

На правах рукописи

БЕЛЯКОВ Евгений Александрович

**БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
РОДА *SPARGANIUM* L. (СЕМ. *TYPHACEAE*)**

03.02.01 — ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Сыктывкар — 2016

Работа выполнена в лаборатории высшей водной растительности
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института
биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук

Научный руководитель:

Лапиров Александр Григорьевич
кандидат биологических наук, доцент

Официальные оппоненты:

Костина Марина Викторовна
доктор биологических наук, доцент, профессор
кафедры биологии и биотехнологии
ФГБОУ ВО Московского педагогического
государственного университета

Капитонова Ольга Анатольевна
кандидат биологических наук, доцент, заведующая
лабораторией экологии растений и животных в зоне
рискованного земледелия ФГБУН Тобольской
комплексной научной станции УрО РАН

Ведущая организация:

**ФГБОУ ВО Тверской Государственный
университет**

Защита состоится «20» апреля 2016 г. в 15-00 часов на заседании
диссертационного совета Д004.007.01 в Федеральном государственном бюджетном
учреждении науки Института биологии Коми научного центра Уральского отделения
РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ГСП–2, ул. Коммунистическая, 28.

E-mail: dissovet@ib.komisc.ru

Сайт института: www.ib.komisc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра
Уральского отделения РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая,
24.

Автореферат разослан «__» _____ 2016 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Алевтина Григорьевна Кудяшева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Во второй половине XX века, в связи с окончательным становлением гидробиологии как самостоятельной науки, интерес исследователей к изучению биологии водных и прибрежно-водных растений заметно возрос (Папченков, 2000, 2008–2010; Савиных, 2009). Появился ряд обобщающих работ, раскрывающих широкий круг вопросов, связанных с изучением морфологии, модульной и структурно-функциональной организации, онтоморфогенеза, вегетативного и генеративного размножения, ритма сезонного развития и экологии растений вод (Лапиров, 1988; Лебедева, 2006; Лелекова, 2006; Петухова, 2008; Вишницкая, 2009; Мальцева, 2009; Ефремов, 2010; Мовергоз, 2012; Шабалкина, 2013). Несмотря на это, число видов водных и прибрежно-водных растений, у которых подробно изучена биология (*sensu lato*) крайне мало. Последнее в полной мере относится к экологической группе низкотравных гелофитов (термин, Папченков, 1985; 2001), играющих значительную роль в структуре растительного покрова водных экосистем. Среди них важное место принадлежит представителям рода *Sparganium* L., которые благодаря своему древнему происхождению (Дорофеев, 1979; Дурников, 2014 и др.) приобрели большой запас преадаптационных возможностей, направленных как в сторону гидрофилии, так и ксерофилии. Это позволило им освоить широкий спектр экологических условий и распространиться в субарктических, умеренных и субтропических зонах северного и южного (Австралия и Новая Зеландия) полушария (Леонова, 1982). Принадлежность ежеголовников к наиболее эволюционно продвинутой группе малолетних растений позволяет предполагать наличие у них большого и разнообразного арсенала стратегических потенций в рамках R-стратегии.

Между тем, неясность таксономического статуса отдельных видов и наличие естественной гибридизации по-прежнему создают проблемы с идентификацией видов (Cook, Nicholls, 1986, 1987; Sulman, 2012 и др.). В литературных источниках присутствуют, в основном, лишь сведения общего характера, необходимые для идентификации видов при включении их в состав «Определителей» и «Флор». Наиболее изученным считается лишь один представитель — *S. emersum* (Бойко, Алексеев, 1990; Семакина, Савиных, 2005а, б; Лелекова, 2006). Однако, многие моменты биологии этого и других видов *Sparganium*, такие как модульная и структурно-функциональная организация побеговых систем, онтогенез и онтоморфогенез, ритм сезонного развития, аллокация биомассы и репродуктивное усилие видов рода *Sparganium* в литературе, практически, не освещены. Данные по экологии, фитоценологии и экологическим стратегиям видов сильно разрознены и противоречивы.

Всё указанное выше определяет актуальность темы работы и является основанием для выбора в качестве **объектов исследования** представителей рода *Sparganium* L.: *Sparganium emersum* Rehm. — ежеголовник всплывший (подрод *Xanthosparganium* — по: Юзепчук, 1934), *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. — ежеголовник мелкоплодный и *Sparganium erectum* L. — ежеголовник прямой (подрод *Melanosparganium* — по: Юзепчук, 1934).

Цель работы — изучение биологии (*sensu lato*) *S. emersum*, *S. microcarpum* и *S. erectum* для выявления механизмов их адаптаций к условиям обитания.

Реализация поставленной цели потребовала выполнения следующих задач.

1. Изучить структурно-биологические особенности вегетативных и генеративных органов модельных видов, описать их побеговые системы с позиции модульной организации и структурно-функциональной зональности.

2. Исследовать онтоморфогенез модельных видов *Sparganium*, выявить поливариантность развития в различных экологических условиях.

3. Описать ритм сезонного развития различных типов побегов модельных видов *Sparganium* в условиях Верхнего Поволжья (на примере водоемов Ярославской области).

4. Изучить особенности прорастания плодов, выявить влияние ряда тяжелых металлов (сульфатов и хлоридов меди и никеля) на прорастание плодов и развитие проростков модельных видов.

5. Выявить сезонную динамику биомассы надземных органов и аллокации биомассы у модельных видов *Sparganium* в естественных популяциях, определить репродуктивное усилие монокарпических побегов.

6. Охарактеризовать эколого-ценотическую роль модельных видов *Sparganium*.

Научная новизна. Впервые на основе современных представлений о морфологической целостности особей, модульной и структурно-функциональной дифференциации их побеговой сферы, особенностей цветорасположения охарактеризованы биоморфы трёх модельных видов ежеголовников. Получены новые данные по онтогенезу и онтоморфогенезу модельных видов, описано строение и функционирование их вегетативных диаспор и побеговых систем. Впервые подробно описан ритм сезонного развития, дана оценка семенной продуктивности и репродуктивного усилия модельных видов в естественных местообитаниях. Показана сезонная динамика и дана оценка накопления наземной биомассы, выявлен её вклад в вегетативную и генеративную сферу растений. Установлено влияние ряда тяжелых металлов (сульфатов и хлоридов меди и никеля) на начальные этапы онтогенеза *S. emersum*. Охарактеризована роль модельных видов *Sparganium* в составе водных и прибрежно-водных фитоценозов.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты расширяют представления о разнообразии структурно-биологических особенностей и модульной организации, об особенностях роста и формирования побеговых систем, о поливариантности онтогенеза и особенностях ритма сезонного развития симподиально нарастающих длиннокорневищно-клубневых гелофитов, к которым относятся изучаемые виды рода *Sparganium*; позволяют сравнить их с другими прибрежно-водными растениями, имеющими такую же или иную биоморфу. Познание этих вопросов является вкладом в теоретические разделы ботаники: учение о жизненных формах, модульной организации и поливариантности развития растительных организмов.

Данные по биологии модельных видов могут быть использованы при составлении определителей и флористических сводок, «Биологических флор», «Онтогенетических атласов»; в «Определителях» и «Флорах» — для уточнения таксономии и диагностической значимости ряда морфологических признаков; при проведении лекционных занятий, а так же летних полевых практик и экскурсий со школьниками и студентами биологических факультетов, в курсе биоморфологии и экологии водных и прибрежно-водных растений.

Материалы по экологии, фитоценологии, и сезонной динамике надземной биомассы представителей рода *Sparganium* необходимы для понимания сукцессионных процессов, происходящих в водоёмах и водотоках, применимы для мониторинга их зарастания.

Данные, касающиеся токсического действия тяжелых металлов на прорастание плодов и развитие проростков *S. emersum*, могут быть использованы для применения некоторых видов ежеголовников как биоиндикаторов загрязнения вод.

Содержащиеся в работе сведения найдут применение в разработке стратегии и программ охраны отдельных видов водных и прибрежно-водных растений.

Положения, выносимые на защиту.

1. Морфологическая пластичность и монокарпичность побегов, сочетание симподиального и итеративного ветвления, поливариантность путей онтогенеза и темпов развития, полная нормальная специализированная морфологическая дезинтеграция, а так же согласованность сезонной ритмики с местными климатическими условиями — основные адаптационные механизмы, обусловившие существование различных видов *Sparganium* и формирование у них единой биоморфы — малолетник вегетативного происхождения.

