

Biosystems Diversity

ISSN 2519-8513 (Print)
ISSN 2520-2529 (Online)
Biosyst. Divers., 25(2), 154–161
doi: 10.15421/011723

Morphology and ecological characteristics of *Sparganium* × *longifolium* (Typhaceae) in the Central part of European Russia

E. A. Belyakov*, A. V. Shcherbakov**, A. G. Lapirov*, M. P. Shilov***

**I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, Russia*
***Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*
****Ivanovo State Agricultural Academy named after D. K. Belyaev, Ivanovo, Russia*

Article info

Received 20.04.2017
Received in revised form 09.05.2017
Accepted 11.05.2017

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742, Russia. Tel.: +48-547-240-42, E-mail: eugenybeliakov@yandex.ru

Ivanovo State Agricultural Academy named after D. K. Belyaev, Sovetskaya Str., 45, Ivanovo, 153012, Russia. Tel.: +49-32-32-81-44, E-mail: mp.shilov40@mail.ru

Lomonosov Moscow State University, Lenin Hills, d 1, page 12, Moscow, 119234, Russia. Tel.: +495-939-36-57, E-mail: shch_a_w@mail.ru

Belyakov, E. A., Shcherbakov, A. V., Lapirov, A. G., & Shilov, M. P. (2017). Morphology and ecological characteristics of Sparganium × longifolium (Typhaceae) in the Central part of European Russia. Biosystems Diversity, 25(2), 154–161. doi:10.15421/011723

The increasing impact of anthropogenic factors and climate change affect the growth of a number of taxa of hybrid nature. These taxa are widespread among various taxonomic groups of aquatic and semi-aquatic plants. The genus *Sparganium* L. B is not an exception. In that regard, the aim of this study is to conduct biomorphological investigation of *Sparganium* × *longifolium* Turcz. ex Ledeb., evaluate qualitative and quantitative criteria for the hybrid similarities and differences with its parental species, as well as to analyze data on its habitat characteristics. Samples were collected in 2014–2016 from waterbodies in European Russia (Tver and Yaroslavl oblasts). In the study on biomorphology of *S.* × *longifolium* we used live and fixed materials, as well as herbarium funds of IBIW, MXA and MW. To establish and specify taxonomic features of the hybrid under study, indicating to its similarity with a certain ancestral species, our data on the morphology and ecology of *S. emersum* Rehm. and *S. gramineum* Georgi. are used. During field studies, the type of a water object where the hybrid was detected, ecological characteristics of its habitat (type of soil, depth, water temperature and pH) are determined; the list of taxa which enter into the cenosis composition is compiled. The biomorphological investigation of *S.* × *longifolium* shows that by life form this hybrid, as well as its parental species, is a vegetative-mobile evidently-polycentric annual or biennial plant of vegetative origin with a racemose root system. The following should be attributed to the characteristic features justifying the hybrid origin of *S.* × *longifolium*: 1) a wider, slightly carinated lamina (as in *S. emersum*); 2) a branched inflorescence (as in *S. gramineum*); 3) the lower covering leaf of inflorescence, often exceeding the total length of the latter; 4) fruits with a straight (as in *S. emersum*) as well as bent (as in *S. gramineum*) style. Interestingly, some populations of *S.* × *longifolium* are rich in terate forms that can be explained by back crossing with one of the parental species or pleiotropic mutation(s). It is established that *S.* × *longifolium* is not widespread in European Russia, is a typically freshwater species, occurring in the littoral zone of mesotrophic and dystrophic waterbodies (usually in lakes of glacier origin). At present, its appearance in lake ecosystems is due to accelerated eutrophication caused by increasing human activities. Perhaps earlier this hybrid formation occurred in peripheral zones of the range of *S. gramineum* under cyclic climate changes. Observations suggest that *S.* × *longifolium* exceeds *S. gramineum* in ecological potentials. At the same time, habitat features of the latter have an effect on the hybrid distribution potential (limitation of habitat spectrum) which is hardly exceed S. emersum by its ecological and coenotic characteristics.

Keywords: bur-reed; hydrid; *Sparangium gramineum*; *Sparangium emersum*; eutrophication; habitat

Морфология и экологические особенности *Sparganium* × *longifolium* (Typhaceae) в центре Европейской части России

Е. А. Беляков*, А. В. Щербаков**, А. Г. Лапиров*, М. П. Шилов***

**Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН, Борок, Россия*
***Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия*
****Ивановская государственная сельскохозяйственная академия имени Д. К. Беляева, Иваново, Россия*

На основе современных подходов к анализу жизненных форм рассмотрена морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparangium* × *longifolium* Turcz. ex Ledeb. (*S. emersum* Rehm. × *S. gramineum* Georgi). По жизненной форме *S.* × *longifolium*, как и его родительские виды, представляет собой вегетативно-подвижный явнополицентрический малолетник вегетативного происхождения с кистевидной корневой системой. В работе установлен промежуточный характер конкретных признаков гибрида, либо смещение того или иного признака в сторону одного из родительских видов. К характерным особенностям, подтверждающим гибридное происхождение *S.* × *longifolium*, следует отнести: 1) наличие более широкой, слегка килеватой листовой пластинки (как у *S. emersum*); 2) наличие разветвленного соцветия (как у *S. gramineum*); 3) нижний кроющий лист соцветия, часто превышающий общую длину последнего;

4) наличие плодов как с прямым (как у *S. emersum*), так и с загнутым (как у *S. gramineum*) столбиком. Отдельные популяции *S.* × *longifolium* изобилуют тератными формами, которые могут быть объяснены наличием возвратного скрещивания, либо мутации(й) с плейотропным проявлением. Анализ пыльцы гибрида на жизнеспособность показал преобладание стерильной пыльцы над фертильной. Установлено, что *S.* × *longifolium* – малораспространенный на территории Европейской части России – типично пресноводный вид, встречающийся в прибрежной зоне мезотрофных и дистрофных водных объектов (обычно в озерах ледникового происхождения). Появление популяций гибрида в озерах обусловлено их стремительной эвтрофикацией в результате антропогенной деятельности. Ранее образование этого гибрида, вероятно, происходило в периферийных частях ареала *S. gramineum* при циклических изменениях климата. Вместе с тем, особенности местообитания последнего накладывают «отпечаток» на потенциал распространения гибрида (ограниченность спектра местообитаний), который вряд ли может превзойти по своим эколого-ценотическим характеристикам *S. emersum*.

