≤0,05) ППФ–НФ (p≤0,05) ПФсПЛ–НФ (p≤0,05)
S. glomeratum	НФ–ППФ (p=0,004219)	НФ–ППФ (p=0,006504)
S. rothertii	НФ–ППФ (p≤0,05)	НФ–ППФ (p=0,001467)
Секция *Minima*		
S. natans	НФ–ПФсПЛ (p≤0,05)	НФ–ПФсПЛ (p=0,006767)
S. hyperboreum	НФ–ПФсПЛ (p≤0,05)	НФ–ПФсПЛ (p≤0,05)

Примечание. Сокращение названия экологических форм см. в приложении к таблице Б.4.

Таблица Б.6 – Результаты статистического анализа по длине и и диаметру главной оси соцветия видов рода *Sparganium*, а также длины участка с тычиночными головчатыми между одной и той же экологической формой у разных видов внутри каждого из подродов

Показатель	Подрод	*Sparganium*	*Xanthosparganium*	
	Секция	*Erecta*	*Natantia*	*Minima*
1	2	3	4	5
Длина цветоносной оси, см	ППФ	*S.er*–*S.mi* (p≤0,05) *S.er*–*S.st* (p=0,00238) *S.mi*–*S.ne* (p≤0,05) *S.mi*–*S.st* (p≤0,05) *S.ne*–*S.st* (p=0,00014)	*S.em*–*S.fa* (p=0,002007) *S.em*–*S.gl* (p=0,03631) *S.fa*–*S.gl* (p=0,008417) *S.fa*–*S.ro* (p=0,009652)	–
	НФ	–	–	*S.na*–*S.hy* (p=0,04115)
	ПФсПЛ	–	*S.an*–*S.em* (p≤0,05) *S.an*–*S.gr* (p≤0,05)	*S.na*–*S.hy* (p=0,0104)
Диаметр цветоносной оси, см	ППФ	*S.er*–*S.st* (p=0,03601) *S.mi*–*S.ne* (p=0,02747) *S.mi*–*S.st* (p=0,00047)	*S.em*–*S.fa* (p=0,002058) *S.em*–*S.gl* (p≤0,05) *S.em*–*S.ro* (p=0,000104)	–
	НФ	–	*S.em*–*S.ro* (p=0,03969)	*S.na*–*S.hy* (p≤0,00068)
	ПФсПЛ	–	–	*S.na*–*S.hy* (p≤0,05)
Длина участка цветоносной оси с тычиночными головками, см	ППФ	*S.er*–*S.mi* (p≤0,05) *S.er*–*S.ne* (p=0,00065) *S.mi*–*S.ne* (p≤0,05) *S.mi*–*S.st* (p=0,00017)	*S.em*–*S.fa* (p=0,001513) *S.em*–*S.gl* (p≤0,05) *S.fa*–*S.gl* (p=0,008174) *S.fa*–*S.ro* (p=0,0129) *S.gl*–*S.ro* (p≤0,05)	–
	НФ	–	*S.em*–*S.gl* (p=0,00419) *S.gl*–*S.ro* (p=0,0173)	*S.na*–*S.hy* (p≤0,05)
	ПФсПЛ	–	*S.an*–*S.em* (p≤0,05) *S.em*–*S.gr* (p≤0,05)	*S.na*–*S.hy* (p≤0,05)

Примечание. Сокращение названия экологических форм см. в приложении к таблице Б.4; сокращение видовых названий: *S.er* – *Sparganium erectum*; *S.mi* – *S. microcarpum*, *S.ne* – *S. neglrctum*; *S.st* –*S. stoloniferum*; *S.an* – *S. angustifolium*; *S.em* – *S. emersum*; *S.fa* – *S. fallax*; *S.gl* – *S. glomeratum*; *S.gr* – *S. gramineum*; *S.ro* – *S. rothertii*; *S.na* – *S. natans*; *S.hy* – *S. hyperboreum*

Таблица Б.7 – Результаты статистического анализа по длине и и диаметру главной оси соцветия, а также длины участка с тычиночными головчатыми между разными экологическими формами одного вида *Sparganium*

Вид	Длина цветоносной оси, см	Диаметр цветоносной оси, см	Длина участка цветоносной оси с тычиночными головками, см
1	2	3	4
Подрод *Sparganium* Секция *Erecta*			
S. neglectum	НФ–ППФ (p≤0,05)	НФ–ППФ (p=0,003149)	НФ–ППФ (p=0,008362)
Подрод *Xanthosparganium* Секция *Natantia*			
S. emersum	ПФсПЛ–НФ (p≤0,05) ПФсПЛ–ППФ (p≤0,05) НФ–ППФ (p≤0,05)	ПФсПЛ–ППФ (p≤0,05) НФ–ППФ (p≤0,05)	–
S. glomeratum	–	НФ–ППФ (p=0,005336)	–
S. rothertii	НФ–ППФ (p=0,0003607)	НФ–ППФ (p=0,01886)	–
Секция *Minima*			
S. natans	НФ–ПФсПЛ (p≤0,05)	НФ–ПФсПЛ (p≤0,05)	–
S. hyperboreum	НФ–ПФсПЛ (p≤0,05)	НФ–ПФсПЛ (p≤0,05)	–

Примечание. Сокращение названия экологических форм см. в приложении к таблице Б.4.

.

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Таблица В.1 – Фактическая семенная продуктивность гелофитов и представителей ряда других экологических групп растений вод

Экологическая группа	Вид	ФСП на морфологическую единицу (монокарпический побег/соцветие или цветок)	Автор
1	2	3	4
Гелофиты	*Alisma plantago-aquatica* L.	От 70 до 120 смян на соцветие, урожай семян – 6120 шт./м^2	Васильева, 2013
		От 130 до 6181 семян на соцветие (среднее число семян в плоде 15,4±3,9 шт.)	Лапиров, 2014а
		2200 семян на особь	Смиренский, 1952
		6830 (иногда до 30000) шт. семян на особь	Богачев, 1950, 1952
		4207,3±2038,4 семян на 1 соцветие	Наши данные
	Butomus umbellatus L.	7000 семян на растение	Hroudová, 1980
		8800 семян на растение	Simkovic, 2020
		4825,0±1260,8 семян на 1 соцветие	Наши данные
	Monochoria korsakowii Regel & Maack	1666,0±324,0 семян на растение (ПСП – 1768±372)	Чиков, 2016
		6483 и 13188 семян на растение (без и при удобрении, соответств.)	Wang et al., 1997
		330 семян на растение	Morita, 1982
	Monochoria vaginalis (Burm.f.) C.Presl	8030 семян на растение и 37048 семян на растение (без и при удобрении, соотв.)	Wang et al., 1997
	Nelumbo komarovii Grossh.	От 25 до 33 семян на плод	Смиренский, 1952
		7,23±1,12 (0–21) семян на плод	Дулин, Цыренова, 2017
		от 14 до 44 семян	Хроленко и др., 2019
	N. nucifera Gaertn.	от 5–23 до 33 орешков на плод	Троицкий, 1955
		11,5 зрелых и 14,0 не зрелых семян на плод	Шехов, 1962
	Phragmites ausralis (Cav.) Trin. ex Steud.	924,0±624,0 семян на монокарпический побег	Наши данные
		500–2000 семян на монокарпический побег	Packer et al., 2017

Продолжение таблицы В.1

Экологическая группа	Вид	ФСП на морфологическую единицу (монокарпический побег/соцветие или цветок)	Автор
1	2	3	4
Гелофиты	*Sagittaria sagittifolia* L.	400–4000 семян на растение	Кривохарченко, Жмылев, 1996
		2926±1463 семян на соцветие	Беляков, Лапиров, 2019а
		1530,0±900,3 семян на соцветие	Наши данные
	S. latifolia Willd	до 19700 семян	Yeo, 1966
	S. platyphylla (Engelm.) J.G. Sm.	до 70 000 семян	Broadhurst et al., 2011; Adair et al., 2012
	Schoenoplectus lacustris (L.) Palla.	221,6±185,3 семян на монокарпический побег	Наши данные
	Typha angustifolia L.	90,3–110,6 тыс. семян на побег	Мавродиев, 1997
	Typha latifolia L.	от 90,3±13,0 до 110,6±11,6 тыс. семян	Горбик, 1984
Гидрофиты	*Vallisneria natans* (Lour.) H.Hara	350–600 семян на плод	Ke, Li, 2006
	Hydrocharis morsus-ranae L.	10–60 (в среднем около 30) семян на плод	Кривохарченко и др., 1995
	Lobelia dortmanna L.	1416,7±536,7 семян для растений с 3–6 коробочками	Лебедева, Беляков, 2016
		234,8±92,7 семян на плод	Наши данные
	Nuphar lutea (L.) Sibth. & Sm.	от 106±48 до 363±98 семян на плод	Чернова, 2013
	N. pumila (Timm) DC.	105,1±38,1 семян на плод	Наши данные
	Potamogeton alpinus Balb.	177±38 семян на монокарпический побег	Беляков, Лапиров, 2019а
	P. berchtoldii Fieber	21±16 семян на монокарпический побег	
	P. natans L.	80,3±40,1 семян на монокарпический побег	Наши данные
	P. perfoliatus L.	235±108 семян на монокарпический побег	Беляков, Лапиров, 2019а
		225,2±98,0 семян на монокарпический побег	Наши данные
	P. lucens L.	125–133 семян на монокарпический побег	Голуб, 2000
	Utricularia macrorisa Leconte	249,5±120,0 семян на соцветие	Наши данные

Продолжение таблицы В.1

Экологическая группа	Вид	ФСП на морфологическую единицу (монокарпический побег/соцветие или цветок)	Автор
1	2	3	4
Гигрогелофиты	*Calla palustris* L.	350–400 семян на соплодие	Ефремов, Алексеев, 1983
	Calla palustris L.	164±89 (до 327–405) семян на соплодие	Беляков и др., 2017
	Eleocharis acicularis (L.) Roem. & Schult.	3–15 семян на 1 колосок	Алексеев, 2000
	Menyanthes trifoliata L.	58,0±29,0 семян на монокарпический побег	Наши данные
	Carex rostrata Stokes	291,0±127,4 семян на монокарпический побег	
	Oenanthe aquatica (L.) Poir.	949,3±366,7 мерикарпиев	Лебедева, Беляков, 2021
		от 814,2 до 16991,4 (в отдельных случаях до 40 тыс.) семян	Hroudová et al., 1992
		17,650 семян	Мальцева, 2009
		11334,0 ± 3220,9 семян	Годин и др., 2023
	Lythrum salicaria L.	около 2700000 семян на растение	Thompson et al., 1987
	Lysimachia thyrsiflora L.	472±284 семян на монокарпический побег	Беляков, Лапиров, 2019а
	Scheuchzeria palustris L.	16±4 семян на монокарпический побег	
		12,1±0,7 семян на монокарпический побег	Минаева, 1997
		14,3±6,3 семян на монокарпический побег	Наши данные
	Iris pseudacorus L.	335,1±153,8 семян на монокарпический побег	
Гигромезофиты	*Carex nigra* (L.) Reichard	135,5±74,8 семян на монокарпический побег	
	Carex pseudocyperus L.	674,0±295,4 семян на монокарпический побег	

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Таблица Г.1 – Результаты сравнительного статистического анализа показателей семенной продуктивности представителей рода *Sparganium*

Показатель	ФСП, в шт.	РСП, в шт.	Число недоразвитых плодов на побег, в шт
1	2	3	4
Подрод *Sparganium*			
Секция *Erecta*	*S.er–S.mi* (p=0,0314) *S.er–S.st* (p=0,01945) *S.mi–S.st* (p=0,000389) *S.ne–S.st* (p=0,001847)	*S.er–S.mi* (p=0,01583) *S.mi–S.ne* (p=0,01244) *S.mi–S.st* (p=0,001479)	–
Подрод *Xanthosparganium*			
Секция *Natantia*	*S.an–S.em* (p≤0,5) *S.an–S.fa* (p≤0,5) *S.an–S.gl* (p≤0,5) *S.an–S.gr* (p≤0,5) *S.em–S.gr* (p=0,01618) *S.em–S.ro* (p≤0,5) *S.em–S.* ×*fo* (p=0,00015) *S.fa–S.ro* (p=0,00597) *S.fa–S.* ×*fo* (p=0,00594) *S.gl–S.ro* (p=0,011) *S.gl–S.* ×*fo* (p=0,00025) *S.gr–S.ro* (p=0,00819) *S.gr–S.* ×*fo* (p=0,00168)	*S.an–S.em* (p≤0,5) *S.an–S.fa* (p=0,00014) *S.an–S.gl* (p≤0,5) *S.an–S.gr* (p=0,00495) *S.em–S.gr* (p=0,01056) *S.em–S.ro* (p=0,00055) *S.fa–S.gr* (p=0,00067) *S.fa–S.ro* (p=0,00387) *S.fa–S.* ×*fo* (p=0,01484) *S.gl–S.gr* (p≤0,5) *S.gl–S.ro* (p≤0,5) *S.gl–S.* ×*fo* (p=0,00467) *S.gr–S.ro* (p=0,02564)	*S.an–S.em* (p=0,00317) *S.an–S.gr* (p≤0,5) *S.em–S.fa* (p=0,03677) *S.fa–S.gr* (p=0,00019) *S.gl–S.gr* (p=0,00013) *S.gr–S.* ×*fo* (p=0,00107)
Секция *Minima*	*S.hy–S.na* (p≤0,5)	–	*S.hy–S.na* (p≤0,5)

Примечание. Сокращение видовых названий: *S.er – Sparganium erectum*; *S.mi – S. microcarpum*, *S.ne – S. neglrctum*; *S.st – S. stoloniferum*; *S.an – S. angustifolium*; *S.em – S. emersum*; *S.fa – S. fallax*; *S.gl – S. glomeratum*; *S.gr – S. gramineum*; *S.ro – S. rothertii*; *S.* ×*fo – S.* ×*foliosum*; *S.na – S. natans*; *S.hy – S. hyperboreum*

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Таблица Д.1 – Зависимость показателя лабораторной всхожести от условий хранения, характера предпосевной обработки и условий проращивания гелофитов и представителей ряда других экологических групп растений вод