2. Для представителей рода *Sparganium* свойственно сочетание неполного и частного онтогенезов. Модальный путь онтогенеза в природных условиях соответствует Д-типу.

3. Показатели репродуктивного усилия у одних и тех же экологических форм *Sparganium* соизмеримы между собой и не зависят от габитуальных особенностей конкретного вида.

4. Экологическая толерантность, присущая некоторым представителям *Sparganium* обладающих обширными ареалами, охватывающими разнообразные природно-климатические зоны — результат формирования широких адаптационных возможностей рода к вариациям климата и экологическим особенностям местообитаний.

Апробация работы. Результаты диссертационных исследований представлены на десяти научных собраниях: на областной научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых ВУЗов Ярославской области «Ярославский край. Наше общество в третьем тысячелетии» (Ярославль, 2010); I(VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010» (Борок, 2010); XIV Международной школе-конференции молодых учёных «Биология внутренних вод» (Борок, 2010); на студенческой научной конференции ЯГПУ им. К. Д. Ушинского «День науки» (Ярославль, 2011); конференции посвященной 95-ю кафедры ботаники Тверского государственного университета «Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения» (Тверь, 2012); II Всероссийской (XVII) молодежной научной конференции «Молодежь и наука на севере» (Сыктывкар, 2013); XV Школе-конференции молодых ученых «Биология внутренних вод» (Борок, 2013); Всероссийской научно-практической конференции «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях» (Киров, 2014); IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-ю со дня рождения И. Г. Серебрякова) (Москва, 2014); II Всероссийской с международным участием школе-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология и охрана» (Борок, 2014); VIII Всероссийской конференции с международным участием по водным макрофитам «Гидрботаника 2015» (Борок, 2015).

Личный вклад соискателя. Все виды работ по теме диссертации от сбора материала до обработки и анализа результатов осуществлены лично автором или при его непосредственном участии. Доля личного участия в публикациях, выполненных в соавторстве, пропорциональна числу соавторов.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 печатных работ, в том числе 7 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ для защиты кандидатских диссертаций.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 307 страницах машинописного текста (включая приложения), содержит 73 рисунка, 42 таблицы. Список литературы включает 498 источников, в том числе 138 иностранных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР РОДА *SPARGANIUM* L. И ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

1.1. Общая характеристика рода *Sparganium* L. На основании имеющихся отечественных и зарубежных работ, рассмотрены вопросы систематики (Cook, Nicholls, 1986, 1987; Graebner, 1900; Rothert, 1910; Müller-Doblies et al., 2013; Sulman et al., 2013 и др.), хромосомных чисел (Алексеев, 1979; Пробатова, Соколовская, 1984; Cook, 1961; Cook, Nicholls, 1986 и др.), географии (Перлова, 1930; Леонова, 1982; Тахтаджян, 1987; Cook, 1961 и др.), экологии, морфологии (Юзепчук, 1934; Алексеев, 1979; Леонова, 1982; Casper, Krausch, 1980; Cook, Nicholls, 1986, 1987 и др.) и анатомии (Перлова, 1930; Зубкова, Шабес, 1983, 1986; Kaul, 1972, 1973), ритма сезонного развития, особенностей распространения вегетативных и генеративных диаспор, фитоценотического статуса (Краснова, Кузьмичёв, 2013; Naden et al., 2006; Asaeda et al., 2010, 2014; Liffen et al., 2013 и др.), практического значения (Дубына и др., 1993; Адамчик, 2004; Шабанова и др., 2012; Hejny, 1960; Leif, Oelke, 1990) и консортивных связей (Бойко, Алексеев, 1990; Гаевская, 1996; Cook, 1962; Cook, Nicholls, 1986 и др.) представителей рода *Sparganium* L. Приведены известные данные о химическом составе растений (Дубына и др., 1993; Shirota et al., 1997; Hua et al., 2007; Xiong et al., 2008, 2009; Lee et al., 2010; Li et al., 2010 и др.), а также краткий обзор работ физиологического и токсикологического плана (Pedersen et al., 1997; Colmer, Pedersen, 2008; Sun et al., 2011; Zhang, Wei, 2014 и др.).

1.2. Таксономия, география, экология и практическое значение модельных видов рода *Sparganium* L. По единому плану на основе литературных данных приведена подробная разносторонняя информация (номенклатура, современное систематическое положение, числа хромосом, ареал и географическое распространение, консортивные связи, практическое значение, данные о химическом и элементном составе), показывающая степень изученности *S. emersum*, *S. erectum* и *S. microcarpum* на современном этапе.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ. ТЕРМИНОЛОГИЯ И ПОДХОДЫ К ХАРАКТЕРИСТИКЕ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ.

2.1. Материал и методы исследования.

2.1.1. Материал. В основу диссертационной работы легли собственные полевые исследования, проводившиеся систематически (два раза в месяц) с 2009 по 2015 гг. на водоёмах и водотоках Ярославской области (реки Корожечна, Маткома, Сунога, Сутка, Ильдь, Урдома, Колокша и Великая). Периодические сборы и наблюдения выполнялись на водных объектах Вологодской, Тверской, Московской, Калужской, Нижегородской и Кировской областей, республики Удмуртия.

2.1.2. Методы. В работе применены сравнительно-морфологический (Серебряков, 1947, 1948, 1949, 1952, 1964; Серебрякова, 1977, 1981, 1987; Кузнецова, 1985, 1991, 1992; Мусина, 1976, 1977; Серебрякова, Петухова, 1978; Серебрякова, Павлова, 1986; Борисова, Попова, 1990; Савиных, 1999, 2008, 2009; Савиных, Мальцева, 2008; Troll, 1964), онтогенетический (Работнов, 1950, 1960, 1980; Уранов, 1960, 1967, 1975; Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1983, 1990, 1995, 2001; Смирнова и др., 1976, 2002; Воронцова, Заугольнова, 1978; Поливариантность..., 2006; Современные подходы..., 2008) и ритмологический (Серебряков, 1947, 1954; Бейдеман, 1974; Борисова, 1972) подходы. Основная часть экологических, фитоценологических и продукционных исследований выполнена в рамках традиционных гидробиологических методик (Сукачёв, 1928; Лепилова, 1934; Шенников, 1941, 1964; Катанская, 1956, 1981; Белавская, 1975, 1977, 1979; Папченков, 1979, 1985, 2001, 2003 и др.).

Основные биоморфологические исследования проводили в камеральных условиях на живом, либо фиксированном материале. Всего проанализировано около 1000 растений, находящихся в разных возрастных состояниях. У каждой особи учитывали число, длину и диаметр побегов, а так же число их слагающих метамеров; длину, ширину и габитуальные особенности листьев; ёмкость терминальных и пазушных почек; число, длину и характер ветвления корневищ и придаточных корней. В генеративной сфере измеряли длину и диаметр метамеров главной оси соцветия, определяли ёмкость пазушных почек, вели подсчёт числа пестичных и тычиночных соцветий, определяли характер их локализации на оси соцветия. У плодоносящих побегов отмечали общее число соплодий, измеряли их диаметр, вели подсчёт числа крупных и мелких плодов, а также их общего числа в соплодии. У плодов измеряли общую длину (со столбиком) и диаметр, длину плода ниже и выше перемычки, а также длину столбика и ножки. Для измерения морфометрических показателей использовали линейку (ГОСТ 427–75), бинокулярные микроскопы БМС–10 и МСП–1, снабженные окулярмикрометром. Элементы вегетативной и генеративной сферы растений зарисовывали и фотографировали, побеговые системы изображали в виде схем.

Изучение начальных этапов онтогенеза генеты и раметы (на базе клубневидных структур) проводили в чашках Петри и аквариумной культуре, дальнейшие наблюдения вели в условиях, приближенных к природным — в прудах ЭПБ «Сунога» и в естественных популяциях растений.