Ключевые слова: ежеголовник; гибрид; *Sparangium gramineum*; *Sparangium emersum*; эвтрофикация; местообитание

Введение

Действие антропогенных факторов на биосферу, с одной стороны, и изменение климата – с другой, сопровождающиеся стремительными изменениями ареалов растений и животных, ведут к перестройкам экотопов на различных их уровнях (Papchenkov, 2007; Campbell and Wendlandt, 2013; Taylor et al., 2015; Preston and Pearman, 2015; Vallejo-Marin and Hiscock, 2016). Это является прямым следствием появления и нынешнего широкого распространения таксонов гибридной природы. Гибридизация особенно широко распространена среди водных и прибрежно-водных растений (Papchenkov, 2007; Iida et al., 2013). Большое число гибридов отмечено в составе родов *Potamogeton* L. (Papchenkov, 2007; Kaplan, 2007; Gałosz and Ronikier, 2012; Kaplan and Fehrer, 2013; Iida et al., 2013; Ito et al., 2014; Yang et al., 2016), *Nuphar* Smith (Padget et al., 1998; Arrigo et al., 2016), *Nymphaea* L. (Nierbauer et al., 2014; Borsch et al., 2014), *Carex* L. (Wiecław and Koopman, 2013; Więcław and Wilhelm, 2014; Pedersen et al., 2016), *Ranunculus* L. (Zalewska-Gałosz et al., 2014; Bobrov et al., 2015), *Typha* L. (Ball and Freeland, 2013; Freeland et al., 2013; Kapitonova et al., 2015). Не явился исключением и род *Sparganium* L., высокая гибридогенная активность которого отмечена многими исследователями (Rothert, 1910; Cook and Nicholls, 1986, 1987; Sulman et al., 2013; Ito et al., 2016). В настоящее время из всего многообразия гибридов ежеголовников на молекулярном уровне подтверждено лишь несколько родительских комбинаций. Например, *S. angustifolium* Michx. × *S. emersum* (*S.* × *engleranum* Asch. et Graebn.), *S. acaule* (Beeby ex Macoun) Rydb. × *S. fluctuans* (Engelmann ex Morong) B. L. Robinson, *S. japonicum* Rothert × *S. fallax* Graebn. и *S. glomeratum* Laest. × *S. gramineum* (Ito et al., 2016).

В данной статье особое внимание уделено анализу гибридной природы *S.* × *longifolium* Turcz. ex Ledeb. (*S. emersum* Rehm. × *S. gramineum* Georgi.), формирование которого происходит в результате постепенного «поглощения» ежеголовника злаковидного ежеголовником всплывшим (Seregin, 2012). *S. gramineum* представляет собой бореально-монтанный евразиатский вид, предпочитающий олиготрофные водоемы, в то время как *S. emersum* – плюризональный голарктический вид с очень широкой экологической амплитудой.

Данные о распространении *S.* × *longifolium* на территории России и за рубежом немногочисленны. Его локализация, как правило, связана с районами перекрывания ареалов родительских видов. Исследуемый гибрид известен с территории ряда регионов Европейской России (Владимирская, Ивановская, Московская, Рязанская, Тверская и Ярославская области, а также Республика Карелия и Пермский край (IBIW, MW, MHA; Seregin, 2012; Borisova et al., 2013; Notov et al., 2016)), из Челябинской обл. (MHA), Байкальского региона (Chepinoga, 2015) и Камчатки (IBIW, MW; Bobrov et al., 2014). Судя по находкам гибрида на территории Средней России, места его произрастания расположены на южной границе ареала *S. gramineum*, которая проходит здесь по Смоленской, Калужской, Московской, Рязанской и Нижегородской областям. Аналогичный характер дислокации мест произрастания *S.* × *longifolium* отмечен и для Беларуси (Shimko and Dzhus, 2011; Dubovik et al., 2012), где типичный *S. gramineum* до сих пор известен лишь с севера страны (Мядельский и Сенненский р-ны). В литературных источниках данные об экологических и морфологических особенностях *S.* × *longifolium* практически отсутствуют, за исключением некоторых классических работ (Rothert, 1910; Cook and Nicholls, 1986). Но даже в таких исследованиях зачастую не отмечены какие-либо качественные или количественные морфологические характеристики, дающие о нем исчерпывающее представление, а данные об экологии этого растения, как правило, не раскрываются.

Цель данного исследования – провести биоморфологический анализ *S.* × *longifolium*, определить качественные и количественные критерии сходства и различия его с родительскими видами, дать представление о характере распространения и экологических особенностях произрастания этого растения.