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гелофиты	*Alisma gramineum* Lej.	Н/С свежесобр.	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: 20–25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч.	70,0±3,3 – 86,7±2,4%	Hroudová et al., 2004
		ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +20–25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч.	76,7±16,7 – 90,7±4,1%	
		ВХС	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС или +25,0/+10 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	56,4%	Moravcová et al., 2001
		ВХС в почве (полевые условия)	То же, $Т_{(д/н)}$: +20, либо +25 ºС, либо +25,0 /+20,0 ºС	42,8–49,6%	
		ВХС в воде (полевые условия)	То же, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, либо +25,0/+10,0 ºС	64,0–70,0%	
		ВХС	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +31/+21 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	61,3%	Лапиров, 2015
	A. lanceolata With.	ВХС	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС или +25/+10 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	75,2%	Moravcová et al., 2001
		ВХС в почве (полевые условия)	То же, $Т_{(д/н)}$: +15 ºС, +30 ºС или +25/+10 ºС	17,2–28,4%	
		ВХС в воде (полевые условия)	То же, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС или +25/+10 ºС	28,8–100%	

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гелофиты	*A. plantago-aquatica* L.	В, СХКУ $_{(2,5–6,5\ лет)}$, Ск н/б	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +30/+15 ºС	39,0–51,0%	Crocker, 1938
		В, СХКУ	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +20–25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	<20,0%	Крылова, Гарин, 2019
		ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: 18–21/13–16 ºС	59,0–86,0%	Muenscher, 1936
		ВХС	$Б_{вода\ (колеблющийся\ уровень)}$, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$:12/12 ч. $Б_{вода\ (постоянный\ уровень)}$, $Т_{(д/н)}$: +25/+10 ºС, $ФП_{(с/т)}$:12/12 ч.	80,8% 58,4%	Moravcová et al., 2001
		ВХС	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +20–25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	49,3±22,0 – 57,3±11,2%	Крылова, 2014; Лапиров и др., 2017
		СМК СХС	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +30/+19 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же	10,5±3,5% 4,4±2,0%	Лебедева, Беляков, 2020
	Butomus umbellatus L.	В, СХКУ, Ск н/б	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: 30/15 ºС	26,0%	Crocker, 1938
		Н/С $_{свежесобр.}$ В, СХКУ В, СХС В, СХКУ, ВХС	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +30/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же, $Т_{(д/н)}$: +18–20 ºС То же То же	69,3–78,0% 77,3–84,7% 89,8–92,0% 94,0%	Крылова, 1998
		ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	64,0%	Muenscher, 1936

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гелофиты	*Butomus umbellatus* L.	ВХС	чП вода/вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +20/+20 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч. $чП_{вода}$, $T_{(д/н)}$: +25/+25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 24 ч. свет $чП_{вода}$, $T_{(д/н)}$: +25/+10ºС, $ФП_{(с/т)}$: 16/8 ч. чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +25/+10ºС, $ФП_{(с/т)}$: 16/8 ч.	67,0–77,0% 90% 79,0% 44,7%	Hroudová, Zakravský, 2003
		ВХС	$Б_{вода}$, $T_{(д/н)}$: комнатная, $ФП_{(с/т)}$: световой день	3,0–100,0%	Трусов, 1990
		Н/С свежесобр. Н/С свежесобр. ВХС ВХС	чП вл. ф/б, свет То же, темнота чП вл. песок чП в воде	45,0% 4,0% 82,0% 51,0%	Отчет…, 1995; Лукина и др., 1995
		СМК СХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+19 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же	6,6±3,3% 4,4±2,0%	Лебедева, Беляков, 2020
	Cyperus papyrus L.	Н/С свежесобр. СХКУ (Т +22–25 °С) в течение 1 года	Сведения отсутствуют То же	20,0% 10,0–15,0%	Волкова, 2020
	Glyceria maxima (Hartm.) Holmb.	ВХС Н/С СХКУ (2 года)	чП вода/вл. ф/б, Т +18–20 и +28–30 ºС — —	77,0% 83,0% 50,0%	Экзерцева, 1972
	Sagittaria lancifolia L.	СХКУ	чП вл. ф/б или $Б_{вода}$, ЕО, $T_{(д/н)}$: +25 ºС	100,0%	Collon, Velasquez, 1989
	S. latifolia Willd.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $T_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	46%	Muenscher, 1936
		ВХС в песке	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +22±2 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 14/10 ч.	~10%	Fraser et al., 2014

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гелофиты	*Sagittaria sagittifolia* L.	ВХС ВХС, Ск н/б ВХС, КСп/р,ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +25/+15–18 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 16/8 ч. То же То же	~43–72% ~15% ~20–25%	Pollux et al., 2005, Pollux et al., 2006
		ВХС В, СХКУ	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +25/+10 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	39,0% 21,0%	Maguire, Heuterman, 1978
		СХС	—	15,0–20,0%	Hroudová et al., 1988
	Monochoria korsakowii Regel & Maack	—	Свет, анаэробные условия	70,0%	Godo, 1997
		ВХС	чП ф/б, вода, $T_{постоянная}$: +23 и +27 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП ф/б, вода, $T_{постоянная}$: +21 и +29 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	100,0% 90,0%	Wan et al., 2004
	M. vaginalis (Burm.f.) C.Presl	В, СХС, в нейлоновой марле зарывали в суглинистую почву	чП ф/б, вода, $T_{(д/н)}$: +30/+25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 16/8 ч. То же, $T_{(д/н)}$: +30/+20 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 16/8 ч. То же, $T_{(д/н)}$: +23/+13 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 16/8 ч.	60,0–90,0% 30,0–80,0% ~20,0%	Chen, Kuo, 1999
		Н/С свежесобр.	Глубина (2 см) и длительность (4 дня) затопления, $T_{(д/н)}$: +28, +33, +38 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП вл. ф/б, pH 7, $T_{(д/н)}$: +28, +33, +38 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП вл. ф/б, соленость 0 mM NaCl, $T_{(д/н)}$: +28, +33, +38 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП вл. ф/б, Т(д/н): +38 ºС, ФП(с/т): непрерывный свет То же, ФП(с/т): 12/12 ч.	26,8% 24,5% 21,0% 20,6% 22,2%	Athira et al., 2019

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гелофиты	*Nelumbo nucifera* Gaertn.	В, СХКУ	—	85,0%	Crocker, 1938
	N. komarovii Grossh.	СХКУ	В емкостях с водой, Т(д/н): +30 ºС, проращивали в течении 1 мес.	97,0–100%	Зиновьев, Гуков, 2011
		ВХС	То же	96,0–97,0%	
		СХС	То же	99,0%	
		Заморожены в воде	То же	48,0%	
		Заморожены в сух.	То же	78,0%	
		В, СХКУ, Ск	—	92,0%	Хроленко и др., 2019
	Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	СХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +22/+14 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 14/10 ч.	100,0%	Rosbakh et al., 2019
		Ст (2% NaHClO, 54 ч.), ВХС	То же	20,0%	
		ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +20–25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	58,7±12,8%	Крылова, 2012
		ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +28–29 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	18,7±8,0%	Наши данные
		СМК	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+19 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	11,0±10,7%	Лебедева, Беляков, 2020
		СХС	То же	21,0±13,4%	
		СХКУ	То же	4,4±2,0%	
	S. litoralis (Schrad.) Palla	В, СХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +20–25/+5–10 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	48,0±5,3%	Figuerola et al., 2010
		В, СХС, КСП, ВХС	То же	41,9±3,7%	

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гелофиты	*S. tabernaemontani* (C.C.Gmel.) Palla	СХС Ск (10% NaHClO, 30 ч.), ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +22/+14 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 10/14 ч. То же	97,0% 22,0%	Rosbakh et al., 2019
		ВХС ВХС, Ск (2 и 3% NaClO, 3 или 4 сут.)	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+5 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	~25,0% 5,0%	Clevering, 1995
	Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	Н/С свежесобр.	чП вл. ф/б, ЕО, $T_{(д/н)}$: +20 ºС	97,5±2,9%	Gorai et al., 2006
		СХС СХС, Ск (KNO_3)	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +25/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	~90,0% ~95,0%	Meng et al., 2016
		ВХС ВХС, Ск (4% NaClO, 3 сут.)	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+5 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	~50,0% ~86,0%	Clevering, 1995
	Zizania aquatica L.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $T_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	91,0%	Muenscher, 1936
		ВХС	$Б_{вода}$, $T_{(д/н)}$: +15 либо 20 ºС или чередование температуры +30/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: ?	90,0–97,0%	Simpson, 1966
	Z. palustris (Griseb.) Hance ex F.Muell.	ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +16 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	>90,0%	Probert, Longley, 1989
		ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +20/+14 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 15/9 ч.	81–98%	McGilp et al., 2002
	Sparganium emersum Rehm.	ВХС В, СХКУ В, СХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +28,7±2,9/+18,2±0,9 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч. То же То же	78,4±13,3% 1,2±0,9% 2,0±0,8%	Беляков, Лапиров, 2015, Беляков, 2016

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гелофиты	*Sparganium emersum* Rehm.	В, СХКУ, ВХС В, СХС, ВХС	То же То же	48,9±8,0% 5,7±2,1%	Беляков, Лапиров, 2015, Беляков, 2016
		ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +28,7±2,9/+18,2±0,9 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч.	97,3±3,5%	Беляков, 2016
		ВХС ВХС, Ск н/б. ВХС, КСп/р, ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +25/+15–18 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 16/8 ч. То же То же	45,0–70,0% >90% 80,0–83,0%	Pollux et al., 2005, Pollux et al., 2006
	S. microcarpum (Neuman) Čelak.	ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +28,7±2,9/+18,2±0,9 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч.	16,6±9,7 – 59,0±1,0%	Беляков, 2016
	S. erectum L.	ВХС	чПвл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +28,7±2,9/+18,2±0,9 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч.	5,2±4,6 – 19,0±5,0%	Беляков, 2016
	S. erectum s.l.	ВХС, Ск н/б. То же	чПвл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 24 ч. свет То же, $ФП_{(с/т)}$: 24 ч. темнота	2,5–5,0% 5,0%	Ishii et al., 2005
	S. eurycarpum Engelm. *S. chlorocarpum* Rydb. *S. americanum* Nutt.	ВХС	Сведения отсутствуют	80,0–90,0%	Muenscher, 1941 (не опубл.) – цит. по: Steinbauer, Neal, 1950
	S. eurycarpum Engelm.	Н/С $_{свежесобр.}$, Ск В, СХКУ, СХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+5 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч. То же	9,0% 44,0–70,0%	Steinbauer, Neal, 1950
	Typha angustifolia L.	Н/С $_{свежесобр.}$	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +20/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же, $ФП_{(с/т)}$: 24 ч. темнота	25,0% 24,0%	Rasran et al., 2021

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гелофиты	*T. latifolia* L.	В, СХКУ	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +30/+15 ºС	69,0–78,0%	Crocker, 1938
		Н/С $_{свежесобр.}$	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +20/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же, $ФП_{(с/т)}$: 24 ч. темнота	62,0% 12,0%	Rasran et al., 2021
		В, СХКУ	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	42,0–65,0%	Muenscher, 1936
		В	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +10/20°С, 20/30°С, 10/30°С, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч., 8/16 ч., 6/18 ч., 4/20 ч.	100,0%	Lombardi et al., 1997
		В, СХС В, СХС, обработка $KMnO_4$	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +25/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	~58,0% ~73,0%	Meng et al., 2016
		ВХС $_{в\ песке}$	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +22±2 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 14/10 ч.	~2,0%	Fraser et al., 2014
	T. laxmannii Lepech.	Н/С $_{свежесобр.}$ То же	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +20/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же, $ФП_{(с/т)}$: 24 ч. темнота	65,0% 36,0%	Rasran et al., 2021
Гидрофиты	*Aldrovanda vesiculosa* L.	Н/С То же Н/С, 24 ч. $_{в\ этилене}$ СХС То же Н/С, 24 ч. $_{в\ этилене}$	чП $_{0,7\%\ водный\ агар}$, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП $_{0,7\%\ водный\ агар + гибберелловая\ к-та}$, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП $_{0,7\%\ водный\ агар + гибберелловая\ к-та}$, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП $_{0,7\%\ водный\ агар}$, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП $_{0,7\%\ водный\ агар + гибберелловая\ к-та}$, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП $_{0,7\%\ водный\ агар + гибберелловая\ к-та}$, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	32,9±0,8% 13,0±3,4% 94,0±0,5% 32,5±1,0% 20,8±10,8% 90,7±5,5%	Cross et al., 2016

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гидрофиты	*Nuphar lutea* (L.) Sibth. & Sm.	Н/С $_{свежесобр.}$ СМК	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+19 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же	4,1±1,4% 2,2±1,4%	Lebedeva et al., 2020
	N. pumila (Timm) DC.	СМК СХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+19 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же	5,5±2,0% 4,4±2,0%	Лебедева, Беляков, 2020
	N. variegata Engelm. ex Durand	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $T_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	43,0%	Muenscher, 1936
	Nymphaea odorata subsp. *tuberosa* (Paine) Wiersema & Hellq.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $T_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	44,0–56,0%	Muenscher, 1936
	Ceratophyllum demersum L.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $T_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	81,0%	Muenscher, 1936
	Ranunculus circinatus Sibth.	СХКУ СХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +14–28 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же	52,0±6,5% 31,6±3,6%	Мовергоз, Бобров, 2016
	R. kauffmanii P.Clerc	Н/С $_{свежесобр.}$ ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +10–15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же	87,0% 13,0%	Лебедева, 2013
	R. peltatus Schrank	СХКУ, далее чередование погружения в воду и обсыхание (хранеение при 4 ºС) и повторение цикла	$T_{(д/н)}$: +20 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	~50,0% (наземная форма) чуть >70,0% (водная форма)	Fernández-Zamudio et al., 2021