Проращивание плодов *Sparganium*, собранных на территории Ярославской, Нижегородской, Астраханской областей, проводили в люминестате, при освещенности 1868 ± 126 лк (фотопериод 16/8) и температуре от $18,2 \pm 0,9^\circ\text{C}$ (ночью) до $28,7 \pm 2,9^\circ\text{C}$ (днем), в чашках Петри в трёх-пятикратной повторности (по 50 плодов в каждой). В экспериментах использованы как интактные плоды, так и подвергшиеся различной предпосевной обработке: скарификации (обработка наждачной бумагой, кратковременное воздействие $\text{HCl}_{\text{конц.}}$ и $\text{NaOH}_{\text{конц.}}$) и стратификации (в холодильнике, при температуре $3 \pm 2^\circ\text{C}$) — от 2 мес. до 1,5 лет и более, во влажном и сухом виде. Для характеристики процесса прорастания использовали следующие показатели: лаг-время (L); конечное прорастание (G_{fin} или G); период прорастания (P); энергия прорастания (E); максимальная скорость прорастания (G_{max}) (Кулешов, 1963; Попцов и др., 1981; Николаева и др., 1999; Shipley, Parent, 1991).

Влияние сульфатов и хлоридов меди и никеля на прорастание и начальные этапы развития проростков *S. emersum* исследовали в соответствии с рекомендациями специалистов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Проведены две серии

экспериментов. В первой серии — плоды ежеголовника всплывшего, а затем и его проростки изначально находились в растворах тяжёлых металлов (ТМ, концентрации 1, 10, 25, 100, 250, 500 и 750 мг/л). Во второй — влиянию токсикантов (концентрации 1, 25 и 50 мг/л) подвергались только проростки, изначально развивавшиеся из плодов, не испытывающих действие тяжёлых металлов. Повторность всех опытов трёхкратная, продолжительность 15 суток. Все условия проращивания, а также определение основных показателей прорастания сохранены прежними. В конце экспериментов у проростков измеряли длину гипокотиля, главного и придаточных корней, листьев, а также длину и диаметр базального участка, ёмкость верхушечной почки. При этом отмечали изменения эпиморфологических признаков различных органов проростков под влиянием ТМ.

Изучение сезонной динамики биомассы надземных органов выполняли методом укусов (Папченков, 1979, 2001) 1–2 раза в месяц в двукратной повторности, общее число укусов — более 40. Оценка аллокации биомассы и репродуктивного усилия проводилась в соответствии с методикой, описанной М. В. Марковым (2012). В отличие от классической методики, по которой аллокационные спектры строятся на основе воздушно-сухой биомассы вегетативных и генеративных органов растений, нами использовались данные полученные при анализе сырой биомассы. Применимость такого подхода подтверждена А. М. Черновой (2015), показавшей, что соотношения биомассы между различными органами растения в сыром и воздушно-сухом состояниях, существенным образом, не различаются. Дополнительно нами рассчитан ряд интегральных морфологических индексов: корневой, листовой, стеблевой и индекс генеративных органов (по: Пьянков, Иванов, 2000).

При исследовании синтаксономического состава растительных группировок с участием модельных видов *Sparganium*, использовали доминантно-детерминантный подход (Папченков, 2001). Всего выполнено около 270 полных геоботанических описаний. Собран гербарий ежеголовников в объёме более 250 образцов, из них — около 200 переданы в фонды гербария IBIW.

2.1.3. Статистическая обработка данных. Все количественные данные статистически обработаны и представлены в виде средних значений и отклонений от средних. Анализ полученных результатов проводили с применением t-критерия Стьюдента, при $p \geq 0,05$. Полученные результаты приведены в графиках и таблицах.

2.2. Терминология и методологические подходы к характеристике модельных видов. В работе обсуждается терминология, используемая в практике научных исследований по биологии и биоморфологии растений. Все термины и понятия рассматриваются на базе детализации структуры трех категорий модулей: элементарного, универсального и основного (Савиных, 2000, 2002, 2007, 2008). Это позволяет не только объединить их в группы в рамках различных разделов (морфология, жизненные формы, онтогенез, специфика роста и др.), но и придать им логическую завершенность. В случае различного толкования того или иного термина (см. например, дефиниции, используемые для характеристики морфологии проростков), следует обсуждение, отражающее различные точки зрения.

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основной материал собран на водоемах и водотоках Ярославской области, расположенной в центре Восточно-Европейской равнины на Среднерусской возвышенности. Рельеф региона представляет собой равнину аккумулятивного типа с небольшими колебаниями абсолютных высот от 100 до 225 м (Баранов и др., 1993;

Горохова, Маракаев, 2009). Климат умеренно-континентальный, с умеренно-теплым летом (средняя температура июля +17,9°C), и умеренно-холодной зимой (средняя температура января -7,1...-11°C) (Экологический..., 2015). Основные типы почв региона — дерново-подзолистые и болотные (Горохова, Маракаев, 2009). Ботанико-географически территория региона исследования входит в состав Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таёжной провинции Евразийской таёжной (хвойно-лесной) области (Растительность..., 1980). Речная сеть относится к Восточно-Европейскому гидрологическому типу, Верхневолжскому подтипу. Средний коэффициент густоты речной сети — 0,36 (65% от средней по стране) (Рохмистров, 1989). Тип питания рек — смешанный. По минерализации реки Ярославской области относятся к категории средней и повышенной минерализации вод, по общей жёсткости — к жёстким водам (Рохмистров, Разгулин, 1974). Далее в работе особое внимание уделено гидрологическому режиму и характеристике водоёмов и водотоков, где проводились исследования, и экологические особенности которых полностью соответствуют основным параметрам произрастания модельных видов *Sparganium* на территории исследуемого региона.

ГЛАВА 4. БИОМОРФОЛОГИЯ, МОДУЛЬНАЯ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SPARGANIUM* L.

Данная глава включает в себя два раздела, в которых подробно описана биоморфология вегетативной и генеративной сферы, модульная и структурно-функциональная организация побеговой сферы, представлены данные по семенной продуктивности модельных видов — представителей подродов *Xanthosparganium* (раздел 4.1.) и *Melanosparganium* (раздел 4.2.).

Показано, что симподиально нарастающая побеговая система *S. emersum*, образована разновозрастными побегами («побеги закрепления» — по: Гатцук, 1974) — двух- и трёхлетними монокарпическими среднерозеточными анизотропными вегетативно-генеративными побегами, двухлетними вегетативными розеточными побегами и (или) однолетними розеточными вегетативными побегами (Лапиров, Беляков, 2010, 2012), соединёнными между собой системой гипогеегенных корневищ (рис. 1). Симподиально нарастающая побеговая система *S. erectum* и *S. microcarpum* представлена дициклическими монокарпическими анизотропными среднерозеточными, ди- и моноциклическими вегетативными розеточными побегами (Лапиров, Беляков, 2011, 2013; Беляков, 2015), так же как и в предыдущем случае соединёнными между собой системой гипогеегенных корневищ (рис. 2).

Основной структурной единицей побеговой системы *S. emersum* является трициклический монокарпический среднерозеточный побег, в то время как у *S. erectum* и *S. microcarpum* — дициклический монокарпический среднерозеточный побег (развившийся в нынешнем году из терминальной почки клубневидной структуры). На их основе, в течение одного вегетационного сезона формируется система побегов закрепления, ветвящаяся до n+4 порядка. Такой способ ветвления был назван итеративным (Troll, 1964 — цит. по: Серебрякова, 1971).

Отметим, что наличие ди- и трициклических монокарпических вегетативно-генеративных побегов характерно для ежеголовника всплывшего и ряда других видов подрода *Xanthosparganium* (например, *S. natans*), в то время как представители подрода *Melanosparganium* отличаются наличием только дициклических монокарпических побегов. Трициклический монокарпический побег *S. emersum*

