

УДК 581.56+581.522.63(66)

DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-25-38

РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SPARGANIUM* L.: КРАТКИЙ ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ

© 2025 Е.А. Беляков

Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия
e-mail: eugenbeliakov@yandex.ru

Аннотация. Представлены результаты исследования семенной продуктивности и особенностей плавучести плодов представителей рода *Sparganium* L. Приведены новые данные о длительности сохранения всхожести плодов ежеголовников в условиях влажной холодной стратификации; показаны максимальные значения показателя лабораторной всхожести плодов разных видов *Sparganium* при влажной холодной стратификации. Дано краткое описание онтогенеза особи семенного происхождения. Установлено, что репродуктивная стратегия ежеголовников включает реализацию двух путей развития – сочетание полового и бесполого размножения либо только бесполое размножение. Преобладает второй тип репродуктивной стратегии.

Ключевые слова: вегетативные и генеративные диаспоры, онтогенез, прорастание и распространение плодов, семенная продуктивность, стратегия размножения,

Поступило в редакцию: 09.04.2025. **Принято к публикации:** 30.08.2025.

Для цитирования: Беляков Е.А. 2025. Репродуктивная стратегия представителей рода *Sparganium* L.: краткий обзор проблемы. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 19(3): 25–38. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-25-38

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в мировой флоре род *Sparganium* L. включает в себя 15–20 видов (Ascherson, Graebner, 1897; Leonova, 1982; Sulman et al., 2013 и др.) и порядка 21 гибрида (Cook, Nicholls, 1986, 1987; Sulman et al., 2013, Ito et al., 2016; Pířová, Fér, 2020; Yu et al., 2022; Bobrov et al., 2023 и др.). Последнее объясняется высокой гибридизационной активностью ежеголовников как на межподродовом, так и внутривидовом уровнях (Belyakov et al., 2022; Bobrov et al., 2023). Согласно современным молекулярным данным род *Sparganium* отделился от *Typha* L. примерно 72–74.4 млн. лет назад в верхнем мелу (Sulman et al., 2013; Zhang et al., 2022), а не раньше (примерно 100–112 млн. лет), как предполагали исследователи (Gothan, Weyland, 1954 – по: Kokin, 1982; Bremer, 2000; Chase et al., 2006; Givnish et al., 2010). Не случайно останки представителей этой таксономической группы были найдены в верхнем мелу Гренландии (Krishtofovich, 1957) и Северной Америки (Crabtree, 1987).

Согласно уточненным результатам молекулярного датирования разделение рода на два современных подрода (*Sparganium* и *Xanthosparganium*) произошло не в конце миоцена – плиоцене (Sulman et al., 2013), а несколько ранее – в среднем олигоцене (Zhang et al., 2022). Реконструкция ареала *Sparganium* показывает, что первые представители рода могли появиться в Северной Америке (Sulman et al., 2013; Zhang et al., 2022), откуда далее (в конце мелового – начале третичного периодов) расселились в Восточной и Западной Евразии, а затем (в миоцене) попали в Австралию, возможно даже, путем эндозоохорного распространения птицами (Zhang et al., 2022).

Современные представители рода широко распространены в субарктических, умеренных и субтропических зонах Северного и Южного полушарий (Leonova, 1982; Cook, Nicholls, 1986) – от лесотундры до зоны степей и полупустынь. Некоторые виды способны расти в водоемах на высотах до 3000 м. над ур. м. (Graebner, 1900) в горно-таёжных, субальпийских и альпийских высотных поясах.

Практически все представители рода *Sparganium* принадлежат к экологической группе гелофитов и способны формировать различные экологические формы – наземную, полупогруженную и форму с плавающими на поверхности воды листьями (Cook, Nicholls, 1986, 1987; Belyakov, 2016; Belyakov, 2023). Исключением служат два вида – *S. graniumeum* и *S. fluctuans*, являющиеся типичными гидрофитами (Belyakov, 2016). Ежеголовники являются гелиофитами (Belyakov, 2016), растущими по берегам пресноводных (иногда слабосоленоводных) водоемов и водотоков (в том числе болотных экосистемах) на глубинах до 1,0–2,5 м (Rotert, 1913; Leonova, 1982; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Belyakov, 2016). При этом одни виды (например, *S. erectum* и *S. emersum*) предпочитают мезо- и эвтрофные водоемы со слабощелочной реакцией pH, другие (например, *S. gramineum*, *S. angustifolium*, *S. natans* и *S. hyperboreum*) – слабокислые олиго- либо мезотрофные (Cook, Nicholls, 1986, 1987; Dubyna et al., 1993; Belyakov, 2016; Mäemets, 2016; Belyakov et al., 2019, 2022; Belyakov, Philippov, 2018; Belyakov, Lapirov, 2018).

Представители рода ежеголовник имеют большое практическое значение. Они являются важнейшим компонентом водных биоценозов и служат не только местом нагула рыб, кормом для животных, птиц и фитофильных рыб (Voronichin, 1953; Gayevskaya, 1966; Leonova, 1982; Pollux et al., 2007 и др.), но и важнейшим лекарственным сырьем (Danchul, Bityukova, 2014; Wang et al., 2015; Xian, 2019), применяются в очистке сточных вод (Gallon et al., 2004; Parzych, 2016; Ghanem et al., 2019).

В связи с высокой специализацией к водному образу жизни и практической значимостью этих растений большой интерес представляет собой изучение их репродуктивной стратегии, экологии опыления, плодоношения, семенной продуктивности, распространения и прорастания семян и соотношения полового и вегетативного размножения в жизненном цикле.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы явилось обобщение результатов наших многолетних исследований биоморфологии побеговых систем, семенной продуктивности, особенностей диссеминации и прорастания плодов, онтогенеза и экологии представителей рода ежеголовник. В основу методологической базы положен сравнительно-морфологический подход (Serebryakov, 1952). Исследование фактической семенной продуктивности осуществляли по методике, изложенной в работе И.В. Вайнагия (1974). Методика исследования плавательной способности плодов рассмотрена в работе Е.А. Belyakov и А.Г. Lapirov (2019). Особенности прорастания семян исследовали согласно методике, изложенной в «Международные правила определения качества семян» (Mezhdunarodnye..., 1969). Подробнее о методике см. в работах (Belyakov, Lapirov, 2015; Belyakov, 2016). В данном обзоре использованы новые данные по показателю лабораторной всхожести семян (Shiple, Parent, 1991; Nikolaeva et al., 1999).

Онтогенез в приближенных к природным условиям исследовали в прудах экспериментальной базы Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН «Сунога» согласно методическим рекомендациям (Rabotnov, 1950; Uranov, 1975; Smirnova et al., 1976; Zhukova, 1995). Подробнее методы исследования онтогенеза см. в работах (Belyakov, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019).

Все числовые значения, приведенные в работе, представлены в виде средних арифметических значений и их стандартных отклонений ($m \pm SD$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим особенности генеративного и вегетативного размножения представителей рода *Sparganium*.

Генеративное размножение.

Цветок и соцветие. Ежеголовники относятся к однодомным растениям (Rothert, 1913; Leonova, 1982; Casper, Krausch, 1980; Cook, Nicholls, 1986). Их пестичные и тычиночные цветки собраны в однополые головчатые соцветия (Rothert, 1913; Casper, Krausch, 1980; Leonova, 1982; Cook, Nicholls, 1986, 1987). В свою очередь, однополые головчатые соцветия собраны в полителическую синфлоресценцию (Müller-Doblies, 1970), представляющую собой однородную сложную кисть (de Carvalho, de Araujo Mariath, 2019).