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гидрофиты	*R. trichophyllus* (Chaix ex Vill.) Bosch	СХКУ	$Б_{вода}$, $Т_{(д/н)}$: +14–28 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	74,0%	Лебедева, Лапиров, 2000
	Lobelia dortmanna L.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	89,0%	Muenscher, 1936
		Н/С свежесобр. ВХС	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +19/+30 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч. То же	85,0–94,0% 42,0%	Лебедева, Беляков, 2016
	Persicaria amphibia (L.) Gray	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	26,0%	Muenscher, 1936
		В, СХКУ, ВХС В, СХКУ, ВХС В, СХКУ, СХС, Ск н/б.	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +6–10 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 14/10 ч. чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +30 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +30 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	2,0±4,0% 2,7±4,6% 13,0±8,9%	Wagner, Oplinger, 2017
	Trapa natans L.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	92,0%	Muenscher, 1936 Альбенский, 1938
	Myriophyllum spicatum L.	ВХС, 5 и 25% р-р NaClO	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +20 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 14/10 ч.	~55,0%	Hartleb et al., 1993
	Vallisneria americana Michx.	СХС, влажность 95% СХС, влажность 50,2±9,6%	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +30,1±2,2 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 16/8 ч. То же	20,6±5,0% 20,6±4,1%	Kauth, Biber, 2014
		ВХС ВХКУ	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС То же	87,0% 71,0%	Muenscher, 1936
	V. natans (Lour.) H.Hara	Н/С свежесобр.	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	80,0±4,0%	Zhao et al., 2017
	Pistia stratiotes L.	Н/С, промыты дист. водой	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +37 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	89,0–100,0%	Barbosa et al., 2019

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гидрофиты	*Potamogeton acutifolius* Link.	В, СХКУ, СХС В, СХКУ, Ск	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $Т_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	40,0% 83,0%	Hay et al., 2008
	P. berchtoldii Fieber	В, СХКУ, СХС В, СХКУ, Ск	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $Т_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	90,0% 56,0%	Hay et al., 2008
	P. compressus L.	ВХКУ, ВХС, Ск н/б	чП вл. ф/б или $Б_{вода}$, $Т_{(д/н)}$: +22 ºС или +25/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. или 24 ч. темнота	100,0%	Rosbakh, Poschlod, 2019
	P. filiformis Nolte	В, СХКУ, СХС В, СХКУ, Ск	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $Т_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	75,0% 48,0%	Hay et al., 2008
	P. gramineus L.	В, СХКУ, СХС В, СХКУ, Ск	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $Т_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	57,0% 33,0%	Hay et al., 2008
	P. lucens L.	ВХС ВХС $_{в\ песке}$ ВХС $_{в\ воде\ (пруд)}$	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же То же	20,0±4,0% 24,0±3,0% 10,0±2,0%	Zhao et al., 2017
		Необработанные Стратификация Стратификация, 30 мин. H_2SO_4 $_{конц}$	— — —	72,6% 86,9% 99,3%	Голуб, 2000
		В, СХКУ, СХС В, СХКУ, Ск	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $Т_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	30,0% 0,0%	Hay et al., 2008

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гидрофиты	*P. maackianus* A.Benn.	ВХС	Холщевые мешочки, естественные условия (озеро), глубина проращивания 4 м	46,6±1,9%	Su et al., 2018
	P. natans L.	ВХКУ, ВХС, Ск н/б	чП вл. ф/б или $Б_{вода}$, $Т_{(д/н)}$: +22 ºС или +25/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. или 24 ч. темнота	97,0–100%	Rosbakh, Poschlod, 2019
		В, СХКУ, СХС	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $Т_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	66,0%	Hay et al., 2008
		В, СХКУ, Ск	То же	37,0%	
	P. perfoliatus L.	В, СХКУ, СХС	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $Т_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	65,0%	Hay et al., 2008
		В, СХКУ, Ск	То же	0,0%	
	P. praelongus Wulfen	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	11,0%	Muenscher, 1936
		Н/С, В	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +28 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 16/8 ч.	8,0%	Prausová et al., 2013
		В, ВХС	То же	10,0%	
		В, ВХС, Ск н/б	То же	8,0%	
		В, ВХС, Ск (2,5 или 5,0% NaClO)	То же	7,0–9,0%	
		В, ВХС, ВХКУ	То же	32,7%	
		В, ВХС, УФ-облучение	То же	15,0%	
		В, СХКУ, Ск н/б	То же	3,3%	
		В, СХКУ, Ск (2,5 или 5,0% NaClO)	То же	4,0–12,0%	
		В, СХКУ, ВХС, СХКУ	То же	4,0%	

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гидрофиты	*P. praelongus* Wulfen	В, СХКУ, УФ-облучение	То же	5,0%	Prausová et al., 2013
	P. polygonyfolius Pourr.	В, СХКУ, СХС В, СХКУ, Ск	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $T_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	13,0% 83,0%	Hay et al., 2008
	P. pusilis L.	В, СХКУ, СХС В, СХКУ, Ск	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $T_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	21,0% 56,0%	Hay et al., 2008
	P. trichoides Cham. & Schltdl.	В, СХКУ, СХС В, СХКУ, Ск	чП на 1%-ный агар с дист. водой, $T_{(д/н)}$: переменные, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	33,0% 81,0%	Hay et al., 2008
	Stuckenia pectinata (L.) Börner	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $T_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	17,0–52,0%	Muenscher, 1936
		$ХС_{(7–8 мес.)}$, не Ск То же, обрезан носик То же, Ск н/б ХС 21 мес.	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +20–21 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 8/16 ч. То же То же То же	11,0–1,0% 12,0–2,0% 5,0–1,0% 44,0%	Лапиров, 1988
		В, ВХС либо СХС В, СХКУ	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	4,0±1,0% 3,0±2,0%	Zhao et al., 2017
		В, СХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +25/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	2,0±0,0 – 58,6±1,1%	Li et al., 2015

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гидрофиты	*Stuckenia pectinata* (L.) Börner	ВХКУ, ВХС, Ск н/б	чП вл. ф/б или $Б_{вода}$, $Т_{(д/н)}$: +22 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП вл. ф/б или $Б_{вода}$, $Т_{(д/н)}$: +25/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же, в темноте	97,0–98,5% 99,0–100% 97,0–97,5%	Rosbakh, Poschlod, 2019
	S. vaginata (Magnin) Holub	ВХКУ, ВХС, Ск н/б	чП вл. ф/б или $Б_{вода}$, $Т_{(д/н)}$: +22 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. чП вл. ф/б или $Б_{вода}$, $Т_{(д/н)}$: +25/+15 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же, в темноте	91,0–92,5% 88,5–100% 92,0–100%	Rosbakh, Poschlod, 2019
	Caulinia flexilis Willd.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	87,0%	Muenscher, 1936
	Caulinia minor (All.) Coss. & Germ.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	2,0%	Muenscher, 1936
	Najas marina L.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 ºС	15,0%	Muenscher, 1936
Гигрогелофиты	*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.	Н/$С_{свежесобр.}$ СМК $_{(сух.)}$ СХС СХКУ	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +30±3/+19,3±0,2 °С, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же То же То же	90,6±4,0% 96,6±3,3% 100% 93,3±2,6%	Лебедева, Беляков, 2021
		СМК СХС СХКУ	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +30/+19 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же То же	96,6±3,3% 100,0% 93,3±2,6%	Лебедева, Беляков, 2020

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гигрогелофиты	*Sagittaria trifolia* L.	СХКУ$_{(11–17\ сут.)}$ Хранение семян (1 мес.) при колеблющемся уровне воды и при постоянном погружении	Пластиковые 6-луночные чашки, $T_{(д/н)}$: при 35/25 °С и 40/25 °С, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч., гипоксия Пластиковые 6-луночные чашки, $T_{(д/н)}$: при 35/25 °С и 40/25 °С, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.,	>90% >90%	Ozaki et al., 2018
	Sium latifolium L.	ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +20–25 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	47,8±2,9 – 88,0±6,1%	Крылова, 2014; Лапиров и др., 2017
	Glyceria fluitans (L.) R.Br.	СХКУ	—	85,0–95,0%	Овеснов, 1965, Экзерцева, 1976
	Bolboschoenus maritimus (L.) Palla	СХС Ск (10% NaHClO, 26 ч.), ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +22/+14 °С, $ФП_{(с/т)}$: 14/10 ч. То же	93,0% 8,0%	Rosbakh et al., 2019
		ВХС ВХС, Ск (2, 3 и 4% NaClO, 3–4 сут.)	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+5 °С, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	~80,0% 97,0–98,0%	Clevering, 1995
		В, СХС В, СХС, КСп, ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +20–25/+5–10 °С, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же	15,0±5,6% 21,5±8,2%	Figuerola et al., 2010
	Carex acuta L.	СХКУ	—	22,0%	Алексеев, 1996а

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гигрогелофиты	*C. aquatilis* Wahlenb.	СХКУ	—	8,0%	Алексеев, 1996а
	C. rostrata Stokes	СХКУ	—	18,0%	Алексеев, 1996а
		Н/С свежесобр. СХКУ, ВХС (в 1% агаре) То же	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+20 °С, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч. То же, $T_{(д/н)}$: +22/+12 ºС То же, $T_{(д/н)}$: +30/+20 ºС	~3,0% ~10,0% ~5,0%	Fernández-Pascual, 2016
		СМК СХС СХКУ	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +30/+19 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч. То же То же	51,1±25,2% 75,5±13,4% 47,7±22,2%	Лебедева, Беляков, 2020
	C. vesicaria L.	СХКУ	Сведения отсутствуют	1,0%	Алексеев, 1996а
	Cyperus eragrostis Lam.	Н/С свежесобр. СХКУ в течение 2 лет	$T_{(д/н)}$: +22–25 °С То же	60,0% 48,0–59,0%	Волкова, 2020
	Eleocharis acicularis (L.) Roem. & Schult.	Ск (NaOClO 2 часа) Ск (механическая) Ск (механическая), ХС СХС СХС СХС, Ск	$T_{(д/н)}$: +10–18 °С $T_{(д/н)}$: +30–35 °С $T_{(д/н, оптимальная)}$: +15 °С $T_{(д/н)}$: +10–18 °С $T_{(д/н)}$: +14–35 °С $T_{(д/н)}$: +31–35 °С	60,0% 59,0% 53,0% 11,0–20,0% 10,0–18,0% 47,0–49,0%	Алексеев, 2000
	E. palustris (L.) Roem. & Schult.	СХС Ск (10% NaHClO, 1 ч.), ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +22/+14 °С, $ФП_{(с/т)}$: 14/10 ч. То же	90,0% 73,0%	Rosbakh et al., 2019
	E. uniglumis (Link) Schult.	СХС Ск (3% NaHClO, 27 ч.), ВХС	чП вл. ф/б, $T_{(д/н)}$: +22/+14 °С, $ФП_{(с/т)}$: 14/10 ч. То же	100,0% 54,0%	Rosbakh et al., 2019

Продолжение таблицы Д.1

Экологическая группа	Вид	Условия хранения и предпосевная обработка	Условия при проращивании	Лабораторная всхожесть (G_{fin}, %)	Автор
1	2	3	4	5	6
Гигрогелофиты	*Acorus calamus* L.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 °С	54,0%	Muenscher, 1936
		ВХС	чП в воде., $Т_{(д/н)}$: +25/+35 °С, $ФП_{(с/т)}$: 12/12 ч.	~55,0%	Pai, McCarthy, 2010
	Calla palustris L.	ВХС	$Б_{вода}$, ЕО, $Т_{(д/н)}$: +18–21/+13–16 °С	72,0%	Muenscher, 1936
		ВХС	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +23 °С, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	2,2±1,4–78,8±3,0%	Беляков и др., 2017
		ВХС, В, СХС	То же	18,8±6,0–93,2±4,4%	
		ВХС, В, СХКУ	То же	25,5±6,0–87,7±1,5%	
		ВХС, В, СМК $_{(сух)}$	То же	8,8±5,2–48,8±5,2%	
	Caltha palustris L.	Н/С $_{свежесобр.}$	$чП_{вода}$, $Т_{(д/н)}$?, $ФП_{(с/т)}$: световой день	90,0%	Барыкина, Чубатова, 2000
	Iris pseudacorus L.	СМК	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +30/+19 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	7,7±5,1%	Лебедева, Беляков, 2020
		СХС	То же	4,4±2,0%	
	Lysimachia thyrsiflora L.	СМК	чП вл. ф/б, $Т_{(д/н)}$: +30/+19 ºС, $ФП_{(с/т)}$: 9/15 ч.	11,1±2,0%	Лебедева, Беляков, 2020
		СХС	То же	14,4±10,1%	

Примечание. $Н/С_{свежесобр.}$ – не стратифицированные свежесобранные семена; В – высушивание; СХКУ – хранение семян в сухом виде при комнатных условиях; ВХКУ – хранение семян в воде при комнатных условиях; ВХС – влажная холодная стратификация; СХС – сухая холодная стратификация; СМК – стратификация в морозильной камере; ХС – холодная стратификация; Ск – скарификация; н/б – наждачная бумага; КСп/р – кормление семенами птиц/рыб; чП вл. ф/б – чашки Петри с влажной фильтровальной бумагой; $Б_{вода}$ – банки с водой; дист. вода – дитилированная вода; $Т_{(д/н)}$ – температурный режим (день/ночь); ЕО – естественное освещение; $ФП_{(с/т)}$ – фотопериод (свет/темнота).

