
ВЫСШАЯ ВОДНАЯ
РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

УДК 582.522.3:581.48

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ПЛАВУЧЕСТИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ДИАСПОР НЕКОТОРЫХ ЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ РОДА *Sparganium* L.

© 2019 г. Е. А. Беляков^{a, b, *}, А. Г. Лапиров^{a, **}

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: Eugenybeliakov@yandex.ru

**e-mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 12.03.2019 г.

После доработки 09.04.2019 г.

Принята к публикации 25.05.2019 г.

Изучены фактическая семенная продуктивность и плавательная способность генеративных диаспор различных видов *Sparganium* L. Установлено, что по мере снижения фактической семенной продуктивности виды *Sparganium* формируют следующий ряд: *S. microcarpum* (Neum.) Domin. > *S. emersum* Rehm. > *S. glomeratum* (Laest.) Neum. > *S. gramineum* Georgi. > *S. erectum* L. > *S. hyperboreum* Laest. ex Beurl. > *S. natans* L. Минимальными показателями фактической семенной продуктивности характеризуются представители секции *Minima* Aschers. et. Graebner. — *S. hyperboreum* и *S. natans*, что обусловлено малыми размерами этих видов. Наибольшей плавательной способностью обладают плодики видов подрода *Sparganium* (по сравнению с представителями подрода *Xanthosparganium* Holmb.), имеющие более толстую стенку костянки и большее число воздухоносных полостей в околоплоднике. В отличие от остальных видов плодики *S. gramineum* после отделения от растения погружаются на дно водоема.

Ключевые слова: ежеголовник, монокарпический побег, фактическая и потенциальная семенная продуктивность, гидрохория

DOI: 10.1134/S0320965219060044

ВВЕДЕНИЕ

Семена — важнейшее, а часто и единственное средство размножения и расселения растений (Николаева и др., 1999). При этом, эффект размножения достигается лишь в том случае, если оно приводит к возобновлению вида в ценозе (Левина, 1987). Однако даже самое интенсивное продуцирование семян создает лишь предпосылки для возобновления вида (Левина, 1981, 1987; Middleton et al., 2006; Nathan, Muller-Landau, 2000). Изучение семенной продуктивности и процессов диссеминации (рассеивания семян) различных видов растений на значительные расстояния важно как с теоретической, так и с практической точки зрения (Вайнагий, 1974). Эти сведения полезны не только для понимания адаптационных механизмов приспособления растений к окружающей среде, но и для осознания их

роли в фитоценозе (Вайнагий, 1974; Ходачек, 1970).

Известно, что на основе потенциальной и реальной семенной продуктивности можно судить не только о степени соответствия экологических условий современных местообитаний биологическим требованиям вида, но и о жизненном состоянии популяций. Репродуктивные показатели многих видов связаны не только с генетическим потенциалом конкретного вида (Баранова и др., 2012). Они зависят от многих абиотических и биотических факторов (способа и условий опыления, наличия фитофагов, конкретной климатической зоны и др.) (Вайнагий, 1974; Зубаирова, 2013; Левина, 1981; Schormeyer, 1974). Данные о семенной продуктивности различных видов водных и прибрежно-водных растений в литературе немногочисленны (Беляков и др., 2017; Девятков, 2014; Лапиров и др., 2017; Лебедева, Лапиров, 2013; Чернова, 2013).

С учетом роста антропогенной нагрузки на окружающую среду (Vittoz, Engler, 2007), актуаль-

Сокращения: МП — монокарпический побег; ПСП — потенциальная семенная продуктивность; ФСП — фактическая семенная продуктивность; G_{fin} — процент проросших семян в конце эксперимента.

ность работ, связанных с механизмами распространения генеративных и вегетативных диаспор, становится все более очевидным фактом (Девятков, 2014; Chambert, 2006; Couvreur et al., 2005; Müller-Schneider, 1983; Ridley, 1930; Vittoz, Engler, 2007). Для аборигенных видов растений это связано с изменением естественных природных ландшафтов, а также с проблемами, создаваемыми растениями-вселенцами (Couvreur et al., 2005). Сюда можно отнести и активную миграцию растений в ответ на глобальные изменения климатических условий (особенно при прогнозируемом глобальном потеплении) (Vittoz, Engler, 2007). Таким образом, изучение особенностей распространения диаспор растений решает ряд важных задач по сохранению биоразнообразия, пониманию процессов эволюции, объяснению текущего распределения растения в разных ландшафтах и прогнозированию будущих изменений (Sádlo et al., 2018).