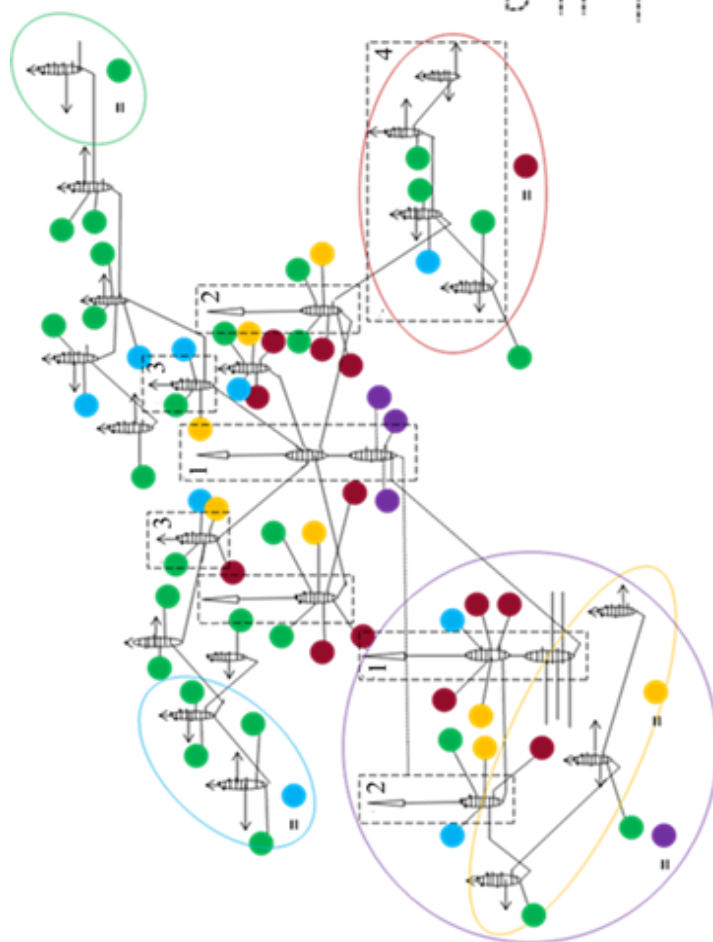


Рис. 1. Схема симподиально нарастающей побеговой системы *S. elegans*. 1 — трициклический анизотропный среднерозеточный монокарпический побег; 2 — трициклический анизотропный монокарпический полурозеточный побег; 3 — трициклический анизотропный монокарпический розеточный побег; 4 — комплекс, представленный моноциклическими розеточными вегетативными побегами. Эллипсами выполнены различными типами линий указаны группировки побегов, а кругами соответствующего цвета и фактуры — места их локализации

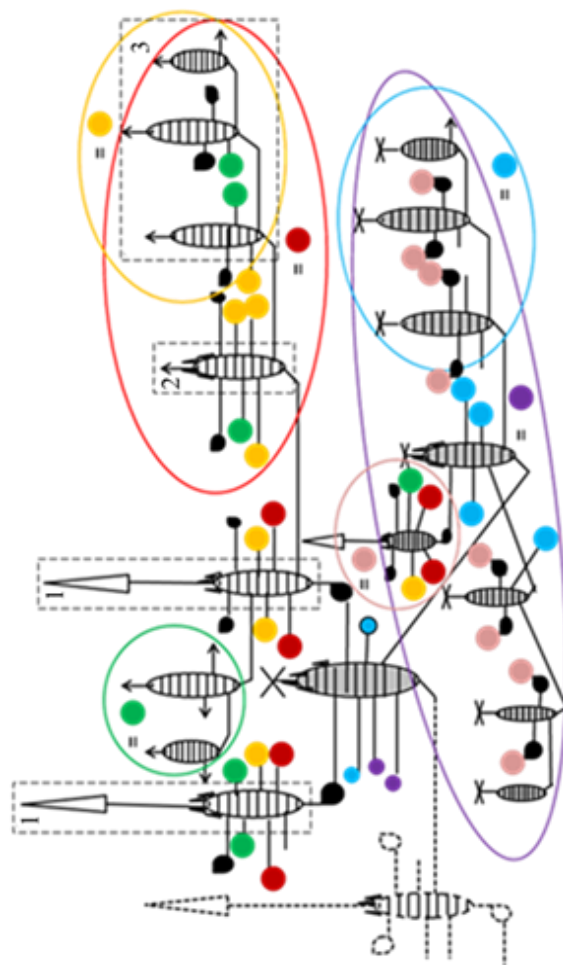


Рис. 2. Схема симподиально нарастающей побеговой системы *S. elegans* и *S. microcarpum*. 1 — ациклический анизотропный среднерозеточный монокарпический побег; 2 — ациклический анизотропный розеточный побег; 3 — моноциклический анизотропный розеточный побег; фигурами серого цвета показаны прошлогодние розеточные участки побегов

отличается от дициклического, наличием двух (а не одного) сильно разросшихся в диаметре участков главного побега, разделённых между собой участком меньшего диаметра — своеобразных побегов ритма (Грудзинская, 1960). Отметим что пазушные почки, располагающиеся в узлах розеточных участков монокарпических побегов *S. erectum* и *S. microcarpum*, различаются не только ритмологически (как у *S. emersum*), но и морфологически.

Вся геофильная система побегов всех исследованных видов (монокарпические и разновозрастные розеточные побеги, связывающие их коммуникационные корневища и клубневидные структуры) располагаются в грунте на глубине до 5–10 см.

Корневая система у *Sparganium* представлена стеблеродными придаточными корнями, формирующимися при основании розеточных участков побегов.

Для исследованных видов ежеголовников характерны четыре типа листьев: низовые (катафиллы), переходного типа, срединные (воздушные и полупогруженные — морфологически сходные и лентовидные погруженные) и верховые (брактей). Наличие плёнчатого влагалища значительных размеров сближает листья переходного типа и низовой формации. Между тем, переходные листья отличаются от листьев срединной формации лишь рудиментарной тупо заостренной листовой пластинкой. Тот или иной характер листьев срединной формации зависит от экологической формы растения. Так *S. emersum* на территории Верхнего Поволжья образует три экологические формы — наземную (несёт только воздушные листья), полупогруженную (полупогруженные) и погружённую формы (несёт полностью погруженные листья или частично плавающие на поверхности воды). Ежеголовники прямой и мелкоплодный образуют только наземную и полупогружённую экологические формы.

Соцветие *S. emersum* — фрондозно-фрондулозно-брактеозно-эбрактеозное, в то время как у *S. erectum* и *S. microcarpum* — фрондозно-брактеозно-эбрактеозное. Во всех случаях соцветие организовано по типу кисти, с флоральными единицами — пазушными головчатыми соцветиями из однополых плотно прилегающих друг к другу цветков (Лелекова, 2006; Лапиров, Беяков, 2011, 2013; Беяков, Лапиров, 2014 и др.).

Созревание плотных соплодий (у *S. emersum* до 3–4; у *S. erectum* и *S. microcarpum* до 8 ± 2 и 5 ± 2 на монокарпический побег, соответственно) происходит к концу августа – началу сентября. Тип плода *Sparganium* — сухая верхняя псевдоморфная костянка (Зубкова, Шабес, 1983; Левина, 1987; Беяков, Лапиров, 2015 и др.). *Фактическая семенная продуктивность* (терм. по: Вайнагий, 1974) *S. emersum* на территории Верхнего и Среднего Поволжья, может достигать 1275 ± 425 завязавшихся плодов на один вегетативно-генеративный побег, в то время как у *S. erectum* и *S. microcarpum* — 800 ± 105 и 465 ± 121 , соответственно.

В цикле развития монокарпических вегетативно-генеративных побегов всех исследованных видов нами выделены два периода: **внутрипочечный период** (фаза почки) и **внепочечный период** — фазы которого отличаются у представителей двух подродов. Так у *S. emersum* этот период включает последовательные фазы: *удлинённого геофильного побега* → *вегетативного ассимилирующего побега* → *вегетативно-генеративного побега*. У *S. erectum* и *S. microcarpum* — фаза *удлинённого геофильного побега* заканчивается терминальной клубневидной структурой, из верхушечной почки которой происходит дальнейшее развитие *вегетативного ассимилирующего*, а, затем и *вегетативно-генеративного побега*.