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Изменение показателей прорастания плодов модельных видов *Sparganium* при различных сроках влажной холодной стратификации

Таблица Е.1 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium microcarpum* при различных сроках влажной холодной стратификации (по: Беляков, 2016)

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Тутаевский м.о., в окр. Выползово, р. Урдома, перекаты, 20.08.2013 г.			
2,2 мес.	6,3±0,8	3,6±2,8	2,6±2,0	6,0±2,6
4,7 мес.	5,0±0,0	6,3±2,2	9,3±3,1	16,6±2,2
6,7 мес.	3,0±0,0	8,5±0,5	44,0±8,0	56,0±8,0
9 мес.	3,0±0,0	8,0±2,0	52,0±0,0	59,0±1,0
11 мес.	4,0±0,0	4,0±2,0	10,0±6,0	11,0±7,0
1 год 3 мес.	6,5±0,5	4,0±0,0	5,0±3,0	22,0±10,0

Таблица Е.2 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium neglectum* при различных сроках влажной холодной стратификации

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Респ. Адыгея, Майкопский р-н, Краснооктябрьское с.п., старица вдоль ул. Кубанская, 44.568343, 40.093716, 24.07.2019 г.			
2,8 мес.	6,6±0,4	6,6±0,4 (12,3±1,1 – на 20 сут.)	5,5±3,7	25,5±2,9 (41,1±7,4 – на 20 сут.)
6,3 мес.	7,6±1,5	1,0±0,0	3,3±2,2	4,4±1,5
1 год 1 мес.	4,0±0,0	10,0±0,0	46,6±4,4	64,4±1,5
1 год 4,0 мес.	3,6±0,4	7,6±2,2	45,5±5,9	52,2±3,7
1 год 9,5 мес.	5,0±0,0	7,3±0,4	54,4±5,2	71,1±5,2
2 года 5,5 мес.	3,0±0,0	7,3±1,1	60,0±6,6	73,3±11,1
2 года 9,6 мес.	4,0±0,0	4,6±2,9	73,3±4,4	75,5±3,7
3 года 3,2 мес.	3,3±0,4	8,3±0,4	62,2±5,2	74,4±7,4
3 года 7,6 мес.	4,0±0,0	6,3±3,2	78,9±5,1	83,3±3,3
4 года 2,6 мес.	4,0±0,0	7,0±1,7	82,2±5,1	91,1±7,7
5 лет 3,3 мес.	4,7±0,6	9,0±1,7	44,4±6,9	75,5±7,7
5 лет 6,5 мес.	5,0±0,0	5,3±1,5	26,7±13,3	45,5±6,9
6 лет 3,0 мес.	5,0±0,0	6,3±2,5	31,1±6,9	66,6±8,8
6 лет 6,8 мес.	5,3±0,6	8,0±2,6	24,4±10,7	55,5±5,1 (60,0±5,8 – на 18 сут.)
Место и дата сбора плодов	Краснодарский край, Крымский р-н, г. Крымск, р. Адагум, 44.897475, 37.957511, 20.07.2019 г.			
2,8 мес.*	7,3±1,7	7,3±1,5 (12,3±2,2 – на 20 сут.)	6,6±6,6	22,2±9,6 (31,1±10,4 – на 20 сут.)
6,3 мес.	7,0±1,3	5,6±1,1	–	21,1±3,7
1 год 1 мес.	5,0±0,6	10,6±0,4	15,5±3,7	58,9±5,2
1 год 4,0 мес.	4,0±0,0	8,6±0,4	27,7±5,2	44,4±5,2
1 год 9,5 мес.	5,0±0,0	10,6±2,4	33,1±11,1	55,5±5,9
2 года 5,5 мес.	3,3±0,4	7,0±1,3	53,3±4,4	64,4±8,1
2 года 9,6 мес.	4,0±0,0	7,6±1,1	42,2±5,2	46,6±6,6
3 года 3,2 мес.	2,6±0,4	7,3±1,1	56,6±8,9	60,0±8,9
Место и дата сбора плодов	Респ. Адыгея, Майкопский р-н, Краснооктябрьское с.п., старица вдоль ул. Кубанская, 44.568343, 40.093716, 24.07.2019 г.			
3 года 7,5 мес.	3,6±0,6	5,3±0,6	51,1±6,9	53,3±6,6
4 года 2,5 мес.	2,6±1,1	8,3±3,5	58,9±8,4	70,0±0,0
5 лет 3,5 мес.	7,0±1,0	6,3±1,5	6,7±5,8	33,3±5,8
5 лет 6,7 мес.	5,0±0,0	9,0±1,7	54,4±1,9	77,8±10,2 (78,9±8,4 – на 17 сут.)
6 лет 3,0 мес.	5,0±0,6	8,7±1,5	28,9±10,2	51,1±15,7
6 лет 6,8 мес.	5,0±1,0	5,7±1,1	25,5±17,1	38,9±13,5

Примечание: * – на проращивание вместе с плодами, подвергшимися ВХС ставились и сухие семена, хранящиеся при комнатной температуре, которые не проросли.

Таблица Е.3 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium erectum* при различных сроках влажной холодной стратификации

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Пошехонский м.о., Ермаковское с.п., близ д. Малафеево, побережье Рыбинского водохр., 58.684194, 38.493988, 14.09.2014 г.			
7,0 мес.	13,0±0,0	1,5±0,2	—	8,0±2,0
8,8 мес.	3,0±2,0	1,0±0,0	3,0±0,0	4,0±2,0
11,2 мес.	5,0±0,0	4,0±0,0	16,0±4,0	19,0±5,0
1 год 2 мес.	6,0±0,0	3,0±0,6	6,0±0,0	10,6±4,8
1 год 3,5 мес.	5,0±0,0	5,0±0,5	27,1±1,0	33,0±1,0
1 год 5 мес.	4,6±0,4	5,6±0,9	8,6±2,2	12,0±2,6
1 год 8 мес.	10,0±0,0	1,0±0,0	—	2,0±0,0
2 года 1,5 мес.	6,5±0,5	1,5±0,5	6,6±3,3	8,3±1,7
3 года 1 мес.	4,0±0,0	6,0±0,0	16,6±0,0	23,3±0,0
3 года 5,9 мес.	3,5±0,5	7,5±2,5	10,0±3,3	13,3±3,3
4 года 1,9 мес.	4,0±0,0	5,5±1,5	28,3±1,6	33,3±3,3
5 лет 1,4 мес.	4,0±0,0	2,6±1,1	13,3±2,2	13,3±2,2
5 лет 4,7 мес.	4,3±0,4	5,0±2,6	18,9±3,7	20,0±4,4
5 лет 11,1 мес.	5,0±0,0	6,6±3,1	8,9±5,2	12,2±5,2
6 лет 2,4 мес.	3,6±2,4	В первой чашке плоды прорастали 7 сут., во второй – 1 сут., в третей – не прорастали	3,3±2,2	4,4±3,7
6 лет 8 мес.	3,3±0,4	2,6±0,4	18,9±1,5	18,9±1,5
7 лет 4 мес.	3,3±0,4	3,0±2,0	7,7±1,5	8,9±2,9
7 лет 8,2 мес.	3,3±0,9	4,3±1,7	23,3±4,4	24,4±3,7
8 лет 1,8 мес.	2,0±0,0	4,6±1,1	17,7±3,7	17,7±3,7
8 лет 7,0 мес.	3,0±0,0	6,0±2,6	15,5±6,9	17,8±7,7
9 лет 1,6 мес.	3,6±0,6	7,6±0,6	73,3±12,0	85,5±6,9
10 лет 3 мес.	3,3±1,1	9,0±1,7	10,0±8,8	13,3±8,8
10 лет 6,7 мес.	5,0±0,0	6,3±4,7	7,8±1,9	11,1±3,8
11 лет 1,5 мес.	5,0±0,0	1,0±0,0	5,5±3,8	5,5±3,8
11 лет 5,4 мес.	4,3±1,5	5,7±4,1	4,4±1,9	6,7±3,3
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Некоузский м.о., устьевая область р. Сутка, 10.09.2013 г.			
6 мес.	—	—	—	—
8,3 мес.	5,0±0,6	3,0±1,3	4,8±4,1	5,2±4,6
Последующие сроки	—	—	—	—

Продолжение таблицы Е.3

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Респ. Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, оз. Нарочь, окр. Нарочанской биологической станции, 54.90528, 26.72916, 05.08.2016 г.			
Свежесобр.	—	—	—	—
3,2 мес.	12,0±0,0	1,5±0,5	—	6,6±3,3
9,8 мес.	3,6±0,4	4,3±1,1	15,5±1,4	15,5±1,4
1 год 3 мес.	8,5±2,5	7,5±2,5 (8,5±1,5 – на 17 сут.)	—	13,3±3,3 (18,3±1,7 – на 17 сут.)
1 год 7,3 мес.	4,0±0,0	7,0±2,0	11,6±1,6	20,0±6,6
2 года 3,1 мес.	3,0±0,0	6,5±1,5	31,6±5,0	33,3±6,6
3 года 2,7 мес.	3,0±0,4	7,0±2,0	26,6±4,4	34,4±1,5
3 года 6,0 мес.	6,0±1,3	5,6±1,7	3,0±0,6	6,6±4,4
4 года 0,7 мес.	3,0±0,0	4,6±1,1	28,9±5,9	28,9±5,9
4 года 3,7 мес.	2,6±0,4	5,6±1,7	22,2±11,8	24,4±12,6
4 года 9,3 мес.	3,6±0,4	4,0±0,6	17,7±1,5	20,0±4,4
5 лет 5,3 мес.	4,0±1,3	2,3±0,9	18,9±10,3	18,9±10,3
5 лет 9,8 мес.	2,6±1,7	1,6±1,1	17,7±11,8	17,7±11,8
6 лет 3,1 мес.	3,0±0,0	4,0±1,3	25,5±7,4	26,6±6,6
6 лет 7,6 мес.	3,3±0,6	4,0±2,6	22,2±5,1	24,4±6,9
7 лет 3,0 мес.	3,3±0,6	6,0±1,7	30,0±6,6	32,2±5,1
8 лет 3,6 мес.	4,0±0,0	5,3±2,5	37,8±1,9	40,0±3,3
8 лет 7,6 мес.	5,0±0,0	2,7±0,6	26,7±10,0	26,7±10,0
9 лет 2,5 сем	5,0±0,0	9,3±1,5	28,9±5,1	33,3±3,3
9 лет 6,6 мес.	3,7±0,6	6,3±2,1	33,3±12,0	35,5±10,7

Примечание. Здесь и далее в таблицах – «—» – семена не прорастали.

Таблица Е.4 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium angustifolium* при различных сроках влажной холодной стратификации

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Псковская обл., Себежский р-н, Себежский национальнй парк, оз. Малый Зеленец, 30.08.2019 г.			
1,8 мес.	5,6±3,7	3,3±2,2	—	6,6±4,4
5,1 мес. (на 18 сут.); в одной чашке из 3 не проросли!	10,3±6,9	1,3±0,9	—	6,6±4,4
1 год	9,0±1,3	2,0±0,6	—	5,5±1,5
1 год 2,9 мес.	10,0±0,0	2,0±0,0	—	8,8±1,5
1 год 8,5 мес.	7,6±0,4	6,6±1,7 (7,6±2,4 – на 16 день)	Пророс 1 плод в одной из трех чашек	13,3±4,4 (16,6±6,6 – на 16 сут.)
2 года 4,5 мес.	8,0±0,0	2,3±1,5	—	8,9±5,9
2 года 8,6 мес.	9,0±0,0	4,0±0,0	—	35,5±8,1
3 год 2,3 мес.	5,0±0,0	8,3±0,4	23,3±2,2	33,3±4,4
3 года 6,0 мес.	4,0±0,0	14,0±0,0 – на 18 сут.	26,6±5,8	47,8±13,5 (55,5±10,2 – на 18 сут.)
4 года 1,3 мес.	5,0±0,0	6,3±2,1	21,1±6,9	51,1±13,5
5 лет 2,5 мес.	6,3±1,5	5,3±1,5	8,9±8,4	52,5±15,7
5 лет 6,2 мес.	6,7±1,1	6,0±2,0	3,3±3,3	43,3±12,0
6 лет 2,0 мес.	7,7±0,6	4,7±1,1	Проросло 2 плода в одной из трех чашек	33,3±14,5
6 лет 5,8 мес.	6,3±0,6	5,3±1,5	18,9±13,9	52,2±17,1 (55,5±18,3 – на 18 сут.)
Место и дата сбора плодов	Респ. Карелия, Пряжинский р-н, Велдозерской селькое поселение, д. Репное Озеро, по а/дор. Сортовала, оз. Репное, 04.09.2019 г.			
1,7 мес.	—	—	—	—
5,0 мес.	Единично на 16 сут. 10,6±7,1	0,6±0,4	—	2,2±1,5
11,7 мес.	7,6±0,4	3,6±2,9	Проросло 2 плода в одной из трех чашек	12,2±5,2
1 год 2,8 мес.	10,6±0,4	1,0±0,0	—	10,0±4,4
1 год 8,3 мес.	7,3±0,4	7,3±2,2	4,4±2,9	20,0±6,6
2 года 4,4 мес.	5,6±3,7	1,6±1,5	—	3,3±2,2
2 года 8,5 мес.	—	—	—	—
3 года 2,2 мес.	—	—	—	—
3 года 6,0 мес.	—	—	—	—
4 года 1,3 мес.	—	—	—	—
5 лет 2 мес.	—	—	—	—

Продолжение таблицы Е.4

5 лет 6,3 мес.	—	—	—	Пророс 1 плод в одной из трех чашек
6 лет 2,0 мес.	—	—	—	—
6 лет 5,8 мес.	—	—	—	—
Место и дата сбора плодов	Респ. Карелия, Сортовальский р-н, Хаапалампинское сельское поселение, окр. п. Реускула, оз. Ахвеньярви, 03.09.2019 г.			
1,7 мес.	—	—	—	—
5,0 мес.	—	—	—	—
11,7 мес.	—	—	—	—
1 год 2,8 мес.	7,0±4,6	В первой чашке прорастание длилось 7 дней, во второй – 1, в третьей – прорастания не наблюдали	—	4,4±3,7
1 год 8,3 мес.	5,3±3,5	0,6±0,4	—	2,2±1,5
2 года 4,4 мес.	—	—	—	—
2 года 8,5 мес.	—	—	—	—
3 года 2,2 мес.	—	—	—	—
3 года 6,0 мес.	—	—	—	—
4 года 1,3 мес.	—	—	—	—
5 лет 2 мес.	—	—	—	—
5 лет 6,3 мес.	—	—	—	—
6 лет 2,0 мес.	—	—	—	—
6 лет 5,8 мес.	—	—	—	—

Примечание. Плоды, собранные на оз. Ахвеньярви не прорастали до 3 лет 6,0 мес.