Околоцветник пестичных цветков простой, состоящий из 3–6-и лопатчато-расширенных плёчатых прицветников (Rothert, 1913; Leonova, 1982). Завязь верхняя, гинецей псевдомономерный – с одним адаксильным фертильным гнездом и одним абаксильным пустым гнездом (у представителей подрода *Sparganium* нередко встречаются с двумя фертильными гнездами) (Takhtajan, 1987). Семязачатки – анатропные, апотропные, битегмальные, красинуцеллятные (Takhtajan, 1987). Зародышевый мешок Polygonum-типа (Cook, Nicholls, 1986; Takhtajan, 1987), эмбриогенез Onograd-типа (Cook, Nicholls, 1986). Околоцветник тычиночных цветков состоит из нескольких малозаметных пленчатых чешуек, тычинок 3 (реже 5–8) (Syreishchikov, 1906; Leonova, 1982; Takhtajan, 1987). Тычиночные нити свободные, либо сросшиеся лишь при основании (Leonova, 1982; Takhtajan, 1987). Пыльники 2-гнездные (Syreishchikov, 1906), базификсные, экстрорзные (Takhtajan, 1987). Тапетум – амебодный, микроспорогенез – сукцессивный (Takhtajan, 1987). Пыльцевые зерна одиночные (Leonova, 1982), сферические либо эллипсоидальные (Punt, 1975; Cook, Nicholls, 1986).

Особенности опыления. Основной способ опыления цветков – анемохория (Leonova, 1982; Cook, Nicholls, 1986, 1987) и, частично, энтомофилия (Leereveld, 1984; Cook, 1988). Наши данные свидетельствуют о том, что соотношение полов у большинства видов ежеголовников сдвинуто в сторону преобладания тычиночных цветков. Особенно ярко это проявляется у *S. erectum*. Так, например, на территории Нижней Волги соотношение числа тычиночных к пестичным головкам ~1:9, а на территории Верхней Волги ~1:11.5. Увеличения числа тычиночных головок на территории Нижней Волги (по сравнению с Верхней Волгой) обусловлено большим числом ветвей в соцветии. Преобладание тычиночных цветков/соцветий над пестичными явно указывает на преобладание числа пыльцевых зерен, необходимых для оплодотворения яйцеклеток. Излишки пыльцы, в данном случае, могут выступать в качестве доноров для соседних популяций (Belyakov et al., 2019). Заметим, что у некоторых видов *Sparganium* (*S. natans*, *S. hyperboreum* и *S. glomeratum*), наоборот, может наблюдаться преобладание (в количественном плане) пестичных цветков над тычиночными, что можно объяснить специфическими условиями их местообитания и климатическими условиями (короткий вегетационный сезон), ограничивающими в развитии генеративной сферы.

Плод. Плод *Sparganium* – типичная сухая костянка с мясистым околоплодником (Zubkova, Shabes, 1983; 1986; Levina, 1987). В полости костянки находится линейный слабо дифференцированный бесхлорофилльный зародыш (Cook, Nicholls, 1986; Takhtajan, 1987; Boyko, Alekseev, 1990), окружённый мучнистым эндоспермом (Zubkova, Shabes, 1983, 1985; Takhtajan, 1987) гелобиального типа (Anisimova, 1990; Asplund, 1973; Johri et al., 1992) и тонким периспермом (Cook, Nicholls, 1986; Takhtajan, 1987; Boyko, Alekseev, 1990).

Семенная продуктивность. Как показывают наши исследования (Belyakov, Lapirov, 2019), хотя потенциальная семенная продуктивность генеративных побегов *Sparganium* достаточно высока, показатель фактической семенной продуктивности сильно зависит от числа реализованных на побеге соплодий и размерных характеристик плодов. Кроме того, на семенную продуктивность влияют погодные условия и повреждения цветков насекомыми (Khodachek, 1970; Vainagii, 1974). Как нами ранее было установлено (Belyakov, Lapirov, 2019; Belyakov et al., 2019), фактическая семенная продуктивность *S. emersum* достигает 704 ± 290 плодов на генеративный побег, у *S. glomeratum* – 647 ± 136 , у *S. gramineum* – 596 ± 128 , у *S. hyperboreum* – 223 ± 80 , у *S. natans* – 73 ± 31 . У представителей подрода *Sparganium* – *S. erectum* и *S. microcarpum*, фактическая семенная продуктивность достигает 622 ± 245 и 721 ± 268 плодов, соответственно (Belyakov, Lapirov, 2019; Belyakov et al., 2019). При этом, соотношение числа нормально развитых плодов на генеративном побеге к числу недоразвитых варьирует у большинства видов от 2.4 до 2.7. Исключением в данном случае являются *S. hyperboreum* и *S. emersum*, у которых данный показатель составляет 1.6 и 6.1, соответственно (Belyakov, Lapirov, 2019). Определение показателя потенциальной семенной продуктивности у *Sparganium* существенно осложняется наличием нереализованных пестичных соцветий и наличием двугнёздной завязи (Belyakov, Lapirov, 2019).

Отметим, что для представителей подрода *Xanthosparganium* (например, для *S. emersum*) кроме дициклических, характерно наличие моноциклических вегетативно-генеративных побегов. Благодаря этому у таких видов отмечается растянутость периода цветения и плодоношения, а также рост семенной продуктивности на единицу площади популяции наряду увеличением общей ассимилирующей поверхности (Belyakov, 2016).

Диссеминация и прорастание плодов. Установлено, что для представителей рода *Sparganium* характерно наличие явления полихории, в рамках которого наблюдается сочетание разных способов распространения – барохории (опадение диаспор под действием силы тяжести (Levina, 1987)), гидрохории и эндозоохории (Belyakov, 2016). Все сказанное соответствует стратегии «*Sparganium*-тип», выделенной J. Sádlo et al. (2018) на основе изучения анализа комбинации способов распространения диаспор.

Однако особого внимания заслуживает такой способ распространения плодов как гидрохория. Так, экспериментальным путем (исследование проводили в лабораторных стаканах) было показано, что плоды *S. emersum*, *S. gramineum*, *S. natans*, *S. erectum* и *S. microcarpum* могут плавать на поверхности воды более 1.5 лет (Belyakov, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019), хотя имеющиеся в литературе сведения говорят о сохранении плавучести плодов только в течение 6–15 мес. (Ridley, 1930). Причём за первые 2.0–2.5 мес. мы наблюдали погружение наибольшего числа плодов на дно лабораторных стаканов (Belyakov, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019). Только у гидрофита – *S. gramineum* плоды, практически, тонули сразу и не всплывали, что могло быть связано с тем, что в момент созревания они уже находились в воде в составе плотных соплодий (Belyakov, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019). В ходе эксперимента было подтверждено наличие явления «бимодальной плавучести» (характеризуется наличием у растений коротко- и длительно-плавающих плодов), ранее показанного В.А.И. Pollux et al. (2009) на примере *S. emersum*. Эта особенность характеризует две важные стратегии распространения семян – коротко-плавающие плоды обеспечивают «страховку» в случае вероятного вымирания родительских популяций, длительно-плавающие плоды – обеспечивают распространение на дальние расстояния (в среднем от 1.4 до 14.2 км (Jager et al., 2019)) и колонизацию новых мест обитания (Pollux et al., 2009; Belyakov, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019).

Плавучесть плодов ежеголовников обеспечивается, главным образом, за счет особенностей анатомической структуры. Их мезокарп представлен рыхло расположенными паренхимными клетками с воздухоносными полостями, а эндокарп – кольцом механической ткани (Zubkova, Shabes, 1983, 1986). Кроме того, для плодов ежеголовников характерно наличие кутикулы, плохо смачиваемой водой (Zubkova, Shabes, 1983, 1986; Belyakov, 2016).