Материал и методы исследований

В основу статьи положены материалы оригинальных исследований *S.* × *longifolium*, проведенных в 2014–2016 гг. на водоемах Тверской (оз. Сабро, Осташковский р-н), Ярославской (оз. Чашницкое, Ростовский р-н), Ивановской (оз. Высоковское в Ивановском р-не и копаный пруд, соединенный с оз. Полево в Савинском р-не) и Московской (оз. Глубокое в Рузском р-не, Палецкое, или Полецкое, в Одинцовском р-не и Большое, или Казенное, или Светлое, в Щелковском р-не) областей.

В качестве основных методов исследования выбраны классические – сравнительно-морфологический и ритмологический (Savinykh et al., 2015). Для морфологических исследований авторы использовали преимущественно живой и фиксированный материал из озер Сабро (окр. д. Жданское, 57°10′01″N, 32°49′44″E) и Чашницкого (в окр. д. Чашницы, 56°56′16″N, 39°22′39″E), а также работали с гербарными фондами IBIW, MHA и MW. Всего проанализировано около 60 побегов, находящихся в разных онтогенетических состояниях. Для установления и детализации таксономических признаков исследуемого гибрида, указывающих на сходство с тем или иным родительским видом, привлекали данные авторов по морфологии и экологии *S. gramineum* и *S. emersum*, полученные с территорий Ярославской, Московской, Тверской и ряда других областей европейской части России. Для уточнения отдельных морфологических признаков родительских видов также использовали гербарные фонды IBIW, MHA, MW, NNSU, SUKO, UDU и USPIY.

Биометрический анализ образцов проводили в лабораторных условиях. Учитывая сложности с определением *S.* × *longifolium*, особое внимание при его идентификации и морфологическом анализе обращали на общий габитус растений. В вегетативной сфере отмечали длину и число междоузлий надземных побегов и корневищ, порядок их ветвления, емкость терминальных и боковых почек. Кроме того, на побеге определяли число листьев, их длину и ширину, подсчитывали число корней и измеряли их максимальную длину. В генеративной сфере растений измеряли длину цветоноса и его метамеров, вели подсчет числа пестичных и тычиночных головчатых соцветий. У плодоносящих растений отмечали число соплодий и их диаметр. У плодов измеряли длину ножки, столбика, а также их общую длину и диаметр. Жизненная форма описана в соответствии с алгоритмом, показанным в работе Savinykh and Cheryomushkina (2015).

С целью проверки гибридной природы собранная пыльца была протестирована нами на жизнеспособность при помощи окрашивания ацетокармином (Barykina et al., 2004). Пыльники со зрелой пыльцой снимали с гербарных листов, фиксировали

в фиксаторе Карнуа в течение 2 часов, а затем промывали в 80% этиловом спирте. Из спирта материал переносили на предметное стекло, пыльники давили в капле ацетокармина, накрывали покровным стеклом и изучали пыльцу на жизнеспособность. Такой проверке были подвергнуты образцы из озер Высоковское (сбор 08.08.2013 г.), Чашницкое (сбор 16.08.2015 г.) и Сабро (сбор 09.08.2016 г.).

При исследовании растительных группировок с доминированием *S.* × *longifolium* отмечали тип водного объекта, экологические особенности местообитания (характер грунта, глубину, температуру и pH воды), составляли список таксонов, входящих в состав биоценоза.

Статистический анализ проводили средствами пакета Statistica 6.1 (StatSoft Inc., USA). Данные представляли в виде x ± SD. Для сравнения двух независимых выборок использовали t-критерий Стьюдента (при $P < 0,05$ различия считали достоверными, предварительно проверив данные на нормальность распределения). Для морфологических показателей объем выборки составил 20–40 повторностей по каждому таксону.

Результаты

Морфология. Симподиально нарастающая побеговая система *S.* × *longifolium*, так же, как и у родительских видов, образована разновозрастными моноподиально нарастающими побегами – дву- и трехлетними монокарпическими среднерозеточными анизотропными, одно- и двулетними вегетативными розеточными, соединенными между собой системой гипогеогенных корневищ.

Розеточные побеги вальковатой формы, длиной 2,1 ± 0,2 и диаметром 0,9 ± 0,2 см (у трициклического побега длина розеточной части достигает 3,5 см). В пазухах листьев они несут почки, которые развиваются акропетально и силлептически. Часть почек (3–5), находящихся в базальной части розеточного побега, формируют гипогеогенные корневища, остальные, как правило, остаются спящими. Для *S.* × *longifolium*, характерно итеративное ветвление, в результате которого уже к концу вегетационного сезона на основе первичного побега развивается разветвленная симподиальная система анизотропных моноподиальных побегов закрепления (до третьего – четвертого порядков ветвления), не только способствующая удержанию занимаемой территории, но и позволяющая активно захватывать новые участки. Последнее также свойственно всем видам рода, равно как и ряду других таксонов водных и прибрежно-водных растений (Savinykh et al., 2015).

Гипогеогенные корневища образуются экстравагинально из аксиллярных почек, располагающихся в основании розеточных побегов (длиной 27,1 ± 4,3 и диаметром до 0,2 см), состоящих, как правило, из 6–7 (редко 8) метамеров. По размерным характеристикам корневища ежеголовника длиннолистного достоверно не отличаются от таковых у родительских видов (табл. 1). От узлов корневищ отходят тонкие стеблеобъемлющие чешуевидные листья – катафиллы. В их пазухах образуются почки. Одна их часть (располагающаяся ближе к материнскому розеточному участку) остается спящими, другая нередко обеспечивает ветвление побега до n + 1, а иногда и до n + 2 порядка. Длина метамеров корневищ изменяется по одновершинной кривой (наибольшей величины обычно достигает четвертое междоузлие). Полная нормальная специализированная морфологическая дезинтеграция наблюдается на второй – третий годы: на второй год отмечено перегнивание тонких корневищ, а к концу второго – началу третьего года – полное отмирание и разложение розеточных участков побегов.