Таблица Е.5 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium glomeratum* при различных сроках влажной холодной стратификации

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Пошехонский р-н, окр. д. Голодяйка (на границе с Вологодской обл.), в обводненной колее старой лесной дороги, идущей к верховому болоту, 14.09.2014 г.			
1,0 мес.	—	—	—	—
3,0 мес.	7,0±0,0	3,5±0,5	8,3±1,7	13,3±3,3
5,2 мес.	4,5±5,0	9,5±3,5	26,0±2,0	42,0±2,0
7 мес.	4,0±0,0	9,0±0,0	48,0±0,0	60,0±6,0
8,8 мес.	3,5±0,5	9,5±0,5	38,0±8,0	45,0±5,0
11,2 мес.	4,6±0,4	8,6±1,5	19,9±2,2	39,9±2,2
1 год 2 мес.	11,5±3,5	3,5±2,5	—	4,0±0,0
1 год 3,5 мес.	6,5±0,5	8,0±0,0	16,6±3,3	38,3±1,7
1 год 5 мес.	5,0±0,0	12,0±0,0	21,6±8,3	26,6±3,3 (35,0±1,6 – на 19 сут.)
1 год 8 мес.	5,0±0,0	6,5±2,5	28,3±15,0	36,6±16,6
2 года 1,5 мес.	—	—	—	—
3 года 5,8 мес.	—	—	—	—
Место и дата сбора плодов	Там же, 10.09.2016 г.			
2,7 мес.	—	—	—	—
8,9 мес.	5,0±0,0	2,0±0,0	33,3±8,8	33,3±8,8
1 год 3 мес.	4,0±0,0	7,0±0,0	35,0±1,6	49,0±0,0
1 год 6,1 мес.	5,5±0,5	3,0±1,0	30,0±0,0	31,6±1,6
2 года 2,0 мес.	6,0±0,0	5,5±0,5	16,6±6,6	20,0±6,6
3 года 1,5 мес.	6,6±0,9	2,3±0,9	3,3±2,2	7,7±3,0
3 года 4,8 мес.	4,6±3,1	3,6±2,9	2,2±1,5	7,7±5,2
3 года 11,6 мес.	6,0±0,6	4,0±1,3	5,5±1,5	8,9±1,5
4 года 2,6 мес.	4,6±0,4	2,6±1,1	5,5±1,5	5,5±1,5
4 года 8,1 мес.	Проросло 3 плод водной чашке из трех			
5 лет 4,1 мес.	5,6±3,7	0,6±0,4	Проросло 1 семя в одной из 3 чашек	3,3±2,2
5 лет 8,3 мес.	Проросло 1 семя в одной чашке из трех			
6 лет 1,9 мес.	Проросло 1 семя в одной чашке из трех			
6 лет 6,5 мес.	7,0±3,5	6,6±5,1	2,2±1,9	7,8±5,1 (10,0±5,8 – на 17 сут.)
6 лет 2,6 мес.	—	—	—	—
8 лет 2,6 мес.	Проросло 1 семя в одной чашке из трех			
8 лет 6,3 мес.	11,3±2,5	4,0±1,0	—	6,7±0,0

Продолжение таблицы Е.5

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
9 лет 1,6 мес.	7,0±1,4	1,0±0,0	Проросло 1 семя в одной чашке из трех	2,2±1,9 (4,4±3,8 – на 18 сут.)
9 лет 5,6 мес.	—	—	—	—
Место и дата сбора плодов	Там же, 20.09.2018 г.			
1,7 мес.	—	—	—	—
1 год 1,2 мес.	—	—	—	—
1 год 4,5 мес.	7,0±1,3	7,6±0,9 (9,3±0,9 – на 17 сут.)	—	48,9±10,3 (62,2±14,1 – на 17 сут.)
1 год 11,3 мес.	6,0±0,0	7,0±0,0	17,7±3,7	27,7±3,7
2 года 2,2 мес.	4,6±0,4	5,3±1,7	60,0±13,3	82,2±8,1
2 года 7,8 мес.	5,0±0,0	5,3±0,4	51,1±12,6	83,3±2,2
3 года 3,8 мес.	5,3±1,7	7,0±4,0	32,2±21,5	43,3±24,4
3 года 7,9 мес.	4,6±0,4	8,0±0,6	40,0±22,2	57,7±21,5
4 года 1,6 мес.	4,0±0,0	6,3±0,4	33,3±2,2	13,0±0,0
4 года 6,1 мес.	4,0±0,0	10,3±2,1	67,8±1,9	83,3±10,0
5 лет 1,5 мес.	6,6±1,5	6,3±1,5	5,5±6,9	45,5±1,9
6 лет 2 мес.	8,7±0,6	4,3±1,5	—	52,2±13,9
6 лет 7,5 мес.	5,0±0,0	7,3±3,2	66,7±21,8	78,9±16,8
7 лет 1,4 мес.	5,7±0,6	7,3±1,1	72,2±7,7	91,1±5,1
7 лет 5,3 мес.	5,0±0,0	5,0±2,0	64,4±18,3	76,6±15,3

Таблица Е.6 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium gramineum* при различных сроках влажной холодной стратификации

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Ростовский р-н, окр. д. Чашницы, мелководья оз. Чашницкое, в южной части озера, 13.09.2015 г.			
2,2 мес.	—	—	—	—
4,0 мес.	—	—	—	—
6,5 мес.	—	—	—	—
9,4 мес.	—	—	—	—
1 год 2,2 мес.	—	—	—	—
1 год 8,1 мес.	Пророс 1 плод в одной из трех чашек			
2 года 2,2 мес.	—	—	—	—
2 года 6,2 мес.	—	—	—	—
3 года 1,9 мес.	Пророс 1 плод в одной из трех чашек			
4 года 1,4 мес.	—	—	—	—
4 года 4,7 мес.	15,0±1,3 – на 18 сут.	4,0±1,3 – на 18 сут.	—	8,0±0,6 – на 18 сут.
4 года 11,5 мес.	—	—	—	—
5 лет 2,5 мес.	—	—	—	—
5 лет 5,2 мес.	—	—	—	—
5 лет 8,1 мес.	—	—	—	—
6 лет 4 мес.	—	—	—	—
6 лет 8,2 мес.	—	—	—	—
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Ростовский р-н, окр. д. Рюмники, юго-и юго-восточная часть оз. Рюмниковское, 13.09.2015 г.			
2,2 мес.	—	—	—	единично
4,0 мес.	9,0±0,0	3,0±2,0	—	3,0±1,0
6,5 мес.	9,0±2,0	2,5±1,5 (5,0±4,0 – на 19 сут.)	2,0±0,0	4,0±2,0 (5,0±3,0 – на 19 сут.)
9,4 мес.	—	—	—	—
1 год 2,2 мес.	—	—	—	—
1 год 8,1 мес.	—	—	—	—
2 года 2,2 мес.	—	—	—	—
4 года 1,4 мес.	—	—	—	—
4 года 4,7 мес.	—	—	—	—
4 года 11,5 мес.	—	—	—	—
5 лет 2,5 мес.	—	—	—	—
5 лет 5,2 мес.	—	—	—	—
5 лет 8,1 мес.	—	—	—	—
6 лет 4 мес.	—	—	—	—
6 лет 8,2 мес.	—	—	—	—

Продолжение таблицы Е.6

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Ростовский р-н, окр. д. Рюмники, юго-и юго-восточная часть оз. Рюмниковское, 07.05.2016 г.			
Свежесобранные	—	—	—	—
1 год 8,0 сут.	8,0±0,0	3,0±2,0	—	5,0±1,6
1 год 5,0 мес.	—	—	—	единично
1 год 10,2 мес.	—	—	—	—
2 года 6,1 мес.	—	—	—	—
3 года 5,6 мес.	—	—	—	—
3 года 8,9 мес.	—	—	—	—
4 года 3,7 мес.	—	—	—	—
4 года 6,7 мес.	—	—	—	—
5 лет 0,2 мес.	—	—	—	—
5 лет 8,2 мес.	—	—	—	единично
6 лет 0,4 мес.	—	—	—	—
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Ростовский р-н, окр. д. Чашницы, мелководья оз. Чашницкое, в южной части озера, 27.09.2016 г.			
0,1 мес.	—	—	—	—
7,7 мес.	10,0±1,3	1,0±0,0	—	3,3±0,0
1 год 1,5 мес.	—	—	—	Единично
1 год 5,5 мес.	—	—	—	—
2 года 1,4 мес.	Проросло 2 плода в одной чашке из трех			
3 года 0,9 мес.	10,3±2,2	3,6±1,7 (5,6±3,1 – на 17 сут.)	Проросло 2 плода в одной чашке из трех	7,7±3,7 (11,1±5,2 – на 17 сут.)
3 года 4,3 мес.	11,6±5,1 – на 19 сут.	7,0±3,3 – на 19 сут.	Пророс 1 плод в одной чашке из трех	2,0±0,0 – на 19 сут.
3 года 11 мес.	6,6±4,4	0,6±0,4	—	2,2±1,5
4 года 2 мес.	—	—	—	—
4 года 7,6 мес.	3,3±2,2	2,3±1,5	3,3±2,2	4,4±2,9
5 лет 3,6 мес.	Пророс 1 плод в одной чашке из трех			
5 лет 7,7 мес.	11,6±0,9	1,6±0,9	—	7,7±1,5
6 лет 1,3 мес.	5,6±0,9	1,0±0,0	3,3±0,0	3,3±0,0
6 лет 6,2 мес.	Пророс 1 плод в одной чашке из трех			
7 лет 1,5 мес.	6,6±1,5	5,0±3,6	2,2±1,9	6,6±3,3
8 лет 2,2 мес.	6,7±1,1	3,7±0,6	4,4±3,8	15,5±3,8
8 лет 6 мес.	6,7±0,6	4,3±3,2	3,3±0,0	14,4±1,9
9 лет 1,0 мес	7,0±1,0	4,3±3,5	2,2±1,9	10,0±5,8 (12,2±5,1 – на 18 сут.)
9 лет 5,0 мес.	10,0±1,0	2,6±0,6	—	11,1±5,6 (12,2±6,9 – на 18 сут.)

Продолжение таблицы Е.6

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Нижегородская обл., Воротынский городской округ, окр. п. Кузьмияр, оз. Безрыбное, 06.09.2018 г.			
2,1 мес.	—	—	—	—
1 год 1,6 мес.	9,0±2,6	2,6±2,4 (11,0±1,3 – на 21 сут.)	—	18,9±5,9 (37,7±2,9 – на 21 сут.)
1 год 11,6 мес.	Проросло 2 плода в одной чашке из трех			
2 года 2,7 мес.	—	—	—	—
2 года 8,3 мес.	Пророс 1 плод в одной чашке из трех			
3 года 4,3 мес.	Проросло 4 плода в одной чашке из трех			
3 года 8,4 мес.	7,0±4,6	1,3±0,9	—	7,7±5,2
4 года 2,1 мес.	—	—	—	—
4 года 4,8 мес.	Проросло 4 плода в одной чашке из трех			
5 лет 2,0 мес.	8,6±3,2	2,0±1,0	—	7,8±3,8
6 лет 2,5 мес.	9,3±2,3	1,7±1,1	—	7,8±5,1
6 лет 6,3 мес.	5,0±0,0	6,7±3,2	11,1±5,1	15,5±5,1
7 лет 2,0 мес.	6,0±0,0	5,0±0,0	7,8±1,9	18,9±1,9 (20,0±3,3 – на 18 сут.)
7 лет 5,7 мес.	6,6±0,6	5,0±3,0	8,9±3,8	16,6±5,8 (17,8±5,1 – на 18 сут.)
Место и дата сбора плодов	Респ. Карелия, Сортовальский р-н, Хаапалампинское сельское поселение, в окр. п. Реускула оз. Ахвеньярви, 03.09.2019 г.			
1,7 мес.	7,6±5,1	2,0±2,0	—	Проросло 20% – в первой чашке, 3,3% – во второй и 0% – в третьей
5,0 мес.	9,3±3,1	0,6±0,4 (6,6±4,9 – на 19 сут.)	2,2±1,5	2,2±1,5 (12,2±3,7 – на 19 сут.)
11,8 мес.	7,3±0,9	7,0±0,6	Поросло 4 плода в одной чашке из трех	27,7±8,1
2 года 4,4 мес.	Проросло 2 плода в одной чашке из трех			
2 года 8,5 мес.	—	—	—	—
3 года 2,1 мес.	Пророс 1 плод в одной чашке из трех			
3 года 6,4 мес.	—	—	—	—
4 года 2,0 мес.	7,6±4,6	2,0±1,7	2,2±1,9	4,4±1,9
5 лет 2,4 мес.	Пророс 1 плод в одной чашке из трех			
5 лет 6,3 мес.	7,7±1,1	1,3±1,5	2,2±1,9	4,4±5,1
6 лет 2,0 мес.	8,0±4,2	1,0±0,0	–	2,2±1,9
6 лет 5,8 мес.	7,0±0,0	1,6±1,1	4,4±1,9	6,6±3,3

Таблица Е.7 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium×foliosum* при различных сроках влажной холодной стратификации

Период стратификации	Лаг-время, сут	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ивановская обл., Ивановский р-н, Озерновское сельское поселение, окр. д. Высоково, оз. Высоковское, 31.08.2018 г.			
2,3 мес.	—	—	—	Пророс 1 плод в одной чашке из трех
1 год 1,8 мес.	5,3±0,4	6,0±3,3	16,6±8,9	47,7±29,6
1 год 5,1 мес.	5,0±0,0	8,6±0,4 (13,0±2,0 – на 18 сут.)	10,0±2,2	31,1±7,4 (36,6±4,4 – на 18 сут.)
1 год 11,9 мес.	5,6±0,4	6,3±1,5	6,6±2,2	21,1±1,5
2 года 2,9 мес.	6,3±0,9	6,3±0,9	8,9±1,5	23,3±2,2
2 года 8,5 мес.	5,3±1,1	8,1±1,1 (11,3±1,5 – на 16 сут.)	21,1±12,6	36,6±13,3 (41,1±14,0 – на 16 сут.)
3 года 4,5 мес.	6,0±4,0	4,0±2,6	—	7,7±5,2
3 года 8,6 мес.	8,6±2,9	3,6±2,9	Пророс 1 плод в одной чашке из трех	4,6±2,2
4 года 2,2 мес.	6,3±4,2	4,0±2,0	Пророс 1 плод в одной чашке из трех	8,9±5,9
4 года 6,6 мес.	5,6±4,0	4,6±4,1	—	7,8±6,9
5 лет 2,0 мес.	5,6±4,9	3,0±2,6	—	6,6±6,6
6 лет 6,5 мес.	5,3±0,6	6,7±2,1	6,7±3,3	13,3±5,8
7 лет 2,0 мес.	3,7±3,2	6,0±4,2	8,3±7,0	15,0±11,8
7 лет 5,8 мес.	5,0±1,0	7,6±0,6	4,4±1,9	10,0±0,0 (12,2±1,9 – на 18 сут.)