Свежесобранные зрелые плоды *Sparganium* не прорастают (Muenscher, 1936; Steinbauer, Neal, 1950; Ishii et al., 2005; Belyakov, Lapirov, 2015; Belyakov, 2016). Как показали результаты экспериментов, для успешного прорастания плодов требуется влажная холодная стратификация (Muenscher, 1936; Steinbauer, Neal, 1950; Ishii et al., 2005; Belyakov, Lapirov, 2015; Belyakov, 2016), длительностью от 2–3 до 8–12 мес. При таком типе стратификации лабораторная всхожесть плодов представителей подрода *Sparganium* может колебаться в пределах от 33.3 ± 3.3 – $34.4 \pm 1.5\%$ (как у *S. erectum*) до $75.5 \pm 3.7\%$ (как у *S. neglectum*). По нашим неопубликованным данным в пределах подрода *Xanthosparganium* максимальные значения лабораторной всхожести (до 100%) были зафиксированы у *S. emersum*. Лабораторная всхожесть *S. glomeratum* достигает $83.3 \pm 2.2\%$, *S. hyperboreum* и *S. natans* – до $66.6 \pm 2.2\%$ и $65.0 \pm 1.0\%$, соответственно. Низкими показателями лабораторной всхожести при влажной холодной стратификации характеризуются плоды *S. angustifolium* и *S. gramineum*, которые, нередко, не прорастали вообще либо прорастали единично. Хотя иногда лабораторная всхожесть плодов из некоторых местообитаний у *S. angustifolium* могла достигать $23.3 \pm 2.2\%$, а у *S. gramineum* – $37.7 \pm 2.9\%$. На основании полученных данных тип покоя плодов *Sparganium* следует отнести к смешанному Аф-Б-В₁₋₃ типу (тип покоя по: Nikolaeva et al., 1999), что является результатом сочетанием экзо- и эндогенного покоя.

Наши данные свидетельствуют о том, что в условиях влажной холодной стратификации плоды ежеголовником способны сохранять всхожесть длительное время. В таких условиях хранения представители подрода *Sparganium* сохраняют лабораторную всхожесть до 3–8 лет, в то время как представители подрода *Xanthosparganium* – от 3.5 до 9-и более лет.

Прорастание и особенности онтогенеза. Из литературы известно, что плоды ежеголовников, как и целого ряда других водных и прибрежно-водных растений, характеризуются медленным и нерегулярным прорастанием (Martin, Uhler, 1939 – цит. по: Steinbauer, Neal, 1950; Belyakov, 2016), что связано со строением их перикарпа (Muenscher, 1936; Steinbauer, Neal, 1950; Zubkova, Shabes, 1983, 1986; Belyakov, Lapirov, 2015, 2019; Belyakov, 2016). Поэтому, найти проростки представителей рода *Sparganium* в природных

условиях является редкой удачей (Boyko, Alekseev, 1990; Ishii et al., 2005; Belyakov, 2016), т.к. они часто погибают еще на начальных этапах своего развития (Leif, Oelke, 1990).

По классификации А. Martin (1946 — по: Крокер, Бартон, 1955), основанной на соотношении между размерами зародыша и запасающих тканей семени, мы (Belyakov, 2016) относим плоды *Sparganium* к разделу III (семена с осевым расположением зародышей), типу А (семена с удлинёнными зародышами). Зародыш бесхлорофильный, линейный, палочковидный слабо дифференцированный (Boyko, Alekseev, 1990). В апикальной части он имеет семядолю с прокамбиальными пучками (Zubkova, Shabes, 1986), выполняющую в фазе проростка гаусториальную функцию. В базальной части находится семядольное влагалище, скрывающее почечку зародыша и слабо выраженный гипокотиль, переходящий в зародышевый корешок (Belyakov, 2016; Belyakov, Lapirov, 2019).

В природе к концу возрастного состояния, характеризующего проросток, в базальной части растения формируется базальное утолщение; нарастание побега происходит ортотропно и моноподиально. У представителей подрода *Xanthosparganium* число листьев на проростке достигает 4-х, число придаточных корней — 3, в то время как у представителей подрода *Sparganium* число листьев и придаточных корней — 5–6. Главный корень на этом этапе сохраняется.

В природе переход в ювенильное онтогенетическое состояние происходит на первом году жизни. При этом побег нарастает моноподиально и анизотропно. У представителей подрода *Xanthosparganium* ювенильные растения несут до 10–11 листьев с пазушными почками и до 4–5 придаточных корней. Главный корень отмирает. Отметим, что одна из пазушных почек уже к концу первого вегетационного сезона способна сформировать одно укороченное корневище, которое заканчивается утолщённым терминальным участком (клубневидной структурой), развитие которого в осенний период прекращается. С развитием корневища осуществляется переход растения в имматурное онтогенетическое состояние. У представителей подрода *Sparganium* в ювенильном онтогенетическом состоянии также наблюдается формирование розеточного участка, в пазухах листьев которого также образуются почки, которые в рост не трогаются. В зимний период у представителей обоих подродов наблюдается уменьшение диаметра розеточного участка, сопровождающееся формированием укороченных (особенно это характерно для представителей подрода *Xanthosparganium*) кожистых листьев. Новые придаточные корни в этот период, как правило, не формируются. На следующий год у растений вновь наблюдается рост усиления на оси побега. В конце второго года жизни побег особой генеративного происхождения имеет четковидную структуру. Те из представителей подрода *Xanthosparganium*, которые не сформировали в прошлом году боковое корневище, формируют его на втором году жизни и переходят в имматурное возрастное состояние. Представители подрода *Sparganium* закладывают пазушные почки в пазухах новых листьев. При этом боковые побеги не развиваются и на втором году жизни. Возможно, переход представителей подрода *Sparganium* в имматурное возрастное состояние может наблюдаться на 3–4 году жизни растений.

Виргинильные растения имеют характерные для взрослых представителей обоих подродов морфологические характеристики. Наблюдается активное развитие и ветвление коммуникационных корневищ, увеличивается их длина (по сравнению с таковой у имматурных растений), формируются воздушные листья. Генеративные растения соответствуют таковым описанным в литературе (Harms, 1973; Leonova, 1982; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Boyko, Alekseev, 1990; Belyakov, 2016; Belyakov, Lapirov, 2018; Belyakov, Philippov, 2018; Belyakov et al., 2019 и др.). В этот период растения представлены системой симподиально-ветвящихся вегетативно-генеративных дициклических, вегетативно-генеративных и вегетативных моноциклических побегов, соединённых между собой корневищами.

Онтогенез особей генеративного происхождения неполный и соответствует II надтипу, Г-типу, Г2 подтипу (Lelekova, 2006).

Вегетативное размножение в естественных условиях.

Учитывая сложности с реализацией генеративного размножения ежеголовников (см. выше), возобновление представителей рода *Sparganium* осуществляется, преимущественно, вегетативным путем за счет наличия у них целого ряда специализированных структур вегетативного размножения — корневищ, клубневидных структур (особенно у представителей подрода *Sparganium*) и розеточных участков побегов (рамет). Последние, уже на начальных этапах своего развития, приобретают самостоятельность за счёт развития мочки придаточных

корней. Отметим, что у *Sparganium* именно раметы приживаются гораздо лучше, чем фрагменты корневищ (Barrat-Segretain et al., 1998), несмотря на то что последние, также проявляют тотипатентность (Barrat-Segretain, Bornette, 2000). Именно вегетативное размножение играет важную роль в поддержании популяций, особенно в случаях, когда половое размножение затруднено (Lyubarsky, 1967; Li, 2014; Higgsion et al., 2022). Так, например, на больших глубинах популяции ежеголовников не зацветают, потому что формирование генеративных органов требует больших затрат, по сравнению с оптимальными условиями (Sculthorpe, 1967; Pollux et al., 2007). Однако, в некоторых случаях, развитие генеративных структур у ежеголовников может способствовать увеличению потенциала вегетативного размножения. Так, например, на территории Ярославской обл. к осени у некоторых видов ежеголовников на погруженной в воду части цветоноса мы наблюдали формирование укороченных корневищ с мелкими клубневидными структурами на концах (например, у *S. gramineum* и *S. natans*) или развивающимися розеточными побегами (как, например, у *S. longifolium* (гибрид *S. emersum* на *S. gramineum*). При полегании генеративного побега на дно водоема, сформированные клубневидные структуры или розеточные побеги способны укорениться и продолжать свое развитие в следующем вегетационном сезоне. Таким образом, приведенный пример может восприниматься как дополнительный вклад генеративного размножения в вегетативное.