В узлах розеточных побегов *S.* × *longifolium* образуются однолетние корни (ветвящиеся эндогенно до 2–3 порядков), постепенно разрушающиеся в течение вегетационного периода. Их длина в период вегетации достигает 30–35 см, а число – 144,1 ± 26,1.

Для *S.* × *longifolium*, так же, как и для *S. gramineum* и *S. emersum*, характерно наличие гетерофиллии; всю совокупность листьев побега можно отнести к четырем типам формаций: низовые (чешуевидные, отходящие от узлов корневищ), переходного типа, срединные и верховые (брактеи). Все листья на побегах располагаются поочередно в два ряда; они сидячие, с первоначально замкнутыми влагалищами без язычка, с линейными, цельными, цельнокрайними листовыми пластинками, замкнутыми при основании. Листья переходного типа (3–4), располагаются в базальной части розеточного побега и представляют собой рудиментарную листовую пластинку, имеющую черты (наличие пленчатого влагалища значительной длины), сходные с листьями низовой формации. Близость к листьям срединной формации обусловлена, главным образом, их ассимилирующими функциями и наличием рудиментарной коротко заостренной листовой пластинки. Листья срединной формации обычно плавают по поверхности воды (экологическая форма с плавающими на поверхности воды листьями, рис. *а*, *б*). Их длина – 107,0 ± 18,3 см (в отдельных случаях – 100–160 см), ширина 0,58 ± 0,05 см (ширина листа в высушенном состоянии – 0,40 ± 0,07 см). Они не просвечивающие, с выраженной (особенно в средней их части) трехгранностью, характерной для *S. emersum*. Кончик листа тупо заострен. На малых глубинах (до 10 см) растения встречаются в виде полупогруженной экологической формы и отличаются наличием нежных воздушных листьев (рис. *в*).

Таблица 1

Изменение длины метамеров корневищ *S. emersum*, *S.* × *longifolium* и *S. gramineum*

Вид	Длина метамеров корневищ, см								Длина корневища, см
Номер метамера	1	2	3	4	5	6	7	8	
S. emersum	0,3 ± 0,1	5,0 ± 2,0	8,8 ± 2,6	8,3 ± 2,6	7,5 ± 2,6	4,5 ± 2,8	3,6 ± 2,1	2,3 ± 1,2*	35,9 ± 10,6
S. × *longifolium*	0,2 ± 0,1	3,3 ± 1,5	6,0 ± 1,2	6,0 ± 1,4	5,8 ± 1,2	4,5 ± 1,2	2,1 ± 1,4	0,6 ± 0,4	27,1 ± 4,3
S. gramineum	0,2 ± 0,1	5,0 ± 2,2	6,3 ± 1,7	6,0 ± 1,7	5,0 ± 1,5	3,1 ± 1,6	0,4 ± 0,2*	0,4 ± 0,2	26,4 ± 7,4

Примечание: * – значение по конкретному таксону достоверно отличается от остальных при $P < 0,05$.

Цветение *S.* × *longifolium* наблюдается в конце июня – начале июля. Длина цветоносной оси ежеголовника длиннолистного зависит от глубины его произрастания. В нашем случае ее средняя длина достигала 55,4 ± 13,1 (max – 74,4, min – 33,0) см. У некоторых гербарных образцов, изученных нами, этот показатель достигал значительной величины (115–165 см). В сечении главная ось имеет округлую либо овальную форму, ее диаметр – 0,36 ± 0,07 см. Длина метамеров цветоносной оси у гибрида так же, как и у родительских видов, изменяется по двувершинной кривой. Первый ее пик приходится на третий метамер снизу, второй – на метамер, разделяющий участки соцветия с пестичными и тычиночными головками (табл. 2). Длина отмеченных выше метамеров у родительских видов существенно превышает размеры таковых у *S.* × *longifolium*. По общей длине участка с тычиночными головчатыми соцветиями лидирует *S. emersum* f. *fluitans*. Последнее нередко связано не только с большим числом тычиночных головчатых соцветий, но и большей длиной самих метамеров, слагающих этот участок цветоносной оси.

Главная ось соцветия (снизу вверх) несет сначала листья срединной формации, которые затем переходят в брактеи. При этом в пазухе первого – второго (третьего) срединного листа главной оси присутствуют вегетативные почки. К осени они могут формировать укороченные побеги, образованные 4–6 метамерами, два из которых (расположенные ближе к апикальному концу) разрастаются в диаметре до 0,2–0,3 см и образуют клубневидные структуры.

Они способны укореняться и трогаться в рост в начале следующего вегетационного сезона. Как правило, это происходит при полегании отмирающего соцветия на дно водоема. Аналогичное явление нами отмечено и для *S. gramineum*.