Основным агентом по распространению водных и прибрежно-водных видов растений, в том числе различных видов рода *Sparganium* L., служит вода (гидрохория). Именно поэтому большое влияние на особенность распространения таких растений оказывает плавательная способность генеративных диаспор. Однако, в связи с рядом трудностей, возникающих в процессе исследования, данные по плавучести семян и плодов водных и прибрежно-водных растений в литературе по-прежнему сильно разрознены и немногочисленны (Andersson et al., 2000; Cook, 1990; Griffith, Forseth, 2002; Hroudová et al., 1997; Pollux et al., 2009; Ridley, 1930; Sádlo et al., 2018; Soomers et al., 2010; Staniforth, Cavers, 1976).

Представители рода *Sparganium* L. относятся к экологической группе гелофитов (за исключением типичного гидрофита *S. gramineum* Georgi) и считаются одним из основных компонентов водных экосистем. Выбор этих растений в качестве объекта исследования обусловлен не только особенностями их плодов, но и наличием как массовых (обычных для исследуемой территории), так и редких (реликтовых) видов, например, *S. gramineum*. Последний представлен в Красных книгах ряда регионов России (Belyakov, Lapirov, 2018). Интересен в этой связи и *S. natans* L. — в ряде регионов Европейской России его указывают как редкий, уязвимый или нуждающийся в биологическом контроле вид (Belyakov, Philippov, 2018).

Цель работы — сравнительное изучение семенной продуктивности некоторых европейских видов рода *Sparganium* L. и плавательной способности их генеративных диаспор.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Семенная продуктивность. Материал для исследования ФСП *Sparganium* собирали в ходе маршрутных исследований на водоемах и водотоках Ярославской, Московской, Вологодской, Тверской, Калужской и Нижегородской областей и Республики Удмуртия. Исследование ФСП осуществляли в соответствии с методикой Вайнагия (1974). Под ФСП мы, вслед за данным автором, понимаем общее число завязавшихся семян на МП. Для подсчета числа семян из каждой исследованной популяции в случайном порядке отбирали по пять МП. Затем в лабораторных условиях подсчитывали число реализованных плодиков в составе каждого соплодия. Всего исследовано 36 МП у *S. emersum* Rehm., 12 у *S. glomeratum* (Laest.) Neum., 38 у *S. gramineum*, 74 у *S. natans*, 56 у *S. erectum* L. и 44 у *S. microcarpum* (Neum.) Domin. Также семенную продуктивность изучали у *S. hyperboreum* Laest. ex Beurl. (15 МП). Плодики этого растения собирали в мелководном водоеме, расположенном вдоль бетонной дороги в тундре, с. Газ-Сала (67°20'31" с.ш., 78°56'48" в.д.; Тазовский р-н Тюменской обл.; сбор 05.VIII 2016 г.).

Плавательная способность плодиков. Для проведения экспериментов генеративные диаспоры *S. emersum* собирали на правом берегу р. Корожечна напротив с. Масальское (57°32'28.05" с.ш., 38°2'13.87" в.д., Угличский р-н Ярославской обл., сбор 23.VIII 2013 г.); плодики *S. natans* — в мелиоративной канаве на южном берегу оз. Чашницкое (56°56'12.60" с.ш., 39°22'32.00" в.д., Ростовский р-н Ярославской обл., сбор 12.X 2016 г.); плодики *S. gramineum* — на оз. Рюмниково (56°58'12" с.ш., 39°23'20" в.д., Ростовский р-н Ярославской обл., сбор 13.IX 2015 г.), плодики *S. erectum* — на обсыхающем участке литорали Рыбинского водохранилища в месте впадения р. Сутка и Ильд (58°1'19.11" с.ш., 38°15'58.51" в.д., Некоузский р-н, Ярославской обл., сбор 10.IX 2013 г.); *S. microcarpum* — на р. Урдома (57°56'28.7" с.ш., 39°29'39.4 в.д., Тутаевский р-н Ярославской обл., сбор 13.IX 2015 г.).

Для изучения плавательной способности свежесобранные плодики видов *Sparganium* (по 100 шт.) помещали в индивидуальные стеклянные этикетированные стаканы с отстоявшейся водопроводной водой (в трех повторностях). В течение первого месяца опустившиеся на дно сосудов плодики учитывали ежедневно, затем — через 2 сут, спустя 8 мес — раз в неделю. Эксперимент продолжался 1.5 года.