Отметим, что, по-видимому, именно относительная стабильность водных условий, позволяющая выравнивать факторы среды (например, резкие температурные колебания) могли позволить доминирование клонального размножения у водных и прибрежно-водных растений (Barrett et al., 1993; Zhang, Zhang, 2007; Sosnová et al., 2010; Higgsion et al., 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из всего сказанного выше следует, что репродуктивная стратегия представителей рода *Sparganium* характеризуется целым комплексом важных характеристик, таких как способность к самоопылению, большое число производимых растениями семян, достаточно длительная их жизнеспособность и значительный потенциал к дисперсии, а также большая энергия и скорость роста.

Репродуктивная стратегия ежеголовников включает реализацию двух путей развития – сочетание полового и бесполого размножения либо только бесполое размножение. Последнее, превалирует по ряду причин и, по-видимому, является результатом адаптации к жизни в водной среде. Выбор той или иной системы репродукции связан с экологическими факторами (освещённость, температура, глубина и скорость течения воды), влияющими на всхожесть семян и сохранение жизнеспособности всходов.

Генеративное размножение, по сравнению с вегетативным, дает большее преимущество в стратегическом плане. Оно не только увеличивает генетическое разнообразие популяций, но и способствует освоению новых территорий и созданию банка семян внутри старых популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ 124032100076-2) Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Автор выражает благодарность А.Г. Лапирову за помощь в работе и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 1990. Семейство Typhaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Butomaceae – Lemnaceae. Л. С. 271–274.
- Ascherson P., Graebner P. 1897. Sparganiaceae. — In: Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Vol. 1. Leipzig. P. 279–293.
- Asplund I. 1973. Embriological studies in the denus *Sparganium*. — Svensk Bot. Tidskr. 67: 177–200.
- Barrat-Segretain M.-H., Bornette G. 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. — Hydrobiologia. 421: 31–39.

Barrat-Segretain M.-H., Bornette G., Hering-Vilas-Bôas A. 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. — *Aquat. Bot.* 60: 201–211.

Barrett S.C.H., Eckert C.G., Husband B.C. 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. — *Aquat. Bot.* 44: 105–145.

[Belyakov] Беляков Е.А. 2016. Биология некоторых представителей рода *Sparganium* L. (сем. Typhaceae): Дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар. 307 с.

[Belyakov, Lapirov] Беляков Е.А., Лапиров А.Г. 2015. Прорастание плодов некоторых представителей семейства Sparganiaceae Rudolphi в лабораторных условиях. — *Биол. внутр. вод.* 1: 38–42. <https://doi.org/10.7868/S0320965215010039>

[Belyakov, Lapirov] Беляков Е.А., Лапиров А.Г. 2019. Семенная продуктивность и особенности плавучести генеративных диаспор некоторых европейских видов рода *Sparganium* L. — *Биол. внутр. вод.* 4(2) 6 36–43. <https://doi.org/10.1134/S0320965219060044>

[Belyakov et al.] Беляков Е.А., Лапиров А.Г., Кособокова С.Р., Стрелков С.П., Кананыхина Е.В. 2019. Некоторые аспекты биологии *Sparganium erectum* L. (Typhaceae) на территории Астраханской области. — В кн.: Сб. матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Пойменные и дельтовые биоценозы голарктики: биологическое разнообразие, экология и эволюция». Астрахань. С. 20–27.

Belyakov E.A., Lapirov A.G. (2019). Ontogenesis of the genets and ramets of some European species of the genus *Sparganium* subgenus *Xanthosparganium*. — *Regul. Mechanisms in Biosyst.* 10(1): 136–146. <https://doi.org/10.15421/021921>

Belyakov E.A. 2023. Some aspects of the biology of *Sparganium* (Typhaceae) in the mouth areas of reservoir tributaries. — *Inland Water Biol.* 16: S45–S52. <https://doi.org/10.1134/S1995082923070027>

Belyakov E.A., Lapirov A.G. 2018. Morphological and Ecological Cenotic Features of the Relict Species *Sparganium gramineum* Georgi (Typhaceae) in Waterbodies of European Russia. — *Inland Water Biol.* 11(4): 417–424. <https://doi.org/10.1134/S199508291804003X>

Belyakov E.A., Mikhaylova Y.V., Machs E.M., Zhurbenko P.M., Rodionov A.V. 2022. Hybridization and diversity of aquatic macrophyte *Sparganium* L. (Typhaceae) as revealed by high-throughput nrDNA sequencing. — *Sci. Rep.* 12(1): 21610. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-25954-0>

Belyakov E.A., Nikolaenko S.A., Glazunov V.A., Lapirov A.G. 2022. Distribution, ecology and biology of *Sparganium hyperboreum* (Typhaceae) in Western Siberia. — *Ecosyst. Transformation.* 5(4): 21–33. <https://doi.org/10.23859/estr-220704>

Belyakov E.A., Philippov D.A. 2018. The effect of changes in environmental conditions on the morphology of *Sparganium natans* L. (Typhaceae) in the taiga zone of European Russia. — *Ecosyst. Transformation.* 1(1): 29–41. <https://doi.org/10.23859/estr-180326>

Bobrov A.A., Volkova P.A., Mochalova O.A., Chemeris E.V. 2023. High diversity of aquatic *Sparganium* (*Xanthosparganium*, Typhaceae) in North Eurasia is mostly explained by recurrent hybridization. — *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 60: 125746. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2023.125746>

[Boyko] Бойко Г.А., Алексеев Ю.Е. 1990. Ежеголовник всплывший. — В кн.: Биологическая флора Московской области. № 8. М. С. 63–77.

Bremer K. 2000. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97(9): 4707–4711.

Casper S.J., Krauch H.D. 1980. Lycopodiaceae bis Orchidaceae. Sußwasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Anthophyta. Teil 1. Jena. 403 s.

Chase M.W., Fay M.F., Devey D.S., Maurin O., Rønsted N., Davies T.J., Pillon Y., Peterson G., Tamura M.N., Asmussen C.B., Hilu K., Borsch T., Davis J.I., Stevenson D.W., Pires J.C., Givnish T.J., Systma K.J., McPherson M.A., Graham S.W., Rai H.S. 2006. Multigene Analyses of Monocot Relationships. — *Aliso: J. Syst. Floristic Bot.* 22(1): 63–75.

Cook C.D.K. 1988. Wind pollination in aquatic angiosperms. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 768–777.

Cook C.D.K., Nicholls M.S. 1986. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part1. Subgenus *Xanthosparganium* Holmberg. — *Bot. Helv.* 96(2): 213–267.

Cook C.D.K., Nicholls M.S. 1987. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 2. Subgenus *Sparganium*. — *Bot. Helv.* 97: 1–44.

Crabtree D.R. 1987. Angiosperms of the Northern Rocky Mountains: Albion to Campanian (Cretaceous) megafossil floras. — Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 707–747.