Рис. *Sparganium* × *longifolium*: *а* – экологическая форма с плавающими на поверхности воды листьями и разветвленным соцветием; *б* – экологическая форма с плавающими на поверхности воды листьями и простым соцветием; *в* – полупогруженная экологическая форма; *г* и *д* – тератные формы соцветия (*г* – соцветие с тычиночными головками на месте расположения пестичных; *д* – единичные тычиночные цветки в составе пестичных головок)

В пазухах расположенных выше листьев срединной формации (2–3) отмечены нереализованные зачатки осей второго порядка с комплексом из пестичных и тычиночных соцветий. Выше по побегу у большинства исследованных растений располагаются оси второго порядка. Их число на монокарпическом побеге от 1 до 3, длина от 3,0 ± 1,2 до 10,0–16,3 (20,0) см. Эти оси несут комплекс пестичных (не более 2) и тычиночных (до 2–3) головчатых соцветий (рис. *а*). Вместе с тем, на цветоносных осях второго порядка неоднократно отмечено наличие исключительно тычиночных головок. В отдельных гибридных популяциях на территории Рязанской, Тверской и Ярославской обл., а также на гербарных образцах с Камчатки и ряда других

регионов России цветоносные оси второго порядка (как у нормально развитых *S. gramineum*) отсутствовали (рис. *б*, *в*). Вместо них здесь располагались внепазушные пестичные головчатые соцветия на ножке длиной 2,8 ± 1,1 см. У каждого расположенного выше пестичного соцветия ножка все более срасталась с главной осью соцветия. Аналогичное явление широко распространено, например, у *S. emersum* и *S. glomeratum*. Длина участка прирастания ножки пестичного соцветия к главной оси изменяется от 0,5 до 1,2 см.

Еще выше по побегу располагается участок, несущий сначала внепазушные (на ножках), а затем сидячие в пазухах брактей пестичные (нередко 2–3), а затем и тычиночные головчатые соцветия (от 3–5 до 7). Нижние тычиночные головки несут при основании малозаметные бесцветные пленчатые брактеи, а у вышерасположенных брактеи отсутствуют. Часть соцветия с пестичными головками отделена от участка с тычиночными междоузлием длиной 1,4 ± 0,4 см.

Таблица 2

Изменение линейных размеров метамеров цветоносной оси *S. emersum*, *S.* × *longifolium* и *S. gramineum*

Характеристика	Метамеры главной оси соцветия (снизу вверх)	Вид		
		S. emersum f. *fluitans*	*S.* × *longifolium*	*S. gramineum*
Длина метамеров главной оси соцветия, см	1	0,8 ± 0,3	0,4 ± 0,2	0,6 ± 0,5
	2	19,5 ± 10,1	5,7 ± 3,1	13,1 ± 5,3
	3	31,4 ± 3,5	12,7 ± 2,8*	26,0 ± 8,2
	4	22,0 ± 5,1	11,7 ± 3,5	18,5 ± 9,0
	5	7,6 ± 2,6	7,5 ± 2,4	7,5 ± 2,1
	6	5,2 ± 3,3	4,6 ± 1,0	4,4 ± 1,4
	7	3,0 ± 0,5	2,8 ± 1,1	2,5 ± 1,1
	8	2,5 ± 0,5	2,4 ± 0,6	1,8 ± 0,7
	9	2,4 ± 0,4	1,9 ± 0,3	0,8 ± 0,2*
Длина метамера между участками главного соцветия с пестичными и тычиночными головками, см		2,4 ± 0,4	1,4 ± 0,4*	2,9 ± 0,4
Длина тычиночной части главного соцветия, см		5,0 ± 1,1*	2,3 ± 0,7	3,0 ± 0,5

Примечание: * – значение по конкретному таксону достоверно отличается от остальных при $P < 0,05$.

У *S.* × *longifolium* длина листа срединной формации, из пазухи которого отходит самая нижняя цветоносная ось второго порядка либо пестичное соцветие на ножке, не во всех случаях может превышать длину соцветия, как об этом утверждают в своей работе Cook and Nicholls (1986). Кроме того, на отдельных образцах отмечено почти полное недоразвитие кроющих листьев соцветия (рис. *в*, *д*), что не характерно для родительских видов. Об этой аномалии в конце XIX века писал в примечаниях к гербарным образцам, хранящимся в Гербарии МГУ (MW), В. А. Ротерт.

Нами замечено, что соцветия *S.* × *longifolium* всегда прямостоячие (как у *S. emersum*), в то время как у *S. gramineum* они отличаются характерной изогнутостью (Belyakov and Lapirov, 2015a). В последнем случае часть соцветия, включающая в себя участок основной оси с отходящими от него осями второго порядка, как бы лежит на поверхности воды, а вышерасположенные головки (пестичные и тычиночные) на главной оси возвышаются над ней.

На основании вышеизложенного тип соцветия *S.* × *longifolium* можно охарактеризовать как фрондозно-брактеозно-эбрактеозное, организованное по типу кисти с флоральными единицами – пазушными головчатыми соцветиями из однополых цветков. Рассмотренный тип соцветия характерен для всех представителей рода *Sparganium* (Belyakov and Lapirov, 2015b).

Пестичные головки могут быть либо образованы только пестичными цветками, либо содержать и значительную долю тычиночных цветков (рис. *г*, *д*), что явно указывает на нарушения развития генеративной сферы. Такие растения отмечены в Ярославской (оз. Чашницкое), Тверской (оз. Сабро), Московской (оз. Глубокое) и других областях. В отдельных случаях на месте пестичных головок присутствовали тычиночные, имевшие в своем составе единичные пестичные цветки (оз. Чашницкое). Те же наблюдения сделаны и В. А. Ротертом еще в 1897 г. при исследовании сборов *S.* × *longifolium* с оз. Глубокое.

Число пестичных головок на монокарпическом побеге на территории европейской части России может достигать 5, иногда 8, при условии, что соцветие имеет оси второго порядка с комплексом из пестичных и тычиночных соцветий. Число пестичных соцветий на растениях с Камчатки обычно не превышает 3. Аналогичное явление ранее отмечено и для ежеголовника злаковидного, у которого на данной территории нередко отсутствуют оси второго порядка с комплексом пестичных и тычиночных головок. Возможно, это связано с климатическими особенностями территории. Диаметр пестичного соцветия *S.* × *longifolium* в период цветения – 0,6–0,9 см. Длина рыльца у пестичного цветка в высушенном состоянии – 0,7–1,3 мм. Диаметр тычиночной головки в период цветения – 1,6–1,9 см. Пыльники эллиптические, длина их у живых растений – 0,8–1,2 мм (у гербарных образцов – 1,0 ± 0,1 мм), длина тычиночной нити – 8,3 ± 1,2 мм.