После этого плодики помещали в холодильник на влажную холодную стратификацию и содержали в течение 1.5 мес при температуре $3 \pm 2^\circ\text{C}$. Затем плодики переносили в люминостат на 25 сут (освещенность 1868 ± 126 лк, фотопериод 16/8, температура от $18.2 \pm 0.9^\circ\text{C}$ (утро) до $28.7 \pm 2.9^\circ\text{C}$ (вечером)), где они прорастивались в чашках Пет-

Таблица 1. Среднее число (шт.) и размерно-массовая характеристика плодиков в одном соплодии некоторых представителей рода *Sparganium*

Вид	Плодики			Масса, г	$L_{\text{общ}}$, мм	$L_{\text{ст}}$, мм	d , мм
	развитые	недоразвитые	всего				
Подрод <i>Xanthosparganium</i>							
<i>Sparganium emersum</i>	173 ± 69	28 ± 19	182 ± 47	0.556 ± 0.008	11.2 ± 1.0	3.4 ± 0.6	2.0 ± 0.2
<i>S. glomeratum</i>	36 ± 31	98 ± 28	134 ± 30	0.260 ± 0.003	4.8 ± 0.3	1.3 ± 0.2	1.7 ± 0.2
<i>S. gramineum</i>	54 ± 30	54 ± 31	100 ± 36	0.351 ± 0.031	4.4 ± 1.0	1.8 ± 0.2	2.0 ± 0.3
<i>S. natans</i>	34 ± 12	10 ± 7	44 ± 11	0.248 ± 0.030	4.1 ± 0.6	1.0 ± 0.2	2.0 ± 0.3
<i>S. hyperboreum</i>	50 ± 14	29 ± 19	79 ± 17	0.140 ± 0.002	3.4 ± 0.2	0.3 ± 0.1	1.4 ± 0.1
Подрод <i>Sparganium</i>							
<i>S. erectum</i>	63 ± 20	26 ± 14	79 ± 22	2.540 ± 0.152	8.1 ± 1.6	3.7 ± 1.0	3.7 ± 0.7
<i>S. microcarpum</i>	93 ± 22	29 ± 12	115 ± 27	0.922 ± 0.022	9.7 ± 0.3	3.8 ± 0.3	2.0 ± 0.0

Примечание. $L_{\text{общ}}$ — длина плодика со столбиком, $L_{\text{ст}}$ — длина столбика плодика, d — диаметр плодика.

ри на фильтровальной бумаге, смоченной отстоявшейся водопроводной водой. Все варианты опыта проводили в трех повторностях (по 50 плодиков в каждой). Один раз в сутки в одно и то же время отмечали число проросших плодиков. Для характеристики процесса прорастания применяли показатель G_{fin} (Shiple, Parent, 1991), соответствующий термину “лабораторная всхожесть” (Николаева и др., 1999; Попцов, Некрасов и др. 1981).

По окончании эксперимента непроросшие плодики каждого вида *Sparganium* проверяли на жизнеспособность с использованием тетразольного метода (Николаева и др., 1999).

В тексте и таблицах все данные представлены в виде средних значений и их стандартных отклонений.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Семенная продуктивность. Среднее число соплодий на МП у исследованных видов *Sparganium* различается. У *S. microcarpum* и *S. erectum* (подрод *Sparganium*) на одном МП формируются от 5.4 ± 2.1 до 7.8 ± 1.8 соплодий, соответственно. У представителей подрода *Xanthosparganium* Holmb. число соплодий на одном МП тоже варьирует: у *S. emersum* образуется 3.2 ± 0.6 соплодий, у *S. gramineum* — 4.7 ± 1.5 , у *S. glomeratum* — 4.8 ± 0.5 , у *S. hyperboreum* Laest. ex Beurl. — 2.7 ± 0.7 , у *S. natans* — 2.0 ± 0.4 . Средние значения числа плодиков в соплодиях даны в табл. 1.

МП у *S. erectum* нередко несет больше соплодий, чем у *S. microcarpum*, однако, общее число плодиков в соплодиях первого вида в 1.4–1.5 раз меньше из-за их большого диаметра (табл. 1). Также плодики *S. erectum* отличаются от плодиков остальных видов значительно большей массой.

Высокая ФСП зарегистрирована на одном МП *S. emersum* и *S. microcarpum* (табл. 2). У *S. erectum* ФСП почти в 1.2 раза ниже по сравнению с *S. microcarpum*. У остальных представителей подрода *Xanthosparganium* по мере снижения ФСП образуется следующий ряд: *S. glomeratum* > *S. gramineum* > *S. hyperboreum* > *S. natans*. Соотношение числа нормально развитых плодиков на МП к числу недоразвитых плодиков варьирует. У *S. erectum*, *S. microcarpum* и *S. glomeratum* оно находится в пределах 2.4–2.7, у *S. hyperboreum* составляет 1.6, у *S. natans* — 2.5. Самое большое значение этого показателя на МП зарегистрировано у *S. emersum* — 6.1. Отметим, что у *S. gramineum* число недоразвитых плодиков на МП нередко превышает число нормально развитых (табл. 2).