Таблица Е.8 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium emersum* при различных сроках влажной холодной стратификации

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Угличский р-н, окр. с. Мосальское, р. Корожечна, 23.08.2013 г.			
2 мес.	4,0±0,6	8,6±0,4	36,0±2,6	62,6±8,4
4,5 мес.	5,0±0,0	5,0±0,6	22,0±4,0	39,3±4,4
6,6 мес.	3,6±0,4	4,6±1,1	22,6±5,7	27,3±8,8
9 мес.	2,3±0,4	7,0±1,3	80,6±3,1	82,6±4,8
11 мес.	2,6±1,1	5,6±0,4	32,6±11,1	56,6±17,7
1 год 2 мес.	4,6±0,4	5,0±1,3	75,3±4,4	82,0±5,3
1 год 4 мес.	4,0±0,0	4,6±1,1	52,6±4,8	87,7±8,15
1 год 8 мес.	3,0±0,0	8,6±1,5	66,6±5,7	93,3±3,5
1 год 10 мес.	3,0±0,0	11,6±0,8	52,6±7,6	91,4±1,7
2 года	3,3±0,4	8,0±0,6	52,6±1,7	97,3±3,5
2 года 3 мес.	3,3±0,4	12,6±0,44 (16,0±0,6 – на 20 сут.)	16,0±2,6	81,3±4,9 (90,0±2,6 – на 19 сут.)
2 года 5 мес.	4,3±0,4	11,0±0,0 (13,0±1,3 – на 20 сут.)	16,6±3,5	91,3±1,7 (95,3±2,2 – на 18 сут.)
2 года 7 мес.	4,3±1,1	10,6±0,4 (11,6±0,8 – на 18 сут.)	28,8±14,8	83,3±2,2 (84,4±1,4 – на 18 сут.)
2 года 9 мес.	4,0±0,6	10,0±0,6	48,8±3,7	78,8±1,5
3 года 2 мес.	3,0±0,0	13,0±0,0 (16,0±0,0 – на 18 сут.)	9,9±3,3	55,0±5,0 (78,3±1,7 – на 18 сут.)
3 года 8 мес.	5,0±0,0	10,0±0,0	13,3±0,0	62,1±3,7
4 года 2 мес.	4,0±0,0	11,0±0,0 (16,0±2,0 – на 21 сут.)	35,0±1,5	68,3±8,3 (70,0±10,0 – на 21 сут.)
4 года 6,6 мес.	4,5±0,5	10,5±0,5 (12,5±1,5 – на 17 сут.)	31,6±5,0	56,6±0,0 (61,1±1,6 – на 17 сут.)
5 лет 2,6 лет.	4,5±0,5	10,5±0,5 (12,5±2,5 – на 20 сут.)	36,6±6,6	70,0±3,3 (71,6±5,0 – на 20 сут.)
6 лет 2,1 мес.	2,3±0,4	9,0±3,3 (15,3±4,2 – на 24 сут.)	27,7±8,1	37,7±8,1 (43,3±4,4 – на 24 сут.)
6 лет 5,4 мес.	4,0±0,0	9,6±0,4 (13,6±3,1 – на 19 сут.)	23,3±4,4	43,3±11,1 (46,6±8,9 – на 19 сут.)
7 лет 0,2 мес.	2,3±0,4	6,3±0,9	16,6±13,3	18,9±11,8
7 лет 3,1 мес.	2,6±0,4	6,3±1,5	14,4±1,5	18,9±3,7
7 лет 8,7 мес.	В 1 из трех чашек проросло 6 плодов на третьи сут.			
8 лет 4,8 мес.	—	—	—	—
8 лет 8,9 мес.	Пророс 1 плод в одной чашке			
9 лет 2,5 мес.	—	—	—	—
9 лет 6,5 мес.	—	—	—	—

Продолжение таблицы Е.8

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Пошехонский м.о., Ермаковское с.п., сообщающаяся с р. Маткома старица, в зоне подпора Рыбинским водохр., 58.683043, 38.501649, 14.09.2014 г.			
8,8 мес.	—	—	—	—
11,2 мес.	5,3±0,4	2,6±0,4	4,0±2,0	4,0±2,6
1 год 2 мес.	7,3±0,8	1,0±0,0	—	2,0±0,0
1 год 3,5 мес.	7,0±1,3	3,3±1,5	—	9,3±2,2
1 год 6,5 мес.	3,6±0,4	7,3±2,9	10,6±1,7	14,6±2,2
1 год 9,3 мес.	3,0±0,0	4,3±0,4	14,0±4,0	14,6±4,9
2 года 1,5 мес.	3,0±0,0	11,5±0,5	10,0±3,3	71,6±1,6
3 года 2 мес.	5,0±0,0	4,5±1,5	31,6±5,0	35,0±8,3
3 года 5,9 мес.	3,5±0,5	6,0±0,0	78,3±1,6	83,3±0,0
4 года 1,9 мес.	4,0±0,0	6,5±4,5	86,6±0,0	88,3±1,6
5 лет 1,4 мес.	4,0±0,0	3,6±1,5 (7,3±1,5 – на 18 сут.)	87,7±1,5	88,9±1,5 (91,1±1,5 – на 18 сут.)
5 лет 4,7 мес.	4,0±0,0	6,3±1,5	83,3±2,2	90,0±4,4
5 лет 11,5 мес.	3,6±0,4	8,0±2,6	60,0±6,6	66,6±2,2
6 лет 2,4 мес.	4,0±0,0	6,3±1,7	71,1±8,1	74,4±5,9
6 лет 8 мес.	2,6±0,4	6,0±0,0	78,9±3,7	82,2±5,2
7 лет 4 мес.	2,0±0,0	3,6±0,4	75,6±9,6	75,6±9,6
7 лет 8,2 мес.	1,0±0,0	4,6±0,9	67,7±5,9	67,7±5,9
8 лет 1,8 мес.	2,3±0,4	5,6±1,5	80,0±2,2	81,1±1,5
8 лет 6,5 мес.	3,0±0,0	7,6±4,5	52,2±29,1	72,2±10,7
9 лет 2,3 мес.	3,6±0,6	7,6±0,6	73,3±12,0	85,5±6,9
10 лет 3 мес	3,7±1,5	7,0±0,0	71,1±11,7	80,0±8,8
10 лет 6,7 мес	3,0±1,0	3,3±0,6	70,0±8,8	70,0±8,8
11 лет 1,4 мес.	3,7±0,6	3,6±1,5	70,0±10,0	71,1±10,2
11 лет 5,0 мес.	3,0±0,0	5,0±1,7	71,1±10,2	72,2±8,4 (73,3±8,8 – на 18 сут.)

Таблица Е.9 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium hyperboreum* при различных сроках влажной холодной стратификации

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Тюменская область, Тазовский р-н, Тазовского р-на Ямало-Ненецкого автономного округа (водоём в тундре вдоль автодороги в районе с. Газ-Сала), 05.08.16 г.			
2,0 мес.	6,0±0,0	6,5±0,5	9,9±3,3	19,9±3,3
8,0 мес.	4,0±0,0	8,0±0,0	50,0±4,4	60,0±6,7
1 год 3,0 мес.	5,5±0,5	6,0±2,0 (11,0±7,0 – на 17 сут.)	5,0±1,6	11,6±1,6 (15,5±5,0 – на 17 сут.)
1 год 7,2 мес.	9,0±2,0	2,5±1,5	Пророс 1 плод в одной из трех чашек	5,0±1,6
2 года 3,1 мес.	6,5±0,5	4,0±2,0	5,0±1,6	15,0±8,3
3 года 3,7 мес.	4,3±0,4	8,3±1,5 (14,0±4,0 – на 24 сут.)	25,5±8,1	57,7±5,9 (64,4±9,6 – на 24 сут.)
3 года 6,0 мес.	4,3±0,4	4,6±0,9 (12,3±2,4 – на 19 сут.)	18,9±2,9	24,4±10,3 (66,6±2,2 – на 19 сут.)
4 года 0,7 мес.	6,3±1,1	4,3±3,1	3,3±2,2	6,6±2,2
4 года 3,7 мес.	4,3±2,9	4,5±3,5	Пророс 1 плод в одной из трех чашек	3,3±2,2
4 года 9,3 мес.	5,3±0,4	5,3±1,1	14,4±1,5	26,6±0,0
5 лет 5,3 мес.	—	—	Пророс 1 плод в одной из трех чашек	—
5 лет 9,4 мес.	5,6±4,2	5,5±4,5	Проросло 2 плода в одной из трех чашек	4,4±3,7
6 лет 3,1 мес.	4,0±0,0	6,0±2,6	27,7±3,7	35,5±1,5
6 лет 7,6 мес.	5,0±0,0	6,6±2,1	18,9±8,4	30,0±6,6
7 лет 3,0 мес.	7,0±1,7	5,0±1,0	Проросло 4 плода в одной из трех чашек	13,3±3,3
8 лет 3,6 мес.	8,3±0,6	4,7±2,1	—	14,4±7,7
8 лет 7,5 мес.	7,3±0,7	2,7±3,8	—	4,4±5,1
9 лет 2,6 мес.	8,0±0,0	3,3±2,1	0,0±0,0	8,9±5,1 (12,2±10,2 – на 18 сут.)
9 лет 6,6 мес.	7,0±0,0	3,0±1,7	10,0±5,8	20,0±10,0

Таблица Е.10 – Основные показатели прорастания плодов *Sparganium natans* при различных сроках влажной холодной стратификации

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ярославская обл., Ростовский р-н, Петровское сельское поселение, заброшенный песчаный карьер в южной части оз. Чашницкое в окр. д. Чашницы, в мелиоративной канаве, 01.09.14 г.			
2 года 1,5 мес.	13,0±0,0	1,0±0,0	—	4,9±1,6 (9,9±3,3 – на 21 сут.)
5 лет 1,8 мес.	—	—	—	—
5 лет 5,1 мес.	—	—	—	Проросло 2 плода в одной чашке из трех
5 лет 11,9 мес.	—	—	—	—
6 лет 2,9 мес.	—	—	—	—
6 лет 8,5 мес.	—	—	—	—
7 лет 4,4 мес.	—	—	—	—
8 лет 3,4 мес.	—	—	—	—
Место и дата сбора плодов	Там же, 13.10.14 г.			
10,2 мес.	6,6±1,5	2,3±1,7	1,6±0,4	2,6±0,8
1 год 1 мес.	4,0±2,6	2,3±1,5	3,0±1,0	5,0±1,0
1 год 3 мес. (не нарушены оболочки плодов)	6,3±0,4	7,0±0,6	1,3±0,8	9,3±5,7
1 год 3 мес. (нарушены оболочки плодов)	3,0±0,0	2,5±1,5	4,9±1,6	4,9±1,6
1 год 5,5 мес.	7,0±3,0	1,0±0,0 (12,0±2,0 – на 19 сут.)	2,0±0,0	2,0±0,0 (5,0±1,0 – на 19 сут.)
1 год 8,5 мес.	8,0±0,0	1,0±0,0	—	4,0±0,0
2 года 0,0 мес.	—	—	—	—
3 года 5 мес.	—	—	—	—
4 года 0,9 мес.	—	—	—	—
5 лет 0,4 мес.	—	—	—	—
5 лет 3,7 мес.	—	—	—	—
5 лет 10,5 мес.	—	—	—	—
6 лет 1,5 мес.	—	—	—	—
6 лет 7 мес.	—	—	—	—
7 лет 3 мес.	—	—	—	—
7 лет 7,2 мес.	—	—	—	—
8 лет 2 мес.	—	—	—	—

Продолжение таблицы Е.10

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Там же, 13.09.15 г.			
1 год 1,5 мес.	6,0±0,0	8,5±1,5 (12,0±0,2 – на 19 сут.)	33,3±0,0	55,0±5,0 (56,6±3,3 – на 19 сут.)
2 года 2 мес.	7,5±0,5	8,5±0,5 (14,5±0,5 – на 21 сут.)	—	15,0±1,6 (26,6±3,3 – на 21 сут.)
2 года 6,0 мес.		—	—	Проросло 2 плода в одной чашке из трех
3 года 1,9 мес.	—	—	—	—
4 года 1,4 мес.	13,6±2,2	1,0±0,6 (10,0±4,6 – на 24 сут.)	—	7,7±5,2 (22,2±10,3 – на 24 сут.)
4 года 4,7 мес.	9,6±1,7	2,0±1,3 (7,6±3,7 – на 19 сут.)	Проросло 2 плода в одной чашке из трех	10,0±6,6 (22,2±16,3 – на 19 сут.)
4 года 11,5 мес.	6,0±0,0	7,6±1,1	10,0±2,2	22,2±1,5
5 лет 8 мес.	—	—	—	Проросло 6 плодов в одной чашке из трех
Место и дата сбора плодов	Там же, 02.10.15 г.			
6,0 мес.	—	—	—	Пророс один плод в одной чашке из трех
9,0 мес.	6,5±0,5	2,5±0,5 (5,5±2,5 – на 19 сут.)	3,0±1,0	8,0±0,0 (10,0±2,0 – на 19 сут.)
1 год 0,5 мес.	—	—	—	—
1 год 6 мес.	8,0±0,0	7,5±0,5	—	65,0±1,0
2 года 5,3 мес.	—	—	—	—
3 года 1,2 мес.	—	—	—	—
4 года 0,8 мес.	—	—	—	—
4 года 4,1 мес.	—	—	—	—
4 года 10,9 мес.	—	—	—	—
5 лет 1,7 мес.	—	—	—	—
5 лет 7,4 мес.	—	—	—	—
6 лет 3,4 мес.	—	—	—	—
6 лет 7,5 мес.	—	—	—	—
Место и дата сбора плодов	Там же, 07.05.16 г.			
1 год 8 сут.	6,3±0,4	5,3±1,1	11,8±8,1	17,7±8,1
1 год 5 мес.	3,0±1,0	3,0±1,0	1,0±0,0	10,0±0,0
1 год 10,2 мес.	6,5±0,5	2,5±0,5	6,6±3,3	11,6±1,6
3 года 5,6 мес.	—	—	—	—
3 года 8,9 мес.	12,0±1,3	1,0±0,0 (4,0±2,0 – на 17 сут.)	—	1,0±0,0 (5,5±1,5 – на 17 сут.)