Проверка пыльцы на жизнеспособность показала, что все пыльцевые зерна *S.* × *longifolium*, собранного на оз. Чашницкое, оказалась стерильными, в то время как в пыльце растений из озер Сабро и Высоковское попадались немногочисленные фертильные пыльцевые зерна. Это подтверждает гибридную природу изученных нами растений *S.* × *longifolium*.

Созревание плодов происходит в середине августа – начале сентября. Диаметр соплодий находится в пределах 1,4–1,8 (2,1) см. Плод *S.* × *longifolium*, как и у других видов *Sparganium* (Belyakov and Lapirov, 2015b), – одногнездный, представлен верхней псевдоморфной костянкой, располагающейся на ножке длиной 1,5 ± 0,4 мм. Средняя часть плодов (где располагается костянка) неправильно-яйцевидной формы (длиной 2,7 ± 0,3 мм, диаметром 1,8 ± 0,1 мм) желтовато-бурого цвета, со слабо выраженной поперечной перетяжкой. В верхней части плод сужается и переходит в столбик длиной 2,8 ± 0,5 мм, который может быть либо прямым (как у *S. emersum*), либо изогнутым (как у *S. gramineum*). При основании плода располагаются 4–6 пленчатых не цельнокрайних и лопатчато-расширенных листочков околоцветника, длина которых (0,28 ± 0,05 см) нередко равна длине столбика. Гибрид на территории европейской части России является слабофертильным. Цветущие экземпляры к концу вегетационного сезона часто не образуют семян, либо семена получаются щуплыми и по размерам значительно уступают таковым у растений из более северных регионов. Аналогичное явление отмечалось ранее (Bobrov et al., 2014) для образцов с Камчатки.

Эколого-фитоценотические особенности. В средней полосе России *S.* × *longifolium* произрастает, главным образом, в литоральной зоне и, редко, по сырым заболоченным берегам мезотрофных и дистрофных озер. Предпочитает слабоминерализованные (минерализация в летний период – 30,5–42,9, в отдельных случаях – до 140,0 мг/л) водоемы с реакцией среды ближе к нейтральной (pH 6,0–7,6). Произрастает на глубинах от 5–30 до 100–150 см. Распространен на песчаных с наилком и торфянистых грунтах.

S. × *longifolium* встречается вдоль берегов водоемов в виде пятен разного размера. В оз. Сабро этот гибрид отмечен нами в виде двух пятен размером 20–25 м^2 каждое. В оз. Чашницкое площади, занимаемые этим растением, не превышали 4 м^2.

В Ивановской обл. на оз. Высоковское этот гибрид встречался изредка, но при этом образует довольно большие группы. Близ оз. Полево в настоящее время гибрид отмечен в небольшом копаном пруду, соединенном с озером небольшой протокой (Borisova et al., 2013). В этом небольшом водоеме имеются два соприкасающихся между собой пятна, площадью около 50 м^2 каждое, одно из них образовано *S.* × *longifolium*, а другое – *S. emersum*.

Вдоль южного и западного берегов оз. Палецкое мы наблюдали многочисленные пятна диаметром 10–20 м, причем на одном из участков у северного берега озера пятна *S.* × *longifolium* слились в сплошную полосу длиной около 200 и шириной 25–30 м. Вдоль восточного берега этого озера мы наблюдали лишь отдельные и относительно немногочисленные пятна меньшего диаметра.

Если *S. emersum* в настоящее время в этом озере произрастает (обнаружен лишь в одном месте в виде немногочисленных растений), то ни одной особи *S. gramineum* не найдено.

Исчезновение растений *S. gramineum* мы наблюдали в 2010 г. на оз. Большое у с. Воря-Богородское. *S. gramineum* полностью вытеснен гибридом и в оз. Высоковское. Способность к вытеснению из экосистем родительских видов гибридами при быстром изменении тех или иных экологических параметров отмечена не только у *S.* × *longifolium*, но у ряда других гибридов. Так, в Великих озерах Северной Америки (Zapfe and Freeland, 2015) *Typha* × *glauca* Godron доминирует в составе водно-болотной растительности и нередко вытесняет оттуда оба родительских вида (*T. angustifolia* L. и *T. latifolia* L.). Такую же ситуацию относительно этого гибрида и его родительских видов наблюдал В. Г. Папченков на водохранилищах Волжского каскада (личное сообщение) и Dyukina and Kapitonova (2005) в Удмуртии.

На отдельных водоемах пока еще можно наблюдать как сам гибрид, так и родительские виды. При этом близ мест произрастания гибрида растения *S. emersum* обнаруживаются значительно чаще, чем *S. gramineum*. Нередко второй родительский вид на водоеме и вовсе отсутствует. В частности, мы наблюдали это на озерах Большом, Палецком и Чашницком, а также на пруду близ оз. Полево. Однако в оз. Глубокое произрастают и гибрид, и оба родительских вида, причем уже длительное время: в MW имеются сборы *S.* × *longifolium*, датированные еще 1897 годом.

S. × *longifolium* отмечен в сообществах с *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray., *Potamogeton natans* L., *P. perfoliatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L. и др. При этом в одном озере с ежеголовником длиннолистным могут произрастать как оба, так и только один из материнских видов (чаще всего ежеголовник всплывший).