По приблизительным оценкам, у исследованных видов *Sparganium* ПСП достигает больших величин, по сравнению с ФСП. У *S. emersum* величина ПСП может быть 732–1360 семязачатков на МП, у *S. glomeratum* — 716–890, у *S. gramineum* — 595–813, у *S. hyperboreum* — 281–385, у *S. natans* — 114–162, у *S. microcarpum* — ~1000, у *S. erectum* — ≥1000.

Плавательная способность генеративных диаспор. Нами установлено, что в лабораторных условиях плодики разных видов *Sparganium* могут плавать на поверхности воды (в стаканах со стоячей водой) >1.5 лет. Почти у всех исследованных видов погружение на дно части плодиков происходит в первые 2.0–2.5 мес, исключая *S. emersum*, у которого этот процесс длится 8–9 мес (рис. 1). Затем для каждого из изученных видов процесс стабилизируется до конца эксперимента на разном уровне. Самое малое количество погрузившихся на дно плодиков за весь срок экспозиции (15 мес) отмечено у *S. natans* (3.0–5.0%). У *S. emersum* количество таких плодиков было в среднем (5.6–9.3%), у *S. erectum* — 6.2%, у *S. microcarpum* — 6.0–

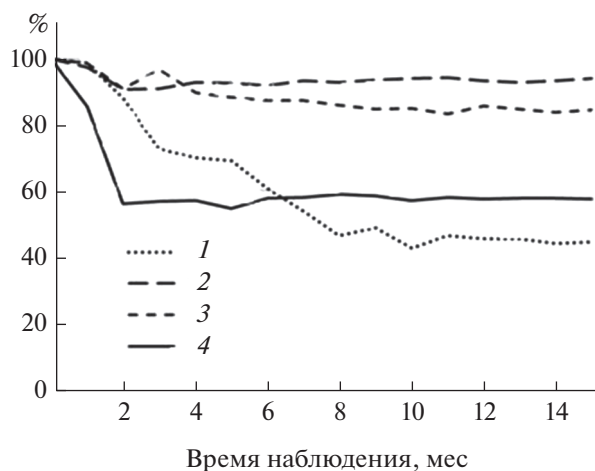
Таблица 2. Средние значения фактической семенной продуктивности (ФСП) на монокарпическом побеге представителей рода *Sparganium*

Вид	ФСП, шт.	Число плодиков, шт.	
		нормально развитых	недоразвитых
Подрод <i>Xanthosparganium</i>			
<i>Sparganium emersum</i>	704 ± 290	681 ± 427	112 ± 67
<i>S. glomeratum</i>	647 ± 136	473 ± 123	174 ± 80
<i>S. gramineum</i>	596 ± 128	263 ± 114	306 ± 152
<i>S. natans</i>	73 ± 31	56 ± 28	16 ± 12
<i>S. hyperboreum</i>	223 ± 80	140 ± 45	83 ± 46
Подрод <i>Sparganium</i>			
<i>S. erectum</i>	568 ± 239	548 ± 189	224 ± 137
<i>S. microcarpum</i>	721 ± 268	575 ± 238	210 ± 103

7.0%. В отличие от всех исследованных видов *Sparganium*, плодиков *S. gramineum* почти сразу погружались на дно лабораторных стаканов.

В эксперименте появление проростков в чашках с плодиками, погружившимися на дно, наблюдали лишь у *S. emersum* и *S. microcarpum*. У *S. emersum* из количества плавающих на поверхности воды плодиков проросло 1.5%, из числа плодиков погружившихся на дно — 5.1%, у *S. microcarpum* — 8.8% и 18.0%, соответственно. Отметим, что плодиков *S. erectum*, *S. natans* и *S. gramineum* в лабораторных условиях нередко не прорастают, либо прорастают лишь единично.

По окончании эксперимента по прорастанию, проверка на жизнеспособность эмбрионов непроросших плодиков (из групп плавающих и погружившихся на дно) показала, что у *S. erectum*, *S. emersum* и *S. natans* их количество с отмершим зародышем было ≤2.0–3.0% общей выборки.

**Рис. 1.** Количество плодиков (%) *S. emersum* (1), *S. natans* (2), *S. microcarpum* (3) и *S. erectum* (4), плавающих на поверхности воды в течение эксперимента.

У плодиков *S. microcarpum*, плавающих на поверхности воды, почти все зародыши из общей выборки оказались полностью жизнеспособны. Соотношение плодиков с живым и отмершим зародышем в выборке погруженных на дно плодиков этого вида достигало 84.6 и 15.4% соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате наших исследований показано, что наиболее важные факторы, влияющие на ФСП у *Sparganium* — число соплодий на побеге и размерные характеристики плодиков. Число реализованных на МП соплодий у *Sparganium* зависит от конкретных экологических условий, сложившихся в момент цветения (наличия дождливой погоды, подъема уровня воды во время цветения, наличия малого числа насекомых опылителей на затененных участках местообитаний и др.). Между тем, различия в количестве реализованных соплодий, в зависимости от конкретной экологической формы растения, часто оказываются статистически недостоверными.