[Danchul] Данчул Т.Ю., Битюкова Н.В. 2014. Сем. 3. Sparganiaceae F. Rudolphi – Ежеголовниковые. Род *Sparganium* L. – ежеголовник. — В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Том 6. Семейства Butomaceae – Typhaceae. СПб.; М. С. 183–185.

de Carvalho J.D.T., de Araujo Mariath J.E. 2019. Synflorescence morphology of species of *Typha* L. (Typhaceae): anatomical and ontogenetic bases for taxonomic applications. — Acta Bot. Bras. 33(4): 1–11. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0140>

de Jager M., Kaphingst B., Janse E.L., Buisman R., Rinzema S.G.T., Soons M.B. 2019. Seed size regulates plant dispersal distances in flowing water. — Journal of Ecology. 107: 307–317. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13054>

[Dubyna et al.] Дубына Д.В., Сытник С.М., Тасенкевич Л.А., Шеляг-Сосонко Ю.В., Гейны С., Гроудова З., Гусак М., Отягелова Г., Эржабкова О. 1993. Макрофиты – индикаторы изменения природной среды. Киев. 434 с.

Gallon C., Munger C., Prémont S., Campbell P.G. 2004. Hydroponic study of aluminum accumulation by aquatic plants: effects of fluoride and pH. — Water, Air, and Soil Pollut. 153(1–4): 135–155. <https://doi.org/10.1023/B:WATE.0000019943.67578.ed>

[Gayevskaya] Гаевская Н.С. 1966. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М. 166 с.

Ghanem H., Chalak L., Baydoun S. 2019. Phytoremediation of Lebanese polluted waters: a review of current initiatives. — MATEC Web of Conferences 281: 03007 <https://doi.org/10.1051/mateconf/201928103007>

Givnish T.J., Ames M., McNeal J.R., McKain M.R., Steele P.R., dePamphilis C.W., Graham S.W., Pires J.C., Stevenson D.W., Zomlefer W.B., Briggs B.G., Duvall M.R., Moore M.J., Heaney J.M., Soltis D.E., Soltis P.S., Thiele K., Leebens-Mack J.H. 2010. Assembling the tree of the monocotyledons: Plastome sequence phylogeny and evolution of *Poales*. — Ann. Missouri Bot. Gard. 97(4): 584–616.

Graebner P. 1900. Typhaceae u. Sparganiaceae. Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Leipzig. 26 s.

Harms V.L. 1973. Taxonomic studies of North American *Sparganium*. I. *S. hyperboreum* and *S. minimum*. — Can. J. Bot., 51 (9): 1629–1641. <https://doi.org/10.1139/b73-208>

Higginson W., Broadhurst L., Shams F., Gruber B., Dyer F. 2022. Reproductive Strategies and Population Genetic Structure in Two Dryland River Floodplain Plants, *Marsilea drummondii* and *Eleocharis acuta*. — Genes. 13: 1506. <https://doi.org/10.3390/genes13091506>

Ishii T., Nakayama Y., Yamaguchi H. 2005. 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*. — J. Weed Sci. Tech. 50(2): 82–90.

Ito Y., Tanaka N., Kim C., Kaul R.B., Albach D.C. 2016. Phylogeny of *Sparganium* (Typhaceae) revisited: non-monophyletic nature of *S. emersum* sensu lato and resurrection of *S. acaule*. — Plant Syst. Evol. 302(1): 129–135. <https://doi.org/44852826>

Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Berlin. 1221 s.

[Khodachek] Ходачек Е.А. 1970. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра. — Ботан. журн. 55(7): 995–1010.

[Kokin] Кокин К.А. 1982. Экология высших водных растений. М. 158 с.

[Krishtofovich] Криштофович А.Н. 1957. Палеоботаника. 4-е исправл. и доп. изд-е. Л. 650 с.

Kroger W., Barton L.V. 1953. Physiology of seeds: An Introduction to the Experimental Study of Seed and Germination Problems. 267 p.

Leereweld H. 1984. Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. IV. Aspects of the anthecology of Cyperaceae and *Sparganium erectum* L. — Acta Bot. Neerl. 33(4): 475–482.

Leif J.W., Oelke E.A. 1990. Growth and Development of Giant Burreed (*Sparganium eurycarpum*). — Weed Technology. 4(4): 849–854.

[Lelekova] Лелекова Е.В. 2006. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 19 с.

- [Леопова] Леонова Т.Г. 1982. Пор. Рогозовые, сем. Рогозовые. — В кн.: Жизнь растений. Т. 6: Цветковые растения. М. С. 461–466.
- [Levina] Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л. 160 с.
- Li W. 2014. Environmental opportunities and constraints in the reproduction and dispersal of aquatic plants. — *Aquat. Bot.* 118: 62–70.
- [Lyubarsky] Любарский Е.Л. 1967. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань. 180 с.
- Mäemets H. 2016. Commented list of rare and protected vascular plants of inland water bodies of Estonia. — *Nature Conserv. Res.* 1(3): 85–89.
- [Mezhdunarodnye...] Международные правила определения качества семян. М. 1969. 182 с.
- Muensch W.C. 1936. Storage and germination of seeds of aquatic plants. — *Bull. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta.* 652: 3–17.
- Müller-Doblies D. 1970. Über die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium* im Infloreszenz- und Blütenbau. — *Bot. Jahrb.* 89: 451–562.
- [Nikolaeva et al.] Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. 1999. Биология семян. СПб. 232 с.
- Parzych A., Sobisz Z., Cymer M. 2016. Preliminary research of heavy metals content in aquatic plants taken from surface water (Northern Poland). — *Desalin Water Treat.* 57(3): 1451–1461. <https://doi.org/10.1080/19443994.2014.1002275>
- Pišová S., Fér T. 2020. Intraspecific differentiation of *Sparganium erectum* in the Czech Republic: molecular, genome size and morphometric analysis. — *Preslia.* 92(2): 137–165. <https://doi.org/10.23855/preslia.2020.137>
- Pollux B.J.A., Ouborg N.J., Van Groenendaal J.M., Klaassen M. 2007. Consequences of intraspecific seed-size variation in *Sparganium emersum* for dispersal by fish. — *Funct. Ecol.* 21(6): 1084–1091. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01313.x>
- Pollux B.J.A., Verbruggen E., Groenendaal J.M., Ouborg N.J. 2009. Intraspecific variation of seed floating ability in *Sparganium emersum* suggests a bimodal dispersal strategy. — *Aquat. Bot.* 90(2): 199–203. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.07.002>
- Punt W. 1975. Sparganiaceae and Typhaceae. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 19(2): 75–88.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — В кн.: Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Вып. 6. Геоботаника. М.-Л. С. 77–204.
- Ridley H.N. 1930. The Dispersal of Plants throughout the World. Kent. 744 p.
- [Rotert] Ротерт В.А. 1913. Ежеголовниковые (Sparganiaceae). — В кн.: Флора Азиатской России. СПб. С. 17–39.
- Sádlo J., Chytrý M., Pergl J., Pyšek P. 2018. Plant dispersal strategies: a new classification based on the multiple dispersal modes of individual species. — *Preslia.* 90(11): 1–22. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.001>
- Sculthorpe M. 1967. The biology of aquatic vascular plants. London. 610 p.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 391 с.
- Shipley B., Parent M. 1991. Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate. — *Funct. Ecol.* 5(1): 111–118.
- [Smirnova et al.] Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А. 1976. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. — В кн.: Ценопопуляции растений. М. С. 14–44.
- Sosnová M., van Diggelen R., Klimešová J. 2010. Distribution of clonal growth forms in wetlands. — *Aquat. Bot.* 92(1): 33–39. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.09.005>
- Steinbauer G.P., Neal O. 1950. Dormancy and Germination of Seeds of the Bur Reeds, *Sparganium* spp. — *Pap. Michigan Acad. Sci., Arts and Letters.* 34(1): 33–38.
- Sulman J.D., Drew B.T., Drummond C., Hayasaka E., Sytsma K.J. 2013. Systematics, biogeography, and character evolution of *Sparganium* (Typhaceae): diversification of a widespread, aquatic lineage. — *Am. J. Bot.* 100(10): 2023–2039. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300048>
- [Syreishchikov] Сырейщиков Д.П. 1906. Иллюстрированная флора Московской губернии. Ч. 1. М. 280 с.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1987. Система магнолиофитов. Л. 439 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитопопуляций как волновая функция времени и энергетических волновых процессов. — *Биол. науки.* 2: 7–35.