В строении монокарпических побегов *S. emersum* и *S. erectum* с позиции модульной организации (категории модулей — по: Савиных, 2000, 2002, 2008), нами

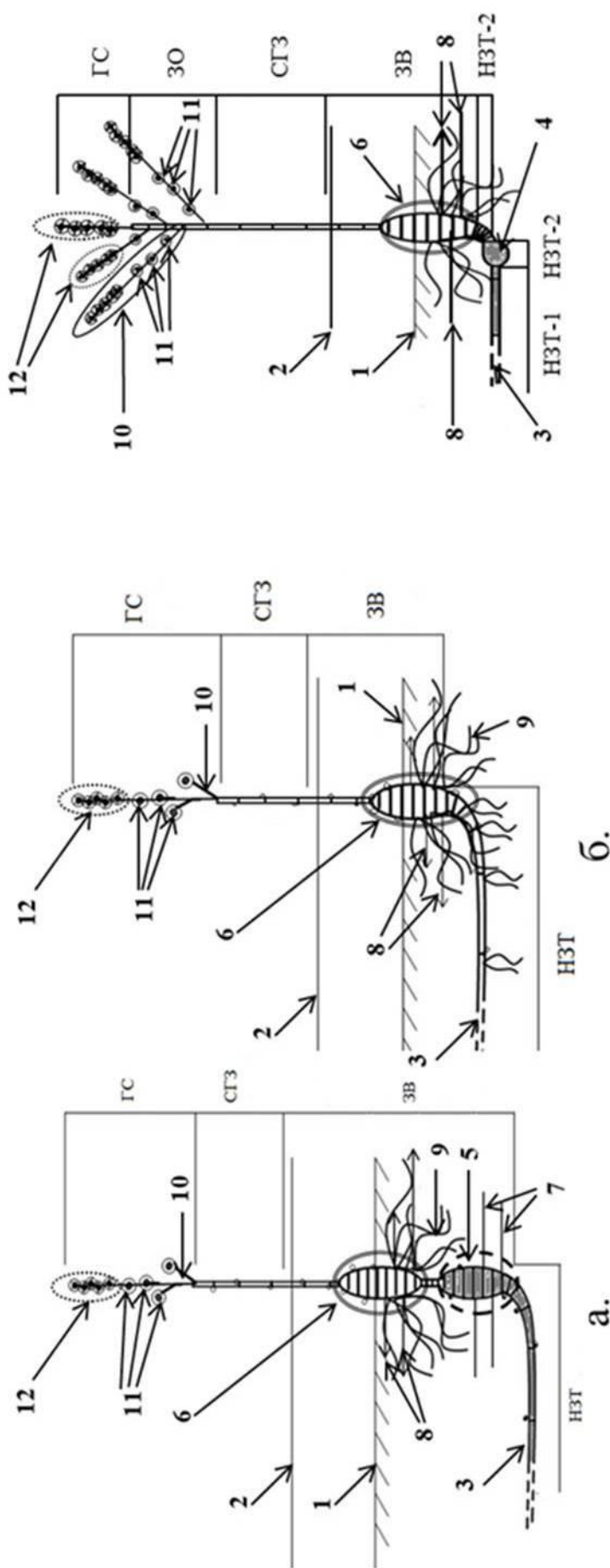


Рис. 3. Структурно-функциональные зоны вегетативно-генеративного побега *S. erectum*: трициклический (а) и дидицический (б) вегетативно-генеративные среднерозеточные побеги

Рис. 4. Структурно-функциональные зоны дидицического вегетативно-генеративного среднерозеточного побега *S. erectum* и *S. microcarpum*

Примечание: 1 — уровень грунта; 2 — уровень воды; 3 — геофильная часть вегетативно-генеративного побега (рис. 3а и 4 — отмирающий участок геофильного побега прошлого года; рис. 3б — геофильная часть побега, сформированная в течение нынешнего вегетационного сезона из пазушной почки розеточной части трициклического вегетативно-генеративного побега); 4 — терминальная клубневидная структура; 5 — розеточный участок побега, развившийся в течение прошлого вегетационного сезона; 6 — розеточный участок побега, сформированный в течение текущего вегетационного сезона; 7 — геофильные побеги прошлого года; 8 — геофильные побеги текущего года; 9 — стеблеродные придаточные корни; 10 — цветоносная ось II порядка; 11 — пестичные головчатые соцветия; 12 — тычиночные головчатые соцветия.

выделено 20 вариантов элементарных модулей (ЭМ), в то время как у *S. microcarpum* — 18. Из них общими для всех видов являются 15 ЭМ. Отметим, что у *S. emersum* наличие трех экологических форм приводит не к увеличению общего числа вариантов ЭМ, а к качественному изменению их отдельных элементов.

В составе **универсального модуля** у *S. emersum* нами выделено четыре типа побегов замещения: 1) *монокарпический трициклический анизотропный среднерозеточный моноподальный побег, несущий терминальное соцветие*; 2) *монокарпический дициклический анизотропный среднерозеточный моноподальный побег, несущий терминальное соцветие*; 3) *вегетативный ассимилирующий дициклический анизотропный розеточный побег*; 4) *вегетативный ассимилирующий моноциклический анизотропный розеточный побег*. Универсальные модули *S. erectum* и *S. microcarpum*, в целом, сходны с таковыми у предыдущего вида. Различия заключаются лишь в том, что у *S. erectum* первый тип УМ нами не обнаружен, а для *S. microcarpum* его наличие крайне редко.

В рамках универсального модуля спектр структурно-функциональных зон ди- и трициклических монокарпических побегов *S. emersum* включает — **нижнюю зону торможения** (НЗТ), **зону возобновления** (ЗВ), **скрыто-генеративную зону** (СГЗ) и **главное соцветие** (ГС) (рис. 3). Кроме них у представителей другого подрода — *S. erectum* и *S. microcarpum* в спектре структурно-функциональных зон дициклических монокарпических побегов нами выделена **зона обогащения** (ЗО), а имеющаяся **НЗТ** четко дифференцирована на три подзоны — НЗТ-1, НЗТ-2 и НЗТ-3 (рис. 4).

Основной модуль у всех исследованных видов *Sparganium* представлен симподиально нарастающей побеговой системой (до 3–5 порядков ветвления), развивающейся на основе трициклического (*S. emersum*), либо дициклического (*S. erectum* и *S. microcarpum*) среднерозеточного вегетативно-генеративного побега. **Модель побегообразования** — симподиальная среднерозеточная.

ГЛАВА 5. ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И ЕГО ОСОБЕННОСТИ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА SPARGANIUM L.

В главе подробно рассмотрен онтогенез и онтоморфогенез модельных видов *Sparganium* на примере представителей двух подродов *Xanthosparganium* (раздел 5.1.) и *Melanosparganium* (раздел 5.2.).

Для исследуемых видов ежеголовников характерно сочетание неполного и частного типов онтогенеза (терм., Жукова, 1995; Жукова, Шестакова, 1997) (рис. 5, 6). Причем, индивидуальное развитие по неполному типу характерно для развития особи из генеративного зачатка (все исследуемые виды) и пазушных клубневидных структур (*S. emersum*). Частный тип онтогенеза характерен для особей, развивающихся из пазушных почек дициклических (*S. emersum*, *S. erectum* и *S. microcarpum*) и трициклических (*S. emersum*) монокарпических побегов, а также из пазушных почек ди- и моноциклических вегетативных розеточных побегов (рис. 5, 6). Отдельные варианты развития особей на базе частного онтогенеза проявляют черты сокращенного онтогенеза, сопровождающегося выпадением виргинильного онтогенетического состояния (рис. 5, 6), что расценивается нами как динамическая поливариантность индивидуального развития. В природных условиях основной путь онтогенеза всех модельных видов осуществляется по Д-типу (терм., Жукова, 1995) — в ряду поколений особей вегетативного происхождения.

Тип биоморфы модельных видов *Sparganium* определяем как *травянистый поликарпик, вегетативно подвижный явнополицентрический длиннокорневищно-*

клубневой малолетник вегетативного происхождения с кистевидной корневой системой и полной нормальной специализированной морфологической дезинтеграцией.

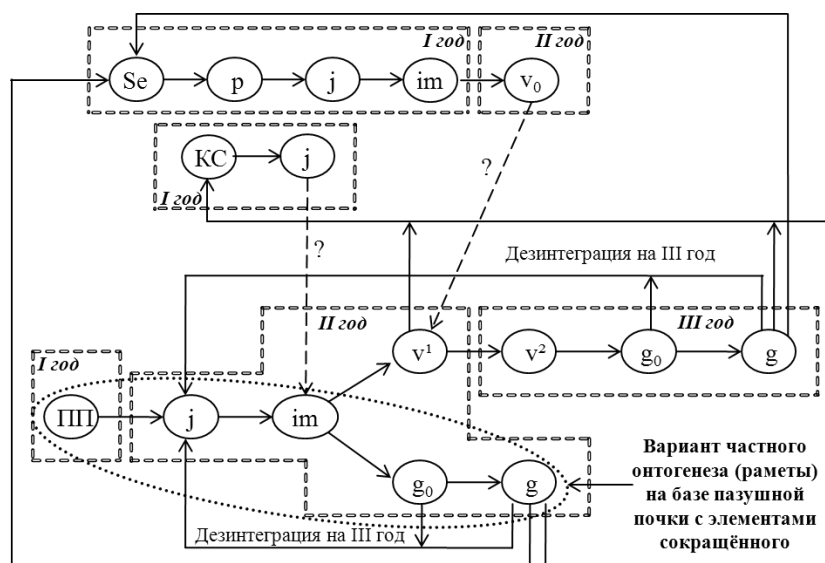


Рис. 5. Поливариантность онтогенеза *S. emersum* (пояснения в тексте). Se — семена; p — проросток; j — ювенильное онтогенетическое состояние; im — имматурное онтогенетическое состояние; v_0 — молодое виргинильное онтогенетическое состояние; v^{1-2} — виргинильное онтогенетическое состояние; g_0 — скрытогенеративное онтогенетическое состояние; g — генеративное онтогенетическое состояние; КС — пазушная клубневидная структура; ПП — пазушная почка; пунктирные линии со знаком вопроса — предполагаемые пути онтогенеза. Остальные пояснения в тексте.