Размерные характеристики растения также важны. Например, *S. hyperboreum* и *S. natans* имеют меньшие размеры, по сравнению с другими видами *Sparganium*, и, соответственно, они продуцируют меньшее число плодиков, независимо от числа реализованных соплодий. Миниатюризация размеров этих растений, как одна из наиболее важных эволюционных черт у этих видов, могла быть связана с возрастанием экстремальности климатических условий (Хохряков, 1975) в течение прошлых геологических эпох. Заметим, что среднее значение ФСП монокарпического побега *S. hyperboreum* нередко в ~3.3 раза выше, чем у *S. natans*.

Сравнивая данные по семенной продуктивности различных видов *Sparganium* и других видов водных и прибрежно-водных растений, следует отметить, что у последних этот показатель тоже

значительно варьирует. Так, семенная продуктивность гидрофита *Lobelia dortmanna* L. в озёрных экосистемах Верхнего Поволжья достигает в среднем 1621 ± 451 семян на один МП (Лапиров и др., 2017), у гидрофитов *Ranunculus trichophyllus* Chaix, *R. circinatus* Sibth. и *R. kauffmannii* Clerc — 300–500 плодиков на МП (Лебедева, Лапиров, 2013). В зависимости от вида у *Potamogeton* данный показатель также широко варьирует. Например, на одном МП *P. berchtoldii* Fieber (на территории Ярославской обл.) образуется в среднем 21 ± 16 орешков, у *P. alpinus* Balb. — 177 ± 38 , в то время как у *P. perfoliatus* L. — 235 ± 108 (данные авторов). Отметим, что при успешном опылении всех цветков семенная продуктивность рдестов была в 2–3 раза больше. У *Nuphar lutea* L. в малых реках европейской России показатель ФСП лежит в пределах от 106 ± 48 до 363 ± 98 семян на одну ягодообразную многолистовку (Чернова, 2013). У гелофитов (к ним относятся и *Sparganium*) семенная продуктивность также высока, о чем свидетельствуют представленные выше данные по разным видам *Sparganium*. По семенной продуктивности им не уступает и гелофит *Sagittaria sagittifolia* L. (2926 ± 1463 семян), на розеточном побеге которого в течение вегетационного сезона формируется 1–3 цветоноса (данные авторов). По нашим данным у гигрогелофита *Scheuchzeria palustris* L. ФСП на один МП достигает 16 ± 4 семян, у *Lysimachia thyrsoflora* L. — 472 ± 284 . У *Calla palustris* L. количество семян в одном соплодии достигает 164 ± 89 (Беляков и др., 2017). Таким образом, большинство видов водных и прибрежно-водных растений обладают способностью к формированию значительного числа генеративных диаспор.

Определение ПСП, в отличие от ФСП, у *Sparganium* — задача более сложная. Это связано с наличием у всех изученных нами видов ежеголовников нереализованных головчатых пестичных соцветий в пазухах второго и третьего, реже первого листа цветоносной оси (снизу–вверх). Кроме того, присутствие в некоторых плодиках ежеголовников двухгнездной завязи также усложняет, либо вообще не позволяет, корректно определить ПСП.

Говоря о важности гидрохории, отметим, что у ежеголовников специализация к этому способу распространения, прежде всего, связана с анатомической структурой плодиков. Так, мезокарп *Sparganium* представлен рыхло расположенными паренхимными клетками и большим количеством воздухоносных полостей (особенно в верхней части плодика) (Зубкова, Шабес, 1983). Твёрдый эндокarp ежеголовников состоит из мощно развитой механической ткани (Зубкова, Шабес, 1983), надёжно защищающей от проникновения воды к эмбриону и в то же время увеличивающей массу плодиков. Кроме того, наружные оболочки плодиков *Sparganium* плохо смачиваются водой,

что, очевидно, тоже отражается на их плавательной способности.

Рядом ученых (Hroudová et al., 1997; Staniforth, Cavers, 1976) отмечена важность сохранения листочков околоцветника, которые на первых этапах способствуют увеличению плавающей способности семян. Аналогичные структуры имеются и при основании плодиков *Sparganium*. Увеличение продолжительности плавания таких семян и плодов можно объяснить не только ростом площади соприкосновения генеративных диаспор с водой, но и наличием воздушных пространств между плодом и высохшими листочками околоцветника (Staniforth, Cavers, 1976). Подобная особенность может рассматриваться как эволюционная адаптация вида к условиям среды обитания, позволяющая его генеративным диаспорам распространяться на расстояние от нескольких метров, до >100 км (Andersson et al., 2000; Griffith, Forseth, 2002).