Обсуждение

Исследование морфологических особенностей *S.* × *longifolium* показало, что по жизненной форме гибрид, как и родительские виды (*S. emersum* и *S. gramineum*), представляет собой вегетативно-подвижный явнополицентрический малолетник вегетативного происхождения с кистевидной корневой системой. По морфологии и характеру развития структура побеговой системы ежеголовника длиннолистного аналогична таковой родительских видов. Она представлена ди- и трициклическими монокарпическими среднерозеточными, а также ди- и моноциклическими вегетативными розеточными побегами. Захват территории осуществляется при помощи вегетативного размножения, обеспечивающегося за счет итеративного ветвления, рассматриваемого нами как вариант силлептического. Именно гибриды, имеющие способность к вегетативному размножению и обладающие умеренной плодовитостью, регистрируются во флорах обычно чаще, чем стерильные, не клональные многолетние растения (Preston and Pearman, 2015).

Один из родительских видов (*S. emersum*) способен формировать четыре экологические формы (наземную; полупогруженную; погруженную, с плавающими на поверхности воды листьями; полностью погруженную глубоководную, стерильную). За счет этого *S.* × *longifolium* занимает более мелководные участки водоема (по сравнению с *S. gramineum*) и также способен формировать полупогруженную экологическую форму. Ее мы наблюдали на глубинах до 5–20 см на оз. Сабро и оз. Чашницкое. В последнем случае часть листьев растений возвышалась над водой. Кроме того, ширина плавающих на поверхности воды листьев (по всей их длине) у ежеголовника всплывшего (у живых *S. emersum* f. *fluitans* – 0,70 ± 0,10, у высушенных – 0,63 ± 0,13 см) и гибрида (у живых растений – 0,58 ± 0,05, у высушенных – 0,38 ± 0,07 см) существенным образом не изменяется, в то время как у ежеголовника злаковидного она сильно варьирует. Так, в средней (погруженной) части у этого растения лист имеет меньшую ширину (у живых – 0,25 ± 0,04, у высушенных растений – 0,18 ± 0,02 см), чем в плавающей (у живых – 0,16 ± 0,04, у высушенных – 0,10 ± 0,01 см). Помимо этого, у ежеголовника длиннолистного (как и у всплывшего) по направлению от средней части к основанию листа все больше проявляется трехгранность листовой пластинки.

Отдельные популяции ежеголовника длиннолистного нередко изобилуют тератными формами, характеризующимися наличием тычиночных цветков в составе пестичных головок, а также отсутствием боковых осей соцветия с комплексом из пестичных и тычиночных головок. Такой эффект, по нашему мнению, могло дать возвратное скрещивание с одним из родительских видов, либо мутация (несколько мутаций) с плейотропным проявлением.

Наши исследования показывают промежуточный характер морфологических признаков гибрида (табл. 3) либо смещение того или иного признака в сторону одного из материнских видов (в зависимости от генетического контроля фенотипов), на что ранее указывали Rothert (1910), а также Cook and Nicholls (1986). Кроме того, нами добавлены размерные характеристики плодов, отсутствующие в работе этих исследователей.

Таблица 3

Основные морфологические показатели *S. emersum* f. *fluitans*, *S.* × *longifolium* и *S. gramineum*

Признак	Вид		
	S. emersum f. *fluitans*	*S.* × *longifolium*	*S. gramineum*
Характер соцветия	не разветвлено	разветвлено или не разветвлено	как правило, разветвлено
Расстояние между пестичной и тычиночной частями главной цветоносной оси, мм	2,6 ± 0,4	1,4 ± 0,4*	2,9 ± 0,4
Отношение нижнего кроющего листа соцветия к его общей длине	превышает длину соцветия	меньше либо больше длины соцветия	превышает длину соцветия
Число тычиночных головчатых соцветий на главной цветоносной оси, шт	3–8 (чаще 6–7)	3–5 (7)	3–4 (5)
Плотность расположения тычиночных головчатых соцветий в период цветения	расставлены	сближены	сближены
Длина рыльца, мм	1,5 ± 0,2*	1,0 ± 0,1*	0,5 ± 0,1*
Длина (мм) и характерные особенности столбика	3,4 ± 0,6; прямой	2,8 ± 0,5; прямой либо слегка изогнутый	1,8 ± 0,2*; крючкообразно изогнутый
Длина средней части плода, мм	3,6 ± 0,3*	2,7 ± 0,3	3,1 ± 0,1
Диаметр основной части плода, мм	1,9 ± 0,2	1,8 ± 0,1	2,0 ± 0,3
Длина ножки плода, мм	1,0–3,0 (4,0)	1,5 ± 0,4	1,5 ± 0,3

Примечание: * – значение по конкретному таксону достоверно отличается от остальных при $P < 0,05$.

S. × *longifolium* представляет собой типично пресноводное растение, встречающееся как в мезотрофных, так и дистрофных водных объектах (обычно в озерах ледникового происхождения), нередко в бессточных. Предпочитает низко- и слабоминерализованные и слабокислые – слабощелочные воды. Распространен на хорошо прогреваемых мелководьях с глубиной 50–70 см, по песчаным с наилком и торфянистым грунтам.