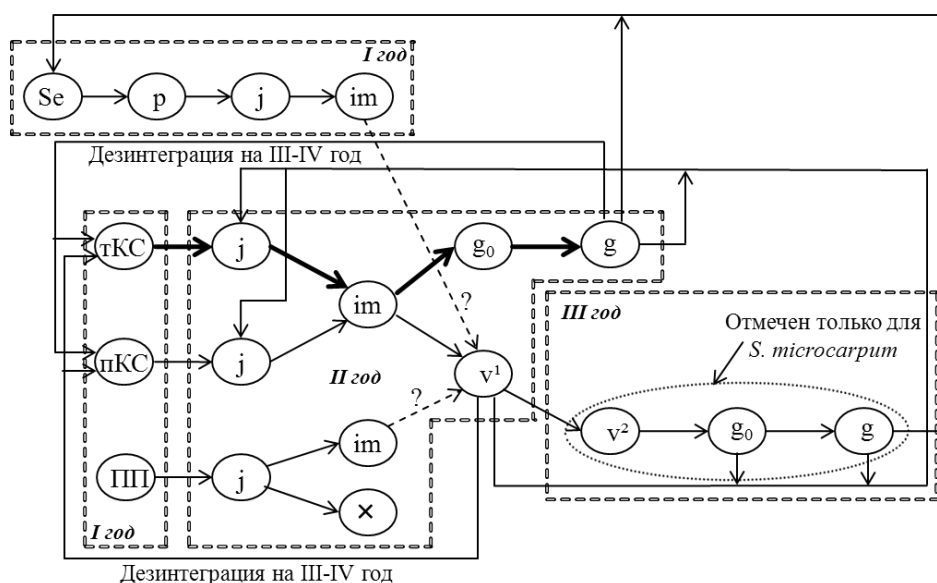


Рис. 6. Поливариантность онтогенеза *S. erectum* и *S. microcarpum* (пояснения в тексте): тКС — терминальная клубневидная структура; пКС — пазушная клубневидная структура; жирными стрелками обозначен основной путь развития побега из тКС; пунктирные стрелки со знаком вопроса — возможный путь онтогенеза. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

Основываясь на данных, полученных нами в рамках исследования онтогенеза *S. emersum*, мы выделяем следующие **фазы морфогенеза**.

I. *Фаза первичного одноосного розеточного побега*. Соответствует онтогенетическому состоянию проростка и ювенильного растения генеративного происхождения, а также ювенильного растения вегетативного происхождения. Характерно отсутствие ветвления, либо могут присутствовать боковые почки («... зачатки разветвленной системы ...», Гатцук, 2008, с. 40).

II. *Фаза системы первичного одноосного розеточного побега*. Соответствует онтогенетическому состоянию имматурных растений генеративного и вегетативного происхождения. Характерно начало ветвления первичного розеточного побега и формирование 1–2 коммуникационных корневищ. Крайне редко развитие последних завершается образованием терминальных КС (у имматурных растений генеративного происхождения). У многолетних трав эта фаза, возможно, соответствует фазе первичного куста.

III. *Фаза системы моноподиальных побегов оси закрепления*. Растение представлено моноподиальным материнским побегом закрепления вместе со всей совокупностью других побегов закрепления, связанных с ним в единую систему посредством геофильных побегов. Соответствует молодому вегетативному растению II года жизни генеративного происхождения, а так же виргинильным и генеративным растениям вегетативного происхождения II и III годов жизни. Характерно итеративное ветвление первичного розеточного побега и формирование симподиальной системы анизотропных моноподиальных побегов закрепления ($n+3$ порядка и более), связанных между собой коммуникационными геофильными корневищами. В этой фазе происходит развитие пазушных КС. У многолетних трав эта фаза, возможно, соответствует фазе куртины.

IV. *Фаза клона*. Растение представлено отдельными системами анизотропных моноподиальных побегов закрепления. Последние потеряли морфологическую и физиологическую связь с материнским побегом и несут пазушные КС. Соответствует генеративному периоду онтогенеза в конце III-го и на IV-м году жизни особей вегетативного происхождения.

Для ежеголовников прямого и мелкоплодного выделенные нами (на основе изучения развития вегетативных и генеративных диаспор) фазы морфогенеза (с первой по четвертую, включительно) в целом, совпадают с вышеописанными. Отличительной чертой является то, что в третьей и четвертой фазах морфогенеза у этих видов происходит формирование как терминальных, так и пазушных КС, которые и являются основными органами возобновления растений.

ГЛАВА 6. РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ РОДА *SPARGANIUM* L.

В ритме сезонного развития изучаемых растений выделено 6 фенофаз (фенофазы по: Бейдеман, 1974): относительного покоя, вегетативная, зацветания (бутонизации), цветения, плодоношения, отмирания. Представлены подробные описания каждой из них, с учетом особенностей, характерных для каждого из видов ежеголовников.

Нами показано, что по характеру ритма сезонного развития в условиях водоемов и водотоков Ярославской области, представители подрода *Xanthosparganium* (**подраздел 6.2.**), в основном, принадлежат к длительновегетирующему, летне-зимнезеленому феноритмотипу с различным периодом цветения — от широкого (от среднелетнего до позднеосеннего, например, *S. emersum* и *S. natans*) до узкого

(среднелетнего, *S. gramineum*). Представители подрода *Melanosparganium* (**подраздел 6.2.**) — летне-зелёные растения с узким (среднелетним) периодом цветения.

ГЛАВА 7. ЭКОЛОГИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ РОДА *SPARGANIUM* L.

В главе рассмотрен ряд вопросов, касающихся особенностей распространения и прорастания генеративных диаспор *S. emersum*, *S. erectum* и *S. microcarpum*. Дана оценка основным экологическим факторам, влияющим на развитие растений. Показана динамика биомассы надземных органов в течение вегетационного сезона. Определены аллокации биомассы вегетативно-генеративных побегов, вычислены показатели репродуктивного усилия, которые необходимы для понимания жизненной стратегии видов. Рассмотрена роль исследованных видов ежеголовников в сообществах водных и прибрежно-водных растений.

7.1. Некоторые особенности распространения плодов модельных видов *Sparganium*. Описаны типы распространения вегетативных и генеративных диаспор представителей рода *Sparganium*. Особое внимание уделено адаптивной гидрохории (по: Левина, 1987) — эволюционной адаптации вида к условиям среды обитания.

Экспериментально установлено, что в стоячей воде плоды исследуемых видов могут плавать более 1,5 лет. Наибольшей плавающей способностью обладают представители подрода *Melanosparganium*, что объясняется большей (по сравнению с представителями подрода *Xanthosparganium*) толщиной стенки костянки и значительным числом воздухоносных полостей в околоплоднике. Различия в плавающей способности *S. erectum* и *S. microcarpum*, по нашему мнению, могут быть связаны с их экологической дифференциацией (в плане характера местообитаний).

Выяснено, что длительный период гидрохорного распространения плодов сильно сказывается на их способности к прорастанию и в меньшей мере на сохранности зародыша в живом состоянии.

7.2. Особенности прорастания плодов *Sparganium*. В рамках раздела рассматриваются особенности прорастания плодов ежеголовников на примере представителей двух подродов *Xanthosparganium* (**подраздел 7.2.1.**) и *Melanosparganium* (**подраздел 7.2.2.**).