Способность держаться на поверхности воды — важный момент для успешного распространения диаспор. Генеративные диаспоры *Sparganium*, а также ряда других низкотравных гелофитов (*Alisma* и *Sagittaria*) способны плавать от 2–10 сут (Чорна, 2006) до 6–15 мес (Ridley, 1930). Все это согласуется с данными, полученными для разных видов ежеголовников. Кроме того, установлено, что семена одного и того же вида растения могут различаться по продолжительности периода плавания на поверхности воды. Эта особенность, названная “бимодальной плавучестью” (Pollux et al., 2009), может быть связана с размерами и массой самого эмбриона, количеством эндосперма и общим объемом воздушных внутренних полостей в экзокарпе. Так, у *S. emersum* одна часть плодиков (~72% всех плодиков) опускалась на дно в течение 4 нед. (коротко-плавающие), другая (~28%) — сохраняла плавучесть в течение 6 мес. (длительно-плавающие) (Pollux et al., 2009). Плодики, с промежуточными сроками погружения в эксперименте были единичны. Подобное “поведение” плодиков различных видов *Sparganium* отмечено и авторами. Кроме того, в течение всего эксперимента часть диаспор периодически то погружалась на дно, то всплывала на поверхность воды. Заметим, что плодики *S. gramineum*, в отличие от таковых других исследованных видов ежеголовников, после отделения от растения не оставались на поверхности воды, а сразу погружались на дно. По нашему мнению, это связано с тем, что в природных условиях соплодия *S. gramineum* в момент созревания нередко уже полностью или частично оказываются погруженными в воду.

По мнению Поллукса с соавт. (Pollux et al., 2009), коротко-плавающие плодики опускаются на дно в пределах собственных популяций до разрушения наземной биомассы растений. Дли-

тельно-плавающие плодики способны распространяться водными потоками вниз по течению водотоков на значительные расстояния, обеспечивая при этом колонизацию новых местообитаний. В условиях стоячих водоемов (прудов и озер) колонизация происходит, как правило, под воздействием ветра. Мы, в свою очередь, склонны полагать, что коротко-плавающие плодики служат страховкой на случай вероятного катастрофического уничтожения родительских популяций (например, в результате сильной засухи или работ по расчистке русел рек).

Важная особенность, повышающая вероятность распространения семян водой — процесс ингибирования их прорастания. Van den Broek et al. (2005) указывают на возможность коэволюции между способностью семян и плодов к удержанию на поверхности воды и ингибированием их прорастания. Так, Кларк и др. (2001) (цит. по: Van den Broek et al., 2005) обнаружили отрицательную корреляцию между плавучестью и скоростью прорастания диаспор у растений мангровых зарослей. Подобная взаимосвязь была подтверждена в настоящей работе, о чем свидетельствует низкий показатель прорастания плавающих на поверхности воды плодиков *S. emersum* и *S. microcarpum*.

Вышеизложенное хорошо согласуется с термином “стратегия...” (“dispersal strategies”) — “...ясно выраженные многократно встречающиеся комбинации способов рассеивания, из которых некоторые обычно преобладают у данных видов, в то время как другие менее обычны, но все еще вносят свой вклад в их рассеивание...” (Sádlo et al., 2018). Sádlo et al., (2018, Appendix 1) отнесли различные виды *Sparganium* к двум типам “стратегий рассеивания”: VII — тип *Sparganium* (*S. emersum*, *S. erectum* subsp. *erectum*, *S. erectum* subsp. *microcarpum*, *S. erectum* subsp. *neglectum*, *S. erectum* subsp. *oocarpum*) и VIII — тип *Wolffia* (*S. angustifolium* и *S. natans*). К преобладающим “способам рассеивания” (“dispersal mode”) применительно к указанным выше типам стратегий, относятся автохория и гидрохория (автохория не характерна для типа *Wolffia*). Среди дополнительных способов рассеивания для указанных типов отмечены эндо- и эпизоохория. Кроме того, по мнению этих авторов, тип *Sparganium* — аналог ветландного типа *Wolffia* и относится, главным образом, к видам, продуцирующим не только семена с хорошей плавучестью, но и вегетативные диаспоры, играющие важную роль. В стратегии рассеивания типа *Wolffia* (характерной для водных растений, распространяющихся с помощью плодов, семян и спор) вегетативное размножение доминирует в большинстве случаев, а генеративное — подавлено, либо отсутствует; все типы диаспор — семена, плоды и фрагменты побегов — обычно плавающие (Sádlo et al., 2018).