- [Vainagii] Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Ботан. журн. 59(6): 826–831.
- [Voronichin] Воронихин Н.Н. 1953. Растительный мир континентальных водоёмов. М.-Л. 410 с.
- Wang Y., Wang C., Wang Y., Dong L., Sun J. 2015. Total synthesis of Sparstolonin B, a potent anti-inflammatory agent. — RSC Adv. 5: 12354–12357. <https://doi.org/10.1039/C4RA15948A>
- Xian M., Ji S., Chen C., Liang S., Wang S. 2019. Sparganin A alleviates blood stasis syndrome and its key targets by molecular docking. — RSC Adv. 9: 37978–37985. <https://doi.org/10.1039/c9ra06329c>
- Yu Y., Li F., Belyakov E.A., Yang W., Lapirov A.G., Xu X. 2022. Molecular confirmation of the hybrid origin of *Sparganium* × *longifolium* (Typhaceae). — Sci. Rep. 12: 7279. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-11222-8>
- Zhang Q., Belyakov E.A., Lapirov A.G., Zhao Y., Freeland J., Xu X. 2022. A reappraisal of the phylogeny and historical biogeography of *Sparganium* (Typhaceae) using complete chloroplast genomes. — BMC Plant Biol. 22(1): 588. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03981-3>
- Zhang Y., Zhang D. 2007. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. — Front. Biol. China. 2(3): 256–262. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0036-0>
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.
- [Zubkova, Shabes] Зубкова И.Г., Шабес Л.К. 1983. Анатомическое строение околоплодника видов *Sparganium* (Sparganiaceae). — Бот. журн. 68(3): 381–385.
- [Zubkova, Shabes] Зубкова И.Г., Шабес Л.К. 1986. К уточнению анатомо-карпологической характеристики рода *Sparganium* (Typhaceae). — Бот. журн. 71(8): 1073–1076.

REPRODUCTIVE STRATEGY OF REPRESENTATIVES OF THE GENUS *SPARGANIUM* L.: BRIEF OVERVIEW OF THE PROBLEM

© 2025 E.A. Belyakov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
Borok, Nekouz distr., Yaroslavl reg., 152742, Russia
e-mail: eugenbeliakov@yandex.ru

Abstract. The article presents the results of the study of seed productivity and the characteristics of fruit buoyancy in representatives of the genus *Sparganium* L. New data on the duration of preservation of the germination capacity of bur-reed fruits under conditions of humid cold stratification are presented; the maximum values of the laboratory germination index of fruits of different *Sparganium* species under humid cold stratification are shown. A brief description of the ontogenesis of an individual of seed origin is given. It is established that the reproductive strategy of bur-reed includes the implementation of two developmental pathways – a combination of sexual and asexual reproduction or only asexual reproduction. In this case, the second type of reproductive strategy prevails.

Key words: generative and reproduction strategy, germination and dispersal of fruits, ontogenesis, seed productivity vegetative diaspores.

Submitted: 09.04.2025. **Accepted for publication:** 30.08.2025.

For citation: Belyakov E.A. 2025. Reproductive strategy of representatives of the genus *Sparganium* L.: brief overview of the problem. — Phytodiversity of Eastern Europe. 19(3): 25–38. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-25-38

ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded by the the framework of the state assignment (No. 124032100076-2) of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. The author would like to thank A.G. Lapirov for assistance in the work and valuable comments.

REFERENCES

- Anisimova G.M. 1990. Semeystvo Typhaceae [Family Typhaceae]. — In: Compaarative embryology of flowering plants. Monocotyledones. Butomaceae – Lemnaceae. Leningrad. P. 271–274 (In Russ.).
- Ascherson P., Graebner P. 1897. Sparganiaceae. — In: Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Vol. 1. Leipzig. P. 279–293.
- Asplund I. 1973. Embriological studies in the denus *Sparganium*. — Svensk Bot. Tidskr. 67: 177–200.
- Barrat-Segretain M.-H., Bornette G. 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. — Hydrobiologia. 421: 31–39.
- Barrat-Segretain M.-H., Bornette G., Hering-Vilas-Bôas A. 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. — Aquat. Bot. 60: 201–211.
- Barrett S.C.H., Eckert C.G., Husband B.C. 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. — Aquat. Bot. 44: 105–145.
- Belyakov E.A. 2016. Biologiya nekotorykh predstaviteley roda *Sparganium* L. (sem. Typhaceae) [Biology of some representatives of the genus *Sparganium* L. (family Typhaceae)]: Dis. ... dokt. biol. nauk. Syktyvkar. 307 p. (In Russ.).
- Belyakov E.A., Lapirov A.G. 2015. Fruit germination of some representatives of the family Sparganiaceae Rudolphi under laboratory conditions. — Inland Water Biol. 8(1): 33–37. <https://doi.org/10.1134/S1995082915010034>
- Belyakov E.A., Lapirov A.G. 2019. Seed productivity and peculiarities of floating generative diaspores of some European species of the genus *Sparganium* L. — Inland Water Biol. 12(S2):42–48. <https://doi.org/10.1134/S199508291906004X>
- Belyakov E.A., Lapirov A.G., Kosobokova S.R., Strelkov S.P., Kananychina E.V. 2019. Nekotorye aspekty biologii *Sparganium erectum* L. (Typhaceae) na territorii Astraxanskoy oblasti [Some aspects of biology of *Sparganium erectum* L. (Typhaceae) in the Astrakhan oblast]. — In: Sbornik materialov Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii «Poymennye i deltovye biotsenozy golarktiki: biologicheskoe raznoobrazie, ekologiya i evolyuciya». Astrakhan. P. 20–27.
- Belyakov E. A., Lapirov A. G. (2019). Ontogenesis of the genets and ramets of some European species of the genus *Sparganium* subgenus *Xanthosparganium*. — Regul. Mechanisms in Biosyst. 10(1): 136–146. <https://doi.org/10.15421/021921>
- Belyakov E.A. 2023. Some aspects of the biology of *Sparganium* (Typhaceae) in the mouth areas of reservoir tributaries. — Inland Water Biol. 16: S45–S52. <https://doi.org/10.1134/S1995082923070027>
- Belyakov E.A., Lapirov A.G. 2018. Morphological and Ecological Cenotic Features of the Relict Species *Sparganium gramineum* Georgi (Typhaceae) in Waterbodies of European Russia. — Inland Water Biol. 11(4): 417–424. <https://doi.org/10.1134/S199508291804003X>
- Belyakov E.A., Mikhaylova Y.V., Machs E.M., Zhurbenko P.M., Rodionov A.V. 2022. Hybridization and diversity of aquatic macrophyte *Sparganium* L. (Typhaceae) as revealed by high-throughput nrDNA sequencing. — Sci. Rep. 12(1): 21610. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-25954-0>
- Belyakov E.A., Nikolaenko S.A., Glazunov V.A., Lapirov A.G. 2022. Distribution, ecology and biology of *Sparganium hyperboreum* (Typhaceae) in Western Siberia. — Ecosyst. Transformation. 5(4): 21–33. <https://doi.org/10.23859/estr-220704>
- Belyakov E.A., Philippov D.A. 2018. The effect of changes in environmental conditions on the morphology of *Sparganium natans* L. (Typhaceae) in the taiga zone of European Russia. — Ecosyst. Transformation. 1(1): 29–41. <https://doi.org/10.23859/estr-180326>
- Bobrov A.A., Volkova P.A., Mochalova O.A., Chemeris E.V. 2023. High diversity of aquatic *Sparganium* (*Xanthosparganium*, Typhaceae) in North Eurasia is mostly explained by recurrent hybridization. — Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 60: 125746. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2023.125746>
- Boyko G.A., Alekseev Ju.E. 1990. Ezhegolovnik vsplyvshiy [*Sparganium emersum*]. — In: Biologicheskaja flora Moskovskoy oblasti. № 8. Moscow. P. 63–77 (In Russ.).
- Bremer K. 2000. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 97(9): 4707–4711.