Продолжение таблицы Е.10

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
4 года 3,7 мес.	—	—	—	Пророс 1 плод в одной чашке из трех
4 года 6,7 мес.	—	—	—	—
5 лет 0,2 мес.	—	—	—	—
5 лет 8,3 мес.	—	—	—	Пророс 1 плод в одной чашке из трех
6 лет 7,2 мес.	—	—	—	—
Место и дата сбора плодов	Тверская обл., Удомельский г.о., небольшое низинное болотце в окр. д. Ионино, неподалеку от оз. Кезадра. 14.08.2018 г.			
1 год 2,4 мес.	6,6±0,9	6,3±1,1 (7,6±2,9 – на 17 сут.)	5,5±5,2	23,3±0,0 (24,4±1,5 – на 17 сут.)
1 год 5,7 мес.	8,6±0,4	3,6±1,1 (6,6±3,1 – на 18 сут.)	—	18,9±5,2 (22,2±7,4 – на 18 сут.)
2 года 0,5 мес.	5,6±0,4	5,3±1,1	7,7±1,5	11,1±1,5
2 год 3,4 мес.	—	—	—	Проросло 2 плода в одной чашке из трех
2 года 9 мес.	3,6±2,4	1,3±1,1	0,6±0,4	1,0±0,6
3 года 5 мес.	6,0±4,0	2,6±1,7	Пророс 1 плод в одной чашке из трех	6,6±4,4
3 года 9,1 мес.	7,3±4,9	1,0±0,0	—	2,2±1,5
4 года 2,8 мес.	7,0±4,6	0,6±0,4	—	2,2±1,5
4 года 7,1 мес.	—	—	—	—
5 лет 2,4 мес.	—	—	—	—
6 лет 3,4 мес.	5,3±1,5	4,3±1,5	4,4±1,9	6,7±0,0
6 лет 7 мес.	—	—	—	—
8 лет 1,6 мес.	9,5±3,5	1,0±0,0	Пророс 1 плод в одной чашке из трех	2,2±1,9
Место и дата сбора плодов	Нижегородская обл., Володарский м.о., на С-З от рабочего пос. Центральный, оз. Светлое, 08.09.2018 г.			
8 мес.	—	—	—	—
1 год 1,6 мес.	—	—	—	—
1 год 4,9 мес.	—	—	—	—
1 год 11,7 мес.	—	—	—	—
2 года 2,6 мес.	—	—	—	—
2 года 8,2 мес.	—	—	—	—

Продолжение таблицы Е.10

Период стратификации	Лаг-время, сут.	Период прорастания, сут.	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %
1	2	3	4	5
Место и дата сбора плодов	Ленинградская обл., Приозерский р-н, Громовское с.п., в окр. пос. Яблоновка, в придорожном болотце, 02.09.2019 г.			
1,7 мес.	10,0±2,0	4,6±2,4 (6,6±3,7 – на 17 сут.)	—	12,2±7,4 (16,6±1,9 – на 17 сут.)
5,1 мес.	8,0±0,0	2,3±0,4	—	11,1±3,7
11,9 мес.	3,3±2,2	1,6±1,5	4,4±3,7	5,5±3,7
1 год 2,7 мес.	6,0±0,0	3,6±1,5	13,3±0,0	14,4±1,5
1 год 8,4 мес.	4,0±2,6	В одной чашке проросло 2 плода за 1 сут., в другой – 4 плода за 7 сут., в третьей – плоды не прорастали	Проросло 2а плода в одной из трех чашек	6,0±4,4
2 года 4,4 мес.	3,3±2,2	3,3±2,4	7,7±5,6	10,0±6,6
3 года 2,1 мес.	4,3±0,4	5,0±1,3	15,5±1,5	17,7±1,5
3 года 3,3 мес.	4,3±0,4	5,3±1,7	32,2±8,1	36,6±6,6
3 года 6,4 мес.	7,6±0,6	8,0±0,0	Пророс 1 плод в одной из трех чашек	33,3±5,8 (38,9±8,4 – на 17 сут.)
4 года 2,0 мес.	5,6±1,1	7,6±2,3	10,0±6,6	38,9±13,5
5 лет 2,4 мес.	6,3±0,6	8,3±1,1	17,8±3,8	50,0±3,3
5 лет 6,3 мес.	5,0±0,0	9,7±0,6	11,1±1,9	46,7±12,0
6 лет 2,0 мес.	6,0±0,0	9,0±0,0	18,9±5,1	56,6±11,5 (62,2±10,7 – на 18 сут.)
6 лет 5,8 мес.	5,0±0,0	8,3±0,6	32,2±8,4	73,3±3,3 (74,4±5,1 – на 18 сут.)
Место и дата сбора плодов	Респ. Карелия, Сортовальский р-н, Хаапалампинское с.п., обводненное придоро. понижение по а/дор. между Реускула и Ниэмелянхови, 03.09.2019 г.			
1,7 мес.	—	—	—	—
5,1 мес.	12,6±0,9	2,3±1,5 (5,6±1,5 – на 19 сут.)	—	14,4±9,6 (35,5±11,8 – на 19 сут.)
11,9 мес.	—	—	—	—
1 год 2,7 мес.	—	—	—	—
1 год 8,4 мес.	—	—	—	—
2 года 4,4 мес.	—	—	—	—
2 года 8,5 мес.	—	—	—	—
3 года 6,4 мес.	—	—	—	—
4 года 2,0 мес.	6,6±6,1	0,6±0,6	—	2,2±1,9

ПРИЛОЖЕНИЕ Ж

Разнообразие типов покоя, биологическая стойкость и оптимальный теспературный режим прорастания различных видов представителей экологических групп гидрофитов, гелофитов, гигрогело- и гигрофитов

Таблица Ж.1 – Разнообразие типов покоя (по: Николаева и др., 1985) у разных представителей экологических групп гидрофитов, гелофитов, гигрогело- и гигрофитов

Экотип	Вид	Типа покоя семян	Ссылка на тип покоя семян
1	2	3	4
Гелофиты	*Alisma plantago-aquatica* L.	$А_ф$-$В_2$	Лапиров, 2014
	Butomus umbellatus L.	$В_2$	Николаева и др., 1985
	Glyceria maxima (Hartm.) Holmb.	$А_1$-$Б_2$	»
	Nelumbo capsica (Fisch.) Schipcz.	$А_ф$	»
	Orysa sativa L.	$В_1$	»
	Sagittaria sagittifolia L.	$В_3$	»
	Sparganium emersum Rehm.	$А_ф$-Б-$В_{1-3}$	Беляков, 2016
	S. erectum L.	$А_ф$-Б-$В_{1-3}$	Беляков, 2016
	S. microcarpum (Neuman) Čelak.	$А_ф$-Б-$В_{1-3}$	Беляков, 2016
	Schoenoplectus lacustris (L.) Palla	$В_3$	Николаева и др., 1985
	Typha latifolia L.	$В_1$	»
	Zizania aquatica L.	$В_2$	»
	Z. latifolia (Griseb.) Hance ex F.Muell.	$В_3$	»
Гидрофиты	*Lobelia dortmanna* L.	$В_1$	Наши данные
	Nymphoides peltata (S.G.Gmel.) Kuntze	Б-$В_1$	Николаева и др., 1985
	Nuphar lutea (L.) Sibth. & Sm.	Б-$В_2$?	»
	Nymphaea alba L.	Б, Б-$В_1$	»
		В?	Baskin, Baskin, 1998
	Persicaria amphibia (L.) Gray	$А_2$-$Б_3$	Николаева и др., 1985
	Potamogeton obtusifolius Mert. & W.D.J.Koch	$А_2$-$Б_3$?	»
		$А_2$/$А_ф$-В?	Rosbakh, Poschlod, 2019
	Potamogeton lucens L.	Б-$В_3$ или $В_3$	Голуб, 2000
	Ranunculus aquatile (L.) Dumort.	Б-$В_1$	Николаева и др., 1985
	R. kauffmannii P.Clerc	Б-$В_1$	Мовергоз, Бобров, 2016
	R. trichophyllum (Chaix ex Vill.) Bosch	$А_ф$-Б Б-$В_{1-2}$-$В_{2-3}$	Лебедева, 2006
	Sparganium gramineum Georgi		Наши данные
	Subularia aquatica L.	$А_1$-$В_1$	Николаева и др., 1985
	Trapa natans L.	$А_2$-$В_3$	»
	Utricularia minor L.	Б-$В_1$	»

Продолжение таблицы Ж.1

Экотип	Вид	Типа покоя семян	Ссылка на тип покоя семян
1	2	3	4
Гигро-гелофиты	*Agrostis stolonifera* L.	B_1	Николаева и др., 1985
	Bolboschoenus maritimus (L.) Palla	B_3	»
	Calla palustris L.	B_1	»
	Carex riparia Curtis	B_{1-2}	»
	C. rostrate Stokes	Б-B_2	Fernández-Pascual, 2016
	Cicuta virosa L.	B_1	Николаева и др., 1985
	Glyceria fluitans (L.) R. Br.	B?	»
	Hippuris vulgaris L.	B-B_3	»
	Iris pseudacorus L.	B-B_3	»
	Lysimachia thyrsiflora L.	B_1	»
	Lithrum salicaria L.	Б-B-B_2	»
	Menyanthes trifoliata L.	B_3	»
Гигрофиты	*Bidens cernua* L.	$A_ф$-B_2	Николаева и др., 1985
	B. radiata Thuill.	B_1	»
	B. tripartita L.	B_1	»
	Caltha palustris L.	Б-B_1	»
	Epilobium hirsutum L.	B_1	»
	Limosella aquatica L.	B_1	»
	Lycopus europaeus L.	B_1	»
	Lysimachia vulgaris L.	B-B_3	»
	Lithrum virgatum L.	B_1	»
	Molinia coerulea (L.) Moench	B_3	»
	Phalaroides arundinaceae (L.) Rauschert	A_1-B_1	»
	Polygonum lapatifolium L.	B_1	»
	Ranunculus sceleratus L.	Б-B_1	»
	Scheuchzeria palustris L.	B_2?; $A_ф$-B_2	Николаева и др., 1985; Минаева, 1997
	Scutellaria galericulata L.	A_1-B_3	Николаева и др., 1985
	Solanum dulcamara L.	B_1	»

Примечание: » – указание типа покоя по М.Г. Николаевой с соавт. (1985).

Таблица Ж.2 – Биологическая стойкость разных представителей экологических групп гидрофитов, гелофитов, гигрогело- и гигрофитов

Экотип	Вид	Биологическая стойкость	Библиографическая ссылка
1	2	3	4
Гелофиты	*Alisma plantago-aquatica* L.	>6,5 лет >12 лет	Crocker, 1938 Бартон, 1964
	Butomus umbellatus L.	>7,5 лет	Crocker, 1938; Бартон, 1964; Манохина, 1984
	Glyceria maxima (Hartm.) Holmb.	>3 лет	Экзерцева, 1976
	Nelumbo nucifera Gaertn.	>7–20 лет; до 150–250 и даже до 400 лет	Ohga, 1926; Crocker, 1938; Смиренский, 1952
	Oryza sativa L.	>10 лет	Harrington, 1972
	Sagittaria sagittifolia L.	>10 лет	Hroudová et al., 1988
	Sparganium erectum s.l. *S. emersum* Rehm.	4,5 года	Guppy, 1897
	Typha latifolia L.	>5,5 лет 12,5 лет	Crocker, 1938 Бартон, 1964
	Zizania aquatica L.	от 2 до >5 лет (естественные условия)	Simpson, 1966 Cardwell et al., 1978 Moyle, 1967
Гидрофиты	*Lobelia dortmanna* L.	2 года	Лебедева, Беляков, 2016
	Myriophyllum spicatum L.	>7 лет 1,5 года	Davis et al., 1973 Бартон, 1964
	Najas marina L.	>4 лет	Agami, Waisel, 1984; Николаева и др., 1985
	Ottelia acuminata (Gagnep.) Dandy	>2–2,5 лет	Zhao et al., 2017
	O. alismoides (L.) Pers.	>2–2,5 лет	
	Persicaria amphibia (L.) Gray	1 год	Бартон, 1964
	Potamogeton sp.	>2–2,5 лет	Zhao et al., 2017
	P. natans L.	>11 лет	Крокер, 1950
	Stuckenia pectinata (L.) Börner	>2–2,5 лет	Лапиров, 1995; Zhao et al., 2017
Гигрогелофиты	*Calla palustris* L.	>1,5–2,0 лет	Беляков и др., 2017
	Carex pseudocyperus L.	3–10 лет	Алексеев, Абрамова, 1980; Алексеев и др., 1980
	Eleocharis acicularis (L.) Roem. & Schult.	>2 лет	Алексеев, 2000
	Glyceria fluitans (L.) R.Br.	>3 лет	Овеснов, 1965; Экзерцева, 1976а
	Iris pseudacorus L.	>2 лет	Николаева и др., 1985
	Menyanthes trifoliata L.	>2 лет	
	Phalaroides arundinaceae (L.) Rauschert	от 9 до 11–16 лет	Овеснов, 1965; Harrington, 1972
	Sagittaria trifolia L.	до 10 лет	Ozaki et al., 2018

Таблица Ж.3 – Температурные режимы прорастания семян разных представителей экологических групп гелофитов и гидрофитов

Экотип	Вид	Общий диапазон / оптимальный диапазон температур для прорастания семян	Библиографическая ссылка
1	2	3	4
Гелофиты	*Alisma gramineum* Lej.	+15…+40 ºC / +20…+30 ºC	Hroudová et al., 2004
	Glyceria maxima (Hartm.) Holmb.	+15…+25 ºC / –	Экзерцева, 1976
	Heteranthera limosa (Sw.) Willd.	+25…+35 ºC / +30…+35 ºC	Marler, 1969
	Monochoria korsakowii Regel & Maack	+13…+40 / +20…+35(27.5) ºC	Wan et al., 2004; Kwon et al., 2013
	M. vaginalis (Burm.f.) C.Presl	+15…+35 / –	Kwon et al., 2013
	Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	+10…+30 ºC / –	Gorai et al., 2006
	Sagittaria lancifolia L.	– / ~ +25 ºC	Collon, Velasquez, 1989
	S. pygmaea Miq.	+10…+35 C° / –	Kwon et al., 2013
	Sparganium sp.	+5…+35 C° / –	Steinbauer, Neal, 1950
	Typha angustifolia L.	+10…+35 ºC / +24 ºC	Николаева и др., 1985; Мавродиев, 1997; Lombardi et al., 2003
	T. latifolia L.		
	Zizania aquatica L.	+15…+35 ºC / +15…+20 ºC	Simpson, 1966
Гидрофиты	*Najas marina* L.	– / +20…+25 ºC	Agami, Waisel, 1984
	Ranunculus kauffmanii P.Clerc	– / +10…+15 ºC	Лебедева, 2013
	R. trichophyllum (Chaix ex Vill.) Bosch	– / +14…+28 ºC	Лебедева, 2006
	Vallisneria natans (Lour.) H.Hara	– / +25…+35 ºC	Ke, Li, 2006

Примечание. «–» – данные не обнаружены.