Выводы. Наиболее высокими показателями ФСП из исследованных видов *Sparganium* обладают *S. emersum* и *S. erectum*, наиболее низкими — представители секции *Minima* (*S. hyperboreum* и *S. natans*). Последнее обусловлено их меньшими размерными характеристиками и, соответственно, меньшим числом плодов в соплодиях. По снижению показателя ФСП виды *Sparganium* формируют следующий ряд: *S. microcarpum* > *S. emersum* > *S. glomeratum* > *S. gramineum* > *S. erectum* > *S. hyperboreum* > *S. natans*.

Сложности в изучении ПСП у *Sparganium* вызывает наличие у разных видов нереализованных пестичных головчатых соцветий и формирование в некоторых костянках двухгнездной завязи, наиболее часто встречающейся у представителей подрода *Sparganium* — *S. erectum* и *S. microcarpum*.

Исследование плавающей способности плодов разных видов ежеголовников показало, что наибольшей плавучестью обладают представители подрода *Sparganium*, которая обеспечивается большей толщиной стенки костянки и числом воздухоносных полостей в околоплоднике (по сравнению с исследованным представителем подрода *Xanthosparanium*).

Полученные нами данные подтверждают мнение Pollux et al., (2009), установивших, что коротко-плавающие плодики имеют не только более высокий процент прорастания, но и чуть более высокую скорость прорастания, по сравнению с длительно-плавающими плодиками. Между тем, длительный период гидрохорного распространения плодиков сильно сказывается на их способности к прорастанию и, в меньшей мере, на сохранности зародыша в живом состоянии. Очевидно, что в данном случае, также подтверждается тезис о возможном ингибировании прорастания плодиков, связанном с их высокой способностью к удержанию на поверхности воды (Van den Broek et al., 2005).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.А. Николаенко (Институт проблем освоения Севера СО РАН) за предоставленные образцы *S. hyperboreum*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках научного проекта РФФИ № 18-34-00257 мол_а и при частичной финансовой поддержке государственного задания № AAAA-A18-118012690099-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова Т.В., Кузнецов Б.И., Моисеева Е.В., Сливкин А.И. 2012. Семенная продуктивность мачка желтого (*Glaucium flavum* Crantz.) в центральном чернозе-