Установлено, что свежесобранные плоды (как интактные, так и обработанные $\text{HCl}_{\text{конц.}}$ и $\text{NaOH}_{\text{конц.}}$) модельных видов *Sparganium* не прорастают. На примере наиболее важного показателя прорастания — лабораторной всхожести (G_{fin} или G) нами показано, что на его увеличение положительное влияние оказывает влажная холодная стратификация (*S. emersum* — $97,3 \pm 3,5\%$, *S. microcarpum* — $59,0 \pm 1,0\%$, *S. erectum* — от 3,6 до $19,0 \pm 5,0\%$). Низкие показатели прорастания *S. erectum*, по сравнению со *S. emersum* и *S. microcarpum*, очевидно, связаны с анатомическими особенностями плодов. Процесс прорастания плодов ежеголовников при различных сроках влажной холодной стратификации, соответствует «прерывистому» типу (Salisbury, 1961 — цит. по Робертс, 1978).

7.3. Сульфаты и хлориды тяжёлых металлов — как экологический фактор, влияющий на прорастание плодов и развитие проростков *Sparganium*. На примере *S. emersum*, имеющего наиболее высокую лабораторную всхожесть, показано влияние тяжелых металлов (на примере сульфатов и хлоридов меди и никеля) на наиболее уязвимые для растения начальные этапы онтогенеза (прорастание плодов и начальные этапы развитие проростков). Выявлено, что медь, по сравнению с никелем, является более токсичным элементом для прорастания плодов этого вида. Нами установлено, что для прорастания плодов *S. emersum* предел токсичности сульфата и хлорида меди — $100 \text{ мг Cu}^{2+}/\text{л}$; сульфата и хлорида никеля — $250 \text{ мг Ni}^{2+}/\text{л}$ и 500 мг

Ni^{2+} /л, соответственно.

Показано, что степень устойчивости проростков *S. emersum* к действию ионов никеля значительно выше по сравнению с ионами меди. Выяснено, что сульфаты меди и никеля более токсичны, чем хлориды. В растворах с низкой концентрацией ионов меди и никеля проростки *S. emersum* способны к формированию защитно-приспособительных механизмов в ответ на токсическое действие ТМ. Подтверждён тезис о том, что наиболее сильно токсический эффект проявляется там, где изначально прорастание плодов и начальный рост проростков осуществлялись в условиях отсутствия ТМ в среде (Лапиров, Микрякова, 2006).

7.4. Экология и оценка экотопических условий местообитания модельных видов *Sparganium*. Исследован ряд основных экологических факторов, влияющих на условия произрастания модельных видов растений — тип грунта, глубина и pH воды, скорость течения (**подраздел 7.4.1.**). Установлено, что *S. emersum* и *S. microcarpum* часто встречаются на песчаных с наилком грунтах, хотя могут расти на песчаных, глинистых и каменистых. *S. erectum* произрастает в местообитаниях характеризующихся наличием грубодетритных растительных илов. *S. microcarpum*, предпочитая прохладные, часто проточные воды, встречается в литоральной зоне малых и средних рек; *S. erectum*, напротив, предпочитает тёплые и малопроточные воды, отмечен лишь в литоральной зоне озёр и водохранилищ. *S. emersum*, обладающий большей экологической пластичностью, встречается во всех типах водных объектах.

На базе отечественных (Цыганов, 1983) и зарубежных (Ellenberg, 1974, 1979; Landolt, 1977) амплитудных экологических шкал проведен подробный анализ исследованных видов ежеголовников с точки зрения их экологических позиций по шкалам конкретных факторов (**подраздел 7.4.2.**). На основании этого *S. emersum* мы относим к мезобионтной группе видов, а *S. erectum* и *S. microcarpum* — к гемизврибионтной. Все модельные виды *Sparganium* характеризуем как мезотрофы, гелиофиты, олиготермы. В конкретных экологических условиях, в зависимости от скорости водотока (Thienemann, 1912; Sculthorpe, 1967), ежеголовник всплывший может быть либо реобионтом (скорость течения от 0,2 до 0,7 м/с), либо реоксеном (скорость течения не более 0,2 м/с). К группе реобионтов относим *S. microcarpum*, а к группе реоксенов — *S. erectum*.

7.5. Биомасса и репродуктивное усилие модельных видов *Sparganium* на территории Верхнего Поволжья. В рамках данного раздела показана динамика надземной биомассы модельных видов ежеголовников и её характеристики в различных зонах водоёмов и водотоков (**подраздел 7.5.1.**). Исследована сезонная динамика аллокаций биомассы *S. emersum*, *S. erectum* и *S. microcarpum*, определена величина репродуктивного усилия, вычислены изменения корневого, стеблевого, листового индексов и индекса генеративных органов (**подраздел 7.5.2.**).

Установлено, что пик накопления исследуемыми видами *Sparganium* надземной биомассы на территории Ярославской области приходится на конец июля — середину августа. В зоне свободного течения рек биомасса надземных органов *S. emersum* в 2,5–3(3,5) раза меньше биомассы в устьевых областях притоков, в то время как у *S. microcarpum* — наоборот, надземная биомасса в устьевых областях почти в 2 раза меньше таковой в зоне свободного течения рек. Биомасса надземных органов *S. erectum*, в устьевых областях рек и заливах Рыбинского водохранилища существенно не различается. Между тем, размеры растений, число соплодий и их масса позволяют *S. erectum* занимать лидирующие позиции по величине общей надземной биомассы на территории Верхнего Поволжья.

Наиболее важным звеном в исследовании аллокаций биомассы растений выступает репродуктивное усилие (*reproductive effort* — *RE*). Установлено, что значения *RE* у полупогружённых форм *Sparganium* близки между собой (*S. emersum* — $64 \pm 7\%$, *S. natans* — $69 \pm 10\%$, *S. erectum* — $66 \pm 3\%$ и *S. microcarpum* — $61 \pm 4\%$). Рост данного показателя у погружённой формы *S. emersum* ($85 \pm 2\%$), обусловлен увеличением длины главной оси соцветия, что необходимо для выноса репродуктивной сферы растения над поверхностью воды.

7.6. Место и роль модельных видов *Sparganium* в структуре фитоценозов. В соответствии с доминантно-детерминантным подходом (Папченков, 2001), на территории Верхнего Поволжья нами выявлен ряд синтаксонов с участием исследуемых видов *Sparganium*, приведена их краткая характеристика и экологический анализ.

Ценокомплексы исследованных видов *Sparganium* представлены **18 ассоциациями, 9 формациями, тремя группами формаций и двумя классами формаций**. Показано, что изученные виды *Sparganium*, нередко присутствуя в растительных сообществах в качестве доминантов, содоминантов или сопутствующих видов, не принимают существенного участия в процессах зарастания. Несмотря на это, они являются неотъемлемой частью растительного покрова водно-болотных экосистем Верхнего Поволжья. В Среднем и Нижнем Поволжье роль некоторых видов *Sparganium* (например, *S. erectum* и *S. neglectum*) в составе растительного покрова заметно возрастает за счёт их габитуальных особенностей и наиболее благоприятных климатических условий.

ГЛАВА 8. ЗАКЛЮЧЕНИЕ: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ И ТЕНДЕНЦИИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА SPARGANIUM L.

На основе биоморфологического анализа подчёркнуто наличие значительной внутри- и межвидовой морфологической и онтогенетической поливариантности у различных представителей рода *Sparganium*. По нашему мнению, основное направление эволюционного развития *Sparganium* — трансформация ритма развития почек и побегов в пределах основного розеткообразующего типа побегов, а также упрощение общей структуры синфлоресценции.

В плане исследования эколого-ценотической роли и жизненной стратегии модельных видов *Sparganium* нами выяснено, что для них характерен смешанный тип эколого-фитоценотической стратегии. В зависимости от условий развития и уровня стрессового воздействия у конкретных видов преобладает либо *R*– (как у *S. emersum*, *S. microcarpum* и *S. erectum*) либо *S*–стратегия (например, *S. natans*).

ВЫВОДЫ

1. Модельные виды *Sparganium* характеризуем как травянистый поликарпик, вегетативно подвижный явнополицентрический длиннокорневищно-клубневой малолетник вегетативного происхождения с кистевидной корневой системой и полной нормальной специализированной морфологической дезинтеграцией. Модульная структура *S. emersum* и *S. erectum* представлена 20 ЭМ, у *S. microcarpum* — 18. Общими для всех видов являются 15 ЭМ. Универсальные модули малочисленны (до 4-х), и, в большинстве случаев, совпадают у всех видов. Основной модуль *S. emersum* формируется на основе трициклического, а у *S. erectum* и *S. microcarpum* — дициклического вегетативно-генеративного монокарпического побега.