- Casper S.J., Krauch H.D. 1980. Lycopodiaceae bis Orchidaceae. Sußwasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Anthophyta. Teil 1. Jena. 403 s.
- Chase M.W., Fay M.F., Devey D.S., Maurin O., Rønsted N., Davies T.J., Pillon Y., Peterson G., Tamura M.N., Asmussen C.B., Hilu K., Borsch T., Davis J.I., Stevenson D.W., Pires J.C., Givnish T.J., Systma K.J., McPherson M.A., Graham S.W., Rai H.S. 2006. Multigene Analyses of Monocot Relationships. — *Aliso: J. Syst. Floristic Bot.* 22(1): 63–75.
- Cook C.D.K. 1988. Wind pollination in aquatic angiosperms. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 768–777.
- Cook C.D.K., Nicholls M.S. 1986. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part1. Subgenus *Xanthosparganium* Holmberg. — *Bot. Helv.* 96(2): 213–267.
- Cook C.D.K., Nicholls M.S. 1987. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 2. Subgenus *Sparganium*. — *Bot. Helv.* 97: 1–44.
- Crabtree D.R. 1987. Angiosperms of the Northern Rocky Mountains: Albian to Campanian (Cretaceous) megafossil floras. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 707–747.
- Danchul T.Yu., Bityukova N.V. 2014. Сем. 3. Sparganiaceae F. Rudolphi – Ezhegolovnikovye. Rod *Sparganium* L. – Ezhegolovnik [Family 3. Sparganiaceae F. Rudolphi. Genus *Sparganium* L.]. — In: Rastitelnye resursy Rossii: Dikorastushhie cvetkovye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost. Tom 6. Semejstva Butomaceae – Typhaceae. Saint-Petersburg, Moscow. P. 183–185 (In Russ.).
- de Carvalho J.D.T., de Araujo Mariath J.E. 2019. Synflorescence morphology of species of *Typha* L. (Typhaceae): anatomical and ontogenetic bases for taxonomic applications. — *Acta Bot. Bras.* 33(4): 1–11. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0140>
- de Jager M., Kaphingst B., Janse E.L., Buisman R., Rinzema S.G.T., Soons M.B. 2019. Seed size regulates plant dispersal distances in flowing water. — *Journal of Ecology.* 107: 307–317. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13054>
- Dubyna D.V., Stoyko S.M., Sytnik S.M., Tasenkevich L.A., Shelyag-Sosonko Y.R., Geyn S., Groudova Z., Gusak Sh., Otygelova G., Erzhabkova O. 1993. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды [Macrophytes – indicators of changes of natural environment]. Kiev. 434 p. (In Russ.).
- Gallon C., Munger C., Prémont S., Campbell P.G. 2004. Hydroponic study of aluminum accumulation by aquatic plants: effects of fluoride and pH. — *Water, Air, and Soil Pollut.* 153(1–4): 135–155. <https://doi.org/10.1023/B:WATE.0000019943.67578.ed>.
- Gayevskaya N.S. 1966. Rol vysshikh vodnykh rasteniy v pitanii zhivotnykh presnykh vodoemov [The role of higher aquatic plants in the nutrition of the animals of fresh-water basins]. Moscow. 166 p. (In Russ.).
- Ghanem H., Chalak L., Baydoun S. 2019. Phytoremediation of Lebanese polluted waters: a review of current initiatives. — *MATEC Web of Conferences* 281: 03007 <https://doi.org/10.1051/mateconf/201928103007>
- Givnish T.J., Ames M., McNeal J.R., McKain M.R., Steele P.R., dePamphilis C.W., Graham S.W., Pires J.C., Stevenson D.W., Zomlefer W.B., Briggs B.G., Duvall M.R., Moore M.J., Heaney J.M., Soltis D.E., Soltis P.S., Thiele K., Leebens-Mack J.H. 2010. Assembling the tree of the monocotyledons: Plastome sequence phylogeny and evolution of *Poales*. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 97(4): 584–616.
- Graebner P. 1900. Typhaceae u. Sparganiaceae. Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Leipzig. 26 s.
- Harms V.L. 1973. Taxonomic studies of North American *Sparganium*. I. *S. hyperboreum* and *S. minimum*. — *Can. J. Bot.*, 51 (9): 1629–1641. <https://doi.org/10.1139/b73-208>
- Higginson W., Broadhurst L., Shams F., Gruber B., Dyer F. 2022. Reproductive Strategies and Population Genetic Structure in Two Dryland River Floodplain Plants, *Marsilea drummondii* and *Eleocharis acuta*. — *Genes.* 13: 1506. <https://doi.org/10.3390/genes13091506>
- Ishii T., Nakayama Y., Yamaguchi H. 2005. 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*. — *J. Weed Sci. Tech.* 50(2): 82–90.
- Ito Y., Tanaka N., Kim C., Kaul R.B., Albach D.C. 2016. Phylogeny of *Sparganium* (Typhaceae) revisited: non-monophyletic nature of *S. emersum* sensu lato and resurrection of *S. acaule*. — *Plant Syst. Evol.* 302(1): 129–135. <https://doi.org/44852826>

- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Berlin. 1221 s.
- Khodachek E.A. 1970. Seed Productivity and Seed Yield in the Tundra of Western Taimyr. — Botanicheskii Zhurnal. 55(7): 995–1010. (In Russ.).
- Kokin K.A. 1982. Ekologiya vysshikh vodnykh rasteniy [Ecology of higher aquatic plants]. Moscow. 158 p. (In Russ.).
- Krishtofovich A.N. 1957. Paleobotanika [Paleobotanika]. Leningrad. 650 p. (In Russ.).
- Krocker W., Barton L.V. 1953. Physiology of seeds: An Introduction to the Experimental Study of Seed and Germination Problems. 267 p.
- Leereweld H. 1984. Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. IV. Aspects of the anthecology of Cyperaceae and *Sparganium erectum* L. — Acta Bot. Neerl. 33(4): 475–482.
- Leif J.W., Oelke E.A. 1990. Growth and Development of Giant Burreed (*Sparganium eurycarpum*). — Weed Technology. 4(4): 849–854.
- Lelekova E.V. 2006. Biomorfologiya vodnykh i pribrezhno-vodnykh semennykh rasteniy severovostoka Evropeyskoy Rossii [Biomorphology of aquatic and semi-aquatic seed plants of the North-East of European Russia]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Perm. 19 p. (In Russ.).
- Leonova T.G. 1982. Poryadok Rogozovye, semeystvo Rogozovye [Order Typhaceae, family Typhaceae]. — In.: Zhizn' rastenij. T. 6: Cvetkovye rasteniya [Life of Plants. V. 6: Flowering Plants]. V. 6. Moscow. C. 461–466 (In Russ.).
- Levina R.E. 1987. Morfologiya i ekologiya plodov [Morphology and ecology of fruits]. Leningrad. 160 p. (In Russ.).
- Li W. 2014. Environmental opportunities and constraints in the reproduction and dispersal of aquatic plants. — Aquat. Bot. 118: 62–70 (In Russ.).
- Lyubarsky E.L. 1967. Ecology of vegetative reproduction of higher plants. Kazan. 180 p. (In Russ.).
- Mäemets H. 2016. Commented list of rare and protected vascular plants of inland water bodies of Estonia. — Nature Conserv. Res. 1(3): 85–89.
- Mezhdunarodnye pravila opredeleniya kachestva semyan [International rules for determining the quality of seeds]. Moscow. 1969. 182 p.
- Muensch W.C. 1936. Storage and germination of seeds of aquatic plants. — Bull. Cornell Univers. Agr. Exp. Sta. 652: 3–17.
- Müller-Doblies D. 1970. Über die Verwandtschaft von Typha und *Sparganium* im Infloreszenz- und Blütenbau. — Bot. Jahrb. 89: 451–562.
- Nikolaeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M. 1999. Biologiya semyan [Biology of seeds]. Saint-Petersburg. 232 p. (In Russ.).
- Parzych A., Sobisz Z., Cymer M. 2016. Preliminary research of heavy metals content in aquatic plants taken from surface water (Northern Poland). — Desalin Water Treat. 57(3): 1451–1461. <https://doi.org/10.1080/19443994.2014.1002275>
- Pišová S., Fér T. 2020. Intraspecific differentiation of *Sparganium erectum* in the Czech Republic: molecular, genome size and morphometric analysis. — Preslia. 92(2): 137–165. <https://doi.org/10.23855/preslia.2020.137>
- Pollux B.J.A., Ouborg N.J., Van Groenendael J.M., Klaassen M. 2007. Consequences of intraspecific seed-size variation in *Sparganium emersum* for dispersal by fish. — Funct. Ecol. 21(6): 1084–1091. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01313.x>
- Pollux B.J.A., Verbruggen E., Groenendael J.M., Ouborg N.J. 2009. Intraspecific variation of seed floating ability in *Sparganium emersum* suggests a bimodal dispersal strategy. — Aquat. Bot. 90(2): 199–203. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.07.002>
- Punt W. 1975. Sparganiaceae and Typhaceae. — Rev. Palaeobot. Palynol. 19(2): 75–88.
- Rabotnov T.A. 1950. Life Cycle of Perennial Herbaceous Plants in Meadow Cenoses. — In.: Trudy BIN Academy of Sciences of the USSR. Ser. 3. Geobotany. Vyp. 6. Moscow-Leningrad. P. 77–204 (In Russ.).
- Ridley H.N. 1930. The Dispersal of Plants throughout the World. Kent. 744 p.
- Rotert V.A. 1913. Ezhegolovnikovye (Sparganiaceae) [Sparganiaceae]. — In.: Flora Aziatskoy Rossii. Tom. 1 [Flora of Asiatic Russia. Vol. 1]. Saint-Petersburg. P. 17–39 (In Russ.).

- Sádlo J., Chytrý M., Pergl J., Pyšek P. 2018. Plant dispersal strategies: a new classification based on the multiple dispersal modes of individual species. — *Preslia*. 90(11): 1–22. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.001>
- Sculthorpe M. 1967. The biology of aquatic vascular plants. London. 610 p.
- Serebryakov I.G. 1952. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of Vegetative Organs of Higher Plants]. Moscow. 391 p. (In Russ.).
- Shipley B., Parent M. 1991. Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate. — *Funct. Ecol.* 5(1): 111–118.
- Smirnova O.V., Zaugolnova L.B., Toropova N.A. 1976. Kriterii vydeleniya vozrastnykh sostoyaniy i osobennosti khoda ontogeneza u rasteniy razlichnykh biomorf [Criteria for the identification of age-related conditions and features of the course of ontogenesis in plants of various biomorphs]. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. — In: Cenopopulyacii rasteniy [Cenopopulations of plants]. Moscow. P. 14–44 (In Russ.).
- Sosnová M., van Diggelen R., Klimešová J. 2010. Distribution of clonal growth forms in wetlands. — *Aquat. Bot.* 92(1): 33–39. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.09.005>
- Steinbauer G.P., Neal O. 1950. Dormancy and Germination of Seeds of the Bur Reeds, *Sparganium* spp. — *Pap. Michigan Acad. Sci., Arts and Letters*. 34(1): 33–38.
- Sulman J.D., Drew B.T., Drummond C., Hayasaka E., Sytsma K.J. 2013. Systematics, biogeography, and character evolution of *Sparganium* (Typhaceae): diversification of a widespread, aquatic lineage. — *Am. J. Bot.* 100(10): 2023–2039. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300048>
- Syreishchikov D.P. 1906. Illyustrirovannaya flora Moskovskoy gubernii. Chast 1. [Illustrated flora of the Moscow Guberniya. Part 1.]. Moscow. 280 z. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1987. Sustema magnoliophutorum. Leningrad. 439 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Age Spectrum of Phytocoenopopulations as a Function of Time and Energy Wave Processes. — *Biological Science*. 2: 7–35 (In Russ.).
- Vainagii I.V. 1974. On the method of studying seed productivity of plants. — *Botanicheskii Zhurnal*. 59(6): 826–831 (In Russ.).
- Voronichin N.N. 1953. Rastitelnyy mir kontinentalnykh vodoyomov [Plant world of continental water bodies]. Moscow-Leningrad. 410 p. (In Russ.).
- Siberia. Ecosystem Transformation 5 (4), 21–33. <https://doi.org/10.23859/estr-220704>
- Siberia. Ecosystem Transformation 5 (4), 21–33. <https://doi.org/10.23859/estr-220704>
- Wang Y., Wang C., Wang Y., Dong L., Sun J. 2015. Total synthesis of Sparstolonin B, a potent anti-inflammatory agent. — *RSC Adv.* 5: 12354–12357. <https://doi.org/10.1039/C4RA15948A>
- Xian M., Ji S., Chen C., Liang S., Wang S. 2019. Sparganin A alleviates blood stasis syndrome and its key targets by molecular docking. — *RSC Adv.* 9: 37978–37985. <https://doi.org/10.1039/c9ra06329c>
- Yu Y., Li F., Belyakov E.A., Yang W., Lapirov A.G., Xu X. 2022. Molecular confirmation of the hybrid origin of *Sparganium* × *longifolium* (Typhaceae). — *Sci. Rep.* 12: 7279. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-11222-8>
- Zhang Q., Belyakov E.A., Lapirov A.G., Zhao Y., Freeland J., Xu X. 2022. A reappraisal of the phylogeny and historical biogeography of *Sparganium* (Typhaceae) using complete chloroplast genomes. — *BMC Plant Biol.* 22(1): 588. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03981-3>
- Zhang Y., Zhang D. 2007. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. — *Front. Biol. China*. 2(3): 256–262. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0036-0>
- Zhukova L.A. 1995. Populyacionnaya zhizn lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russ.).
- Zubkova I.G., Shabes L.K. 1983. Anatomical structure of the pericarp of *Sparganium* species (Sparganiaceae). — *Botanicheskii Zhurnal*. 68(3): 381–385 (In Russ.).
- Zubkova I.G., Shabes L.K. 1986. A contribution to the anatomo-carpological characterization of the genus *Sparganium* (Typhaceae). — *Botanicheskii Zhurnal*. 71(8): 1073–1076 (In Russ.).