- мье // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. Химия. Биология. Фармация. № 2. С. 233.
- Беляков Е.А., Лапиров А.Г., Лебедева О.А. 2017. Экология прорастания семян и особенности онтогенеза сплайнообразующего гигрогелофита *Calla palustris* (Araceae) в лабораторных условиях // Biosystems Diversity. V. 25. № 4. P. 282. <https://doi.org/10.15421/011743>
- Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. Т. 59. № 6. С. 826.
- Девятков А.Г. 2014. Репродуктивная экология семенных растений: Учебное пособие к летней практике по ботанике. Москва: МАКС Пресс.
- Зубаирова Ш.М. 2013. Особенности семенной продуктивности *Hedysarum daghestanicum* Boiss. ex Rupr. в природных популяциях // Fundamental Research. № 6. P. 352.
- Зубкова И.Г., Шабес Л.К. 1983. Анатомическое строение околоплодника видов *Sparganium* (Sparganiaceae) // Ботан. журн. Т. 68. № 3. С. 381.
- Лапиров А.Г., Беляков Е.А., Лебедева О.А. 2017. Биоморфология и ритм сезонного развития реликтового вида *Lobelia dortmanna* в олиготрофных озерах Тверской области // Regulatory Mechanisms Biosyst. V. 8. № 3. P. 349. <https://doi.org/10.15421/021754>
- Лебедева О.А., Лапиров А.Г. 2013. О распространении некоторых видов шелковников (Ranunculaceae) в водоемах и водотоках Ярославского Поволжья // Ярославский педагогический вестник. Т. 3. № 2. С. 55.
- Левина Р.Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). Москва: Наука.
- Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. Ленинград: Наука.
- Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. 1999. Биология семян. Санкт-Петербург: НИИ химии СПбГУ.
- Попцов А.В., Некрасов В.И., Иванова И.А. 1981. Очерки по семеноведению. Москва: Наука.
- Ходачек Е.А. 1970. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Ботан. журн. Т. 55. № 7. С. 995.
- Хохряков А.П. 1975. Соматическая эволюция однодольных. Москва: Наука.
- Чернова А.М. 2013. Сравнительный анализ репродуктивной сферы *Nyphar lutea* (L.) Smith в изменяющихся условиях среды // Вестник Тверского гос. ун-в. Сер. Биол. и экол. Т. 31. № 23. С. 123.
- Чорна Г.А. 2006. Поширення діаспор гідрофітів і геліофітів у зв'язку з проблемами синантропізації // Пром. ботан. № 6. С. 60.
- Andersson E., Nilsson C., Johansson M.E. 2000. Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora // J. Biogeography. V. 27. № 5. P. 1095. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00481.x>
- 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 Biology. V. 11. № 4. P. 417. <https://doi.org/10.1134/S199508291804003X>
- 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 // Ecosystem Transformation. V. 1. № 1. P. 29. <https://doi.org/10.23859/estr-180326>
- Chambert S. 2006. Sorting of Seeds by Hydrochory. Göteborg: Department of Civil and Environmental Engineering, Division of Water Environment Technology, Chalmers University Technology.
- Cook C.D.K. 1990. Seed dispersal of *Nympoides peltata* (SG Gmelin) O. Kuntze (Menyanthaceae) // Aquat. Bot. V. 37. № 4. P. 325. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(90\)90019-H](https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90019-H)
- Couvreux M., Cosyns E., Hermy M., Hoffmann M. 2005. Complementarity of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys // Ecography. V. 28. № 1. P. 37. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04159.x>
- Griffith A.B., Forseth I.N. 2002. Primary and secondary seed dispersal of a rare, tidal wetland annual, *Aeschynomene virginica* // Wetlands. № 22. P. 696.
- Hroudová Z., Moravcova L., Zákavský P. 1997. Effect of anatomical structure on the buoyancy of achenes of two subspecies of *Bolboschoenus maritimus* // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. V. 32. № 4. P. 377. <https://doi.org/10.1007/BF02821943>
- Middleton B., Diggelen R., Jensen K. 2006. Seed dispersal in fens // Applied Vegetation Science. V. 9. № 2. P. 279.
- Müller-Schneider P. 1983. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. Zürich: Geobot. Inst. ETH.
- Nathan R., Muller-Landau H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment // Trends in Ecology and Evolution. V. 15. № 7. P. 278. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Pollux B.J.A., Verbruggen E., Van Groenendaal J.M., Ouborg N.J. 2009. Intraspecific variation of seed floating ability in *Sparganium emersum* suggests a bimodal dispersal strategy // Aquat. Bot. V. 90. № 2. P. 199. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.07.002>
- Ridley H.N. 1930. The Dispersal of Plants throughout the World. Kent: L. Reeve & Co.
- 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. V. 90. P. 1. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.001>
- Schopmeyer C.S. 1974. Seeds of woody plants in the United States. Washington: U.S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook.
- 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 // Functional Ecology. V. 5. № 1. P. 111.
- Soomers H., Winkel D.N., Du Y., Wassen M.J. 2010. The dispersal and deposition of hydrochorous plant seeds in drainage ditches // Freshwater Biol. V. 55. № 10. P. 2032. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02460.x>

- Staniforth R.J., Cavers P.B. 1976. An experimental study of water dispersal in *Polygonum* spp. // Can. J. Bot. V. 54. № 22. P. 2587.
<https://doi.org/10.1139/b76-278>
- Van den Broek T., Diggelen R., Bobbink R. 2005. Variation in seed buoyancy of species in wetland ecosystems with different flooding dynamics // J. Veget. Sci. V. 16. № 5. P. 579.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02399.x>
- Vittoz P., Engler R. 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits // Bot. Helvetica. V. 117. № 2. P. 109.
<https://doi.org/10.1007/s00035-007-0797-8>

Seed Productivity and Peculiarities of Floating Generative Diasporas of Some European Species of the Genus *Sparganium* L.

E. A. Belyakov^{1, 2, *} and A. G. Lapirov^{1, *}

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl oblast, Nekouzskii raion, Russia*

²*Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

*e-mail: Eugenybeliakov@yandex.ru

**e-mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru

This study presents data on actual seed productivity and the ability to spread generative diaporas of various *Sparganium* species. It is established that, by decreasing actual seed productivity index, *Sparganium* species are arranged in the following order: *S. microcarpum* (Neum.) Domin. > *S. emersum* Rehm. > *S. glomeratum* (Laest.) Neum. > *S. gramineum* Georgi. > *S. erectum* L. > *S. hyperboreum* Laest. ex Beurl. > *S. natans* L. The lowest actual seed productivity index is recorded in representatives of the section *Minima* – *S. hyperboreum* and *S. natans*, which is caused by miniaturization of the sizes of these species. Investigations of the floating ability of the fruit show that the representatives of the subgenus *Sparganium* (compared to the representatives of the subgenus *Xanthosparganium*) have the greatest buoyancy, which is associated with a greater wall thickness of the stone-fruit and the number of air cavities in the pericarp. Unlike other species, the fruitlets of *S. gramineum* sink to the bottom of the reservoir after separation from the plant.

Keywords: bur-reed, monocarpic shoot, actual and potential seed productivity, hydrochoria