ПРИЛОЖЕНИЕ И

Таблица И.1 –Длительность плавания семян представителей некоторых экологических групп растений вод

Экотип	Вид	Длительность плавания семян	Библиографическая ссылка
1	2	3	4
Гелофиты	*Alisma gramineum* Lej.	5,3 сут.	Les, 2020
	Alisma sp.	от 2 до 4 сут. от 6 до 15 мес.	Чорна, 2006 Ridley, 1930
	Sagittaria sp.		
	Sparganium sp.		
	Sparganium emersum Rehm.	от 4 нед. до 6 мес.	Pollux et al., 2009
	Butomus umbellatus L.	~1 сут.	Отчет…, 1995
	Eleocharis acuta R.Br.	>1 мес.	Higgisson, Dyer, 2021
	Hippuris vulgaris L.	~1 сут.	Good, 1924
	Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	~3–4 сут.	Coops, van der Velde, 1995
	Pontederia sp.	до15 сут.	Cook, 1998
	Schoenoplectus lacustris (L.) Palla.	<1 час.	Coops, van der Velde, 1995
	Typha angustifolia L.	~1 сут.	
	T. latifolia L.	от 1 до 4 сут.	Алексеев, 1996а; Coops, van der Velde, 1995
Гидрофиты	*Nuphar lutea* (L.) Sibth. & Sm.	~3 сут.	Hart, Cox, 1995
	Potamogeton natans L.	9–12 мес.	Терёхин, 1996
	Potamogeton sp.	от 1 до 4 сут.	Чорна, 2006
	Ranunculus circinatum (Sibth.) Spach	3–3,6 мес.	Лебедева, Лапиров, 2013
	R. kauffmanii P.Clerc		
	R. trichophyllum (Chaix ex Vill.) Bosch		
Гигрогелофиты	*Bolboschoenus caldwellii* (V.J.Cook) Soják	>1–2 мес.	Hatton, 2009
	B. maritimus (L.) Palla	от 5–8 сут. до >3,1 мес.	Hroudová et al., 1997
	B. medianus (V.J.Cook) Soják	13 сут.	Hatton, 2009
	Calla palustris L.	>1 мес.	Belyakov et al., 2017
	Carex acuta L.	от 3 до 1 года	Ridley, 1930; Алексеев, 1996а
	C. rostrata Stokes	от 2,5 до 5 мес.	
	C. vesicaria L.	2,5 мес.	Алексеев, 1996а
	Iris pseudacorus L.	>1,4 мес.	Coops, van der Velde, 1995
	Menyanthes trifoliata L.	около 4 мес.	Soomers, 2012
	Oenanthe aquatica (L.) Poir.	от 2 до 10 сут.	Чорна, 2006
	Sium latifolia L.		

ПРИЛОЖЕНИЕ К

Сравнительная морфологическая характеристика *Sparganium* ×*papczenkovii* и *S.* × *foliosum* с их родительскими видами

Таблица К.1 – Морфологическая характеристика *Sparganium* ×*papczenkovii* и его родительских видов (*S. emersum* и *S. microcarpum*), включая *S. erectum* – близкий в морфологическом и таксономическом плане вид к *S. microcarpum* (данные по: Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979; Белавская, 1984; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Цвелёв, 1996; Bobrov et al., 2023; наши данные)

Признак	*S. emersum*	*S.* ×*papczenkovii*	*S. microcarpum* (s. str.)	*S. erectum* (s. str.)
1	2	3	4	5
Экологическая форма	Погруженная форма с плавающими на поверхности воды листьями; полупогруженная форма с плавающими и воздушными листьями; наземная форма с воздушными листьями*	Полупогруженная форма с возвышающимися над водой воздушными прямыми листьями	Полупогруженная форма с возвышающимися над водой воздушными прямыми листьями	Полупогруженная форма с возвышающимися над водой воздушными прямыми листьями
Прикорневые листья	4–12 мм шириной, треугольные в поперечном сечении, при погружении в воду сплющенные снизу от треугольной до выпуклой формы в поперечном сечении, с отчетливо выраженной средней жилкой*	6–13 мм шириной, килевидные от основания до вершины	10—15(20) мм шириной, килевидные от основания до вершины	15—20 мм шириной, килевидные от основания до вершины
Соцветие	Простое, с нижним прицветным листом, длина которого либо в 1,2–1,7 раза длиннее соцветия, приблизительно равна, либо чуть меньше его	Простое или разветвленное с 1–2 боковыми осями (паракладиями) при основании, с нижним прицветным листом, длина которого в 1,1–1,6 раза больше длины соцветия	Разветвленное, с 2–4(5) боковыми осями при основании, с нижним прицветным листом, длина которого в 1,3–2,0 раза больше длины соцветия	Разветвленное, с 2–6 (8–10) боковыми осями при основании, с нижним прицветным листом, который короче соцветия или в 1,2–1,7 раза длиннее его

Продолжение таблицы К.1

Признак	*S. emersum*	*S. ×papczenkovii*	*S. microcarpum* (s. str.)	*S. erectum* (s. str.)
1	2	3	4	5
Пестичные головчатые соцветия	3–5, раздвинутые, верхние 1–2 пазушные, средние 1–2 надпазушные, нижние 1–2 пазушные либо сидячие, нижние 1–2 обычно на ножке*	1–2 на главной оси и по 1–2 на боковых осях (если таковые имеются), раздвинутые, всегда пазушные, сидячие; одна нижняя головка иногда на ножке	1–2 на главной оси и по 1–3 на боковых осях, раздвинутые, всегда пазушные, сидячие; одна нижняя головка иногда на ножке	0 или 1–2 на главной оси и по 1–4 на боковых осях, раздвинутые, всегда пазушные, сидячие; одна нижняя головка иногда на ножке
Тычиночные головчатые соцветия	4–7, раздвинутые, отделенные от верхней пестичной головки*	4–8 на главной оси и по 3–5 на боковых осях (если таковые имеются), раздвинутые, отделенные от верхней пестичной головки	7–15 на главной оси и по 5–12 на боковых осях, раздвинутые, отделенные от верхней пестичной головки; иногда одна верхняя боковая ось имеет только тычиночные головки	12–20 на главной оси и по 5–18 на боковых осях, раздвинутые, отделенные от верхней пестичной головки; иногда 1–2 нижних или верхних боковых оси имеют только тычиночные головки
Сегмент околоцветника	Лопатчатобразный, более или менее полупрозрачный, без утолщенного (темно-коричневого или черного) участка ткани около верхушки; край на верхушке с эрозированными кончиками	Сильно лопатчатообразно расширенный кверху, непрозрачный, с утолщенным (от темно-коричневого до черного цвета) участком ткани у вершины; край на верхушке выемчатый или почти цельный	Сильно лопаточатообразно расширенный кверху, в центре не просвечивающий, со светлым кожистым краем или без него, с утолщенным (от темно-коричневого до черного цвета) участком ткани у вершины; край на вершине выямчатый или почти цельный	Широко-языковидной формы, непрозрачный в центре, со светлым кожистым краем или без него, с утолщенным (темно-коричневого или черного цвета) участком ткани у вершины; край на верхушке выемчатый

Продолжение таблицы К.1

Признак	*S. emersum*	*S. ×papczenkovii*	*S. microcarpum* (s. str.)	*S. erectum* (s. str.)
1	2	3	4	5
Длина рыльца, в мм	1,2–2,2	1,2–3,0	1,5–3,0	1,7–3,0
Длина пыльника, в мм	1,3–1,5(2,0)	0,9–1,0	< 2,0	< 2,0
Плод	Веретенообразной формы, 3,5–5,6 мм дл., 0,8–2,8 мм диам.; с перегородкой в центре, дистально сужающийся к столбику (2,5(3)–5 мм дл.)	Не обнаружено, но плодолистики выглядят сильно недоразвитыми и кажутся стерильными	Веретенообразной формы, 5–7(9) мм дл., 2,5–3,5(4,4) мм диам.; сверху куполообразный, сужающийся к столбику (1,5–4 мм дл.), снизу обратно-пирамидальный, между верхней и нижней частями имеется отчетливая перегородка	Клиновидно-обратнопирамидальной формы, 6–10(12) мм дл., 4–6(7) мм диам., верхняя часть уплощенная, резко сужающаяся к столбику (1–2,7 мм дл.), нижняя часть – обпирамидальная с 3–5(6) ребрами в поперечном сечении

Примечание. «*» – данные по Бобров и др. (2023).

Таблица К.2 – Морфологическая характеристика *Sparganium* × *foliosum* и его родительских видов (*S. gramineum* и *S. emersum*)

Признак	*S. gramineum*	*S.* × *foliosum*	*S. emersum* (s. str.)
1	2	3	4
Экологическая форма	Погруженная форма с плавающими на поверхности воды листьями	Погруженная форма с плавающими на поверхности воды листьями; полупогруженная форма с плавающими и воздушными листьями.	Погруженная форма с плавающими на поверхности воды листьями; полупогруженная форма с плавающими и воздушными листьями; наземная форма с воздушными листьями
Прикорневые листья	1,4–4,0 мм шир., сверху уплощенные, снизу – слегка плоско-выпуклые в поперечном сечении, с отчетливо выраженной средней жилкой	2–9 мм шир., сверху уплощенные, снизу (в поперечном сечении) – от уплощенно-треугольных до выпуклых, с отчетливо выраженной средней жилкой	4–12 мм шир., треугольные в поперечном сечении, при погружении в воду сплющенные снизу от треугольной до выпуклой формы в поперечном сечении, с отчетливо выраженной средней жилкой (6–8 мм шир. у формы с плавающими листьями)
Соцветие	Обычно разветвленное (редко не разветвленное), с 1–2 боковыми осями при основании, с самым нижним прицветным листом, длина которого в 1,6–3,3(либо в 4,3) раза больше длины соцветия	Простое или разветвленное (с 1–3 боковыми осями (паракладиями) при основании), с самым нижним прицветным листом, длина которого либо в 1,1–1,9(2,3) раза больше, приблизительно равна либо в 1,1–2,4 (4) раза меньше его	Простое, с самым нижним прицветным листом, длина которого либо в 1,2–1,7 раза длиннее соцветия, приблизительно равна, либо чуть меньше его
Пестичные головчатые соцветия	2–4 на главной оси и по 1–3 на боковых осях, раздвинутые, пазушные, сидячие; одна нижняя может быть на длинной ножке	2–5 на главной оси и по 1–3 на боковых осях (если таковые имеются), раздвинутые, пазушные, сидячие (2–3 верхние); 1–3 нижние иногда на ножке	3–5, раздвинутые, верхние 1–2 пазушные, средние 1–2 надпазушные, нижние 1–2 пазушные либо сидячие, нижние 1–2 обычно на ножке*
Тычиночные головчатые соцветия	3–5(6) на главной оси и по 1–4 на боковых осях, смежные, отстоящие от верхних пестичных головок	2–6 на главной оси и по 2–4(5) на боковых осях (если таковые имеются), отстоящие, от верхних пестичных головок	4–7, отстоящие, отделенные от верхней пестичной головки*

Продолжение таблицы К.2

Признак	*S. gramineum*	*S.* × *foliosum*	*S. emersum* (s. str.)
1	2	3	4
Сегменты околоцветника	Лопатчатобразный, более или менее полупрозрачный, со слабо выраженной светло-коричневой по центру; край на верхушке с эрозированными кончиками	Лопатчатобразный, более или менее полупрозрачный, со светло-коричневой жилкой по центру; край на верхушке с эрозированными кончиками	Лопатчатобразный, более или менее полупрозрачный, со слабо выраженной светло-коричневой по центру; край на верхушке с эрозированными кончиками
Длина рыльца, в мм	0,3–0,8	0,7–1,5	1,2–2,2
Длина пыльника, в мм	0,7–0,9(иногда до 1,2)	0,8–1,4	1,1–1,6
Плод	Яйцевидной формы, 2,1–3,9 мм дл., 0,8—2,4 мм в диам., редко суженные к центру (обычно без перетяжки), внезапно суженные в столбик, резко отклоненный при основании, 0,5(0,8)–1,3(1,5) мм дл.	Яйцевидной или эллипсоидной формы, 2,3–3,5 мм дл., 1,3–2,5 мм в диам., иногда чуть суженные к центру, резко сужающиеся в прямой или резко-отклоненный при основании стоблик, 1,7–3,5(иногда до 3,9) мм дл.	Веретенообразной формы, 3,5–5,6 мм дл., 0,8–2,8 мм диам.; с перегородкой в центре, дистально сужающийся к столбику (2,5(3)–5 мм дл.)