2. Основными морфо-биологическими адаптациями представителей рода *Sparganium* являются: 1) итеративное ветвление в течение вегетационного сезона без периода покоя, обеспечивающее формирование сложной побеговой системы на основе пазушных почек силлептических побегов; 2) формирование длинных гипогеогенных корневищ, способствующих расселению и удержанию ранее занятой территории; 3) полная нормальная специализированная морфологическая дезинтеграция, сопровождающаяся потерей индивидом морфологической целостности при наличии у него жизнеспособных автономных потомков; 4) развитие мощной системы придаточных корней, обеспечивающих вертикальное закрепление растений и удержание растительных остатков; 5) высокая морфо-биологическая пластичность, позволяющая эффективно приспосабливаться к разнообразным экологическим условиям мест произрастания за счет формирования целого ряда экологических форм.

3. Для представителей рода *Sparganium* характерно сочетание неполного и частного типов онтогенеза; модальный путь онтогенеза в природных условиях соответствует Д-типу. Ускорение развития дициклических вегетативно-генеративных среднерозеточных побегов (у *S. emersum*) и дициклических вегетативно-генеративных среднерозеточных побегов (у *S. erectum* и *S. microcarpum*) — следствие динамической поливариантности.

4. По характеру ритма сезонного развития представители подрода *Xanthosparganium* — длительновегетирующие, летне-зимнезеленые растения с периодом цветения — от широкого (от среднелетнего до позднеосеннего (*S. emersum*, *S. natans*)) до узкого (среднелетним (*S. gramineum*)). Представители подрода *Melanosparganium* — длительновегетирующие, летне-зелёные растения со среднелетним периодом цветения.

5. После диссеминации плоды *Sparganium* находятся в состоянии комбинированного типа покоя (A_{Φ} –БВ–В₁₋₃) и, поэтому, не прорастают. Наиболее эффективный способ преодоления покоя — влажная холодная стратификация. Наиболее высокий показатель лабораторной всхожести у *S. emersum* ($97,3 \pm 3,5\%$).

6. Для прорастания плодов *S. emersum* сульфаты никеля являются более токсичными, по сравнению с хлоридами. Степень устойчивости проростков этого вида к действию ионов никеля значительно выше по сравнению с ионами меди.

7. Сезонная динамика надземной биомассы всех модельных видов *Sparganium* изменяется по одновершинной кривой. Пик биомассы приходится на конец июля — середину августа и зависит от сроков перехода растений к репродукции. Значения показателя репродуктивного усилия для одних и тех же экологических форм каждого из исследованных видов близки и слабо зависят от их габитуальных особенностей. Наиболее высоким показателем репродуктивного усилия ($85 \pm 2\%$) характеризуется погружённая форма *S. emersum*.

8. В соответствие с экологическими особенностями мест произрастания *S. emersum* — эврибионтный вид, остальные два вида — стенобионты. Ценокомплексы растительности с участием *Sparganium* в бассейне Верхней Волги представлены 18 ассоциациями, 9 формациями, тремя группами формаций и двумя классами формаций: формируют двух- или трёхъярусные сообщества на глубинах до 50–70 см.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях рекомендованных ВАК:

1. Лапиров, А. Г., **Беляков, Е. А.** Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. // Ярославский педагогический вестник. — 2011. — Т. III. — №1. — С. 133–138.
2. **Беляков Е. А.** Анализ встречаемости некоторых видов семейства *Sparganiaceae* на территории Ярославской области / **Е. А. Беляков**, Э. В. Гарин, О. А. Лебедева, А. Г. Лапиров // Ярославский педагогический вестник. — 2013. — Т. III. — № 4. — С. 149–151.
3. **Беляков, Е. А.**, Лапиров, А. Г. Структурные особенности соцветий некоторых видов ежеголовников (*Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *Sparganium erectum* L., *Sparganium emersum* Rehm.) // Вестник Тв.ГУ. — 2014. — № 1. — С. 148–158.
4. **Беляков, Е. А.**, Лапиров, А. Г., Крылова, Е. Г. Влияние сульфата никеля на прорастание плодов и развитие проростков *Sparganium emersum* Rehm. (*Sparganiaceae*) // Токсикологический вестник. — 2014. — № 4. — С. 59–62.
5. **Беляков, Е. А.**, Лапиров, А. Г., Крылова, Е. Г. Влияние сульфата меди на прорастание плодов и развитие проростков *Sparganium emersum* Rehm. (*Sparganiaceae*) // Вода: химия и экология. — 2014. — №8 (74). — С. 104–109.
6. **Беляков, Е. А.**, Лапиров, А. Г. Прорастание плодов некоторых представителей семейства *Sparganiaceae* Rudolphi в лабораторных условиях // Биология внутренних вод. — 2015. — № 1. — С. 38–42.
7. **Беляков, Е. А.**, Лапиров, А. Г. Модульная и структурно-функциональная организация видов рода *Sparganium* L. в различных экологических условиях // Сибирский экологический журнал. — 2015. — № 5. — С. 785–799.

Публикации в прочих изданиях:

8. **Беляков, Е. А.** К морфологии побеговой сферы *Sparganium emersum* Rehm. // Ярославский край. Наше общество в третьем тысячелетии: Сборник тезисов областной научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых ВУЗОВ Ярославской области. — Ярославль, 2009. — С. 6–7.
9. **Беляков, Е. А.**, Лапиров, А. Г. Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium emersum* Rehm. // I(IV) Международная конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010» (пос. Борок, 9–13 октября 2010 г.). — Ярославль, 2010. — С. 181–184.
10. **Беляков, Е. А.**, Лапиров, А. Г. Морфология клубневидных структур *Sparganium emersum* Rehm. (предварительные наблюдения) // Биология внутренних вод: Материалы XVI школы-конференции молодых ученых. — Борок, 2010. — С. 3–8.
11. Лапиров, А. Г., **Беляков, Е. А.** Структурное разнообразие некоторых представителей семейства *Sparganiaceae* Rudolphi // Биоразнообразие: Проблемы изучения и сохранения: материалы Международной научной конференции, посвящённой 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета (г. Тверь, 21–24 ноября 2012 г.). — Тверь, 2012. — С. 195–198.
12. **Беляков, Е. А.** К морфологии генеративной сферы *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. // Материалы докладов II Всероссийской (XVII) молодёжной научной конференции «Молодёжь и наука на севере» (в 2-х томах) Том I. Биологические науки (XX Всероссийская молодёжная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии»). Физиология человека и животных. Медицина и здравоохранение. Фундаментальные науки — медицине (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 22–26 апреля 2013 г.). — Сыктывкар, 2013. — С. 7–8.

13. **Беляков, Е. А.** К вопросу о семенной продуктивности некоторых представителей семейства *Sparganiaceae* Rudolphi // Биология внутренних вод: Материалы XV Школы-конференции молодых учёных (Борок, 19–24 октября 2013 г.). — Кострома, 2013. — С. 105–108.
14. **Беляков, Е. А.** Сезонная динамика надземной фитомассы *Sparganium emersum* Rehm. в условиях малых рек Ярославской области // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Материалы лекций II Всероссийской школы-конференции. Том II. (18–22 ноября 2014 г.). — Ярославль, 2014. — С. 42–44.
15. **Беляков, Е. А.** Структурно-функциональная зональность монокарпических побегов *Sparganium microcarpum* (Neum.) Domin // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества) (28–31 мая 2014 г.). — Киров, 2014. — С. 116–120.
16. **Беляков, Е. А.** Ритм сезонного развития трициклических вегетативно-генеративных побегов *Sparganium emersum* Rehm. на территории Ярославской области // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии и экологии растений, посвящённой памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). — М., 2014. — Т. 1. — С. 82–84.
17. **Беляков, Е. А.** Некоторые аспекты биологии *Sparganium* (*Sparganiaceae*) / ред. А. В. Крылов. Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. — Ярославль, 2015. — С. 96–108.
18. **Беляков, Е. А.,** Лапиров, А. Г. Анализ аллокационных спектров и репродуктивного усилия монокарпических побегов некоторых представителей рода *Sparganium* L. // Горизонты гидробиологии. Труды ИБВВ РАН. 2015. — Вып. 71(74). — С. 41–47.
19. **Беляков, Е. А.** Биоморфология *Sparganium erectum* L. на территории Верхнего Поволжья / Е. А. Беляков // VIII Всероссийская конференция с международным участием по водным макрофитам «Гидробиология 2015» (пос. Борок, 19–25 октября 2015 г.). — Ярославль, 2015. — С. 72–75.