Формирование популяций исследуемого гибрида в озерах связано с естественной гибридизацией родительских видов. Однако с повышением трофности водоема выше некоторого критического уровня, в том числе в результате хозяйственной деятельности, этот процесс резко усиливается (Cook and Nicholls, 1986). Бурное развитие планктонных водорослей в летние месяцы ведет к снижению прозрачности воды. В результате этого состояние

популяций *S. gramineum*, характерных для глубин более метра, ухудшается. Они изреживаются, снижаются их репродукционные способности, в том числе за счет снижения количества вырабатываемой пыльцы. В результате, возможно, к концу цветения не опыленные рыльца растений *S. gramineum* начинают воспринимать пыльцу *S. emersum*. Не исключены и другие механизмы отключения механизма видовой несовместимости при недостатке пыльцы своего вида. Это приводит к образованию гибридных растений и формированию ими популяций. При этом гибрид осваивает глубины, промежуточные между таковыми для родительских видов. Помимо появления гибрида путем скрещивания, не исключен и занос его диаспор животными (эпизоохория). Внутри замкнутых водоемов распространение диаспор гибрида осуществляется также гидрохорным путем.

Все изложенное подтверждает мнение А. Кернера (Kerner, 1894–1895, цит. по: Grant, 1984, p. 194) о том, что «гибридные растения могут обосноваться в местообитаниях своих предков только в том случае, если они в адаптивном смысле превосходят родительские виды или если они могут найти подходящее свободное местообитание, не занятое этими последними». Так, *S.* × *longifolium*, по сравнению со *S. gramineum*, превосходит его в своих экологических потенциях (имеет более широкую экологическую амплитуду). Однако вряд ли он может превзойти по своим эколого-ценотическим характеристикам ежеголовник всплывший, заселяющий разнообразные водоемы и водотоки в широком спектре природных климатических зон. Наряду с этим, более высокий уровень приспособленности гибрида (по сравнению с одним из родителей) вновь подтверждает важность эволюционного значения естественной гибридизации для выживания таксонов. Последнее недавно было подтверждено и при изучении соотношения вегетативной и генеративной сферы гибрида и двух родительских видов *Potamogeton* (Liu et al., 2013).

Выводы

Характер и структура побеговой системы гибрида *S.* × *longifolium* аналогичны его родительским видам. Жизненная форма *S.* × *longifolium* – травянистый поликарпик; летнезимнезеленый, вегетативно подвижный явнополицентрический длиннокорневищный малолетник с кистевидной корневой системой, анизотропными среднерозеточными ди- и трициклическими вегетативно-генеративными побегами и плавающими на поверхности воды листьями; гемикриптофит.

Основные особенности, выявленные в рамках исследования морфологии *S.* × *longifolium*, подтверждающие его гибридное происхождение: 1) наличие более широкой, слегка килеватой листовой пластинки (по сравнению со *S. gramineum*); 2) нередко встречающаяся ветвистость соцветия, характерная для *S. gramineum*; 3) нижний кроющий лист соцветия часто превышает общую длину соцветия с реализованными пестичными и тычиночными головками. Однако существуют растения, где этот лист в силу каких-либо причин в полной мере не развит и может быть представлен брактеей. Это часто обнаруживается у монокарпических побегов с неразветвленным соцветием и низким числом пестичных головок; 4) наличие в составе соплодий плодов как с прямым, характерным для *S. emersum*, так и загнутым, как у *S. gramineum* столбиком.

Пыльца *S.* × *longifolium* по большей части стерильна, что подтверждает гибридную природу этого растения.

Отдельные популяции *S.* × *longifolium* изобилуют тератными формами, которые, по нашему мнению, могут быть объяснены наличием возвратного скрещивания либо мутацией(ями) с плейотропным проявлением.

Экологические особенности местообитания одного из родительских видов (*S. gramineum*) накладывают существенный «отпечаток» на потенциал распространения *S.* × *longifolium*, ограничивая тем самым его экологическую амплитуду по сравнению с *S. emersum*. Ограничение экологической амплитуды связано, прежде всего, с приуроченностью гибрида к специфическим водным объектам (главным образом, к мезотрофным и дистрофным озерам и прудам, подвергшимся эвтрофикации).

Работа Е. А. Белякова и А. Г. Лапирова выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-44-690295 р_а) и в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика». Работа А. В. Щербакова частично выполнена в рамках госбюджетной НИОКР «Анализ структурного и биологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития» № АААА-А16-116021660045-2.

References

Arrigo, N., Bétrisey, S., Graf, L., Bilat, J., Gerber, E., & Kozlowski, G. (2016). Hybridization as a threat in climate relict *Nuphar pumila* (Nymphaeaceae). Biodiversity and Conservation, 25(10), 1863–1877.

Ball, D., & Freeland, J. (2013). Synchronous flowering times and asymmetrical hybridization in *Typha latifolia* and *T. angustifolia* in northeastern North America. Aquatic Botany, 104, 224–227.

Barykina, R. P., Veselova, T. D., Devyatov, A. G., Dzhalilova, H. H., Ilina, G. M., & Chubatova, N. V. (2004). Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike: Osnovy i metody [Handbook on Botanical micro-technology: Basics and methods]. Izatelstvo MGU, Moscow (in Russian).

Belyakov, E. A., & Lapirov, A. G. (2015). Fruit germination of some representatives of the family Sparganiaceae Rudolphi under laboratory conditions. Inland Water Biology, 8(1), 33–37.

Belyakov, E. A., & Lapirov, A. G. (2015). Modular and structural-functional organization of *G. sparganium* L. species in different ecological conditions. Contemporary Problems of Ecology, 8(5), 647–659.

Bobrov, A. A., Mochalova, O. A., & Chemeris, E. V. (2014). Zametki o vodnyh i pribrezhno-vodnyh sosudistyh rasteniyah Kamchatki [Notes on aquatic and semiaquatic vascular plants of Kamchatka]. Botanicheskii Zhurnal, 99(9), 1025–1043 (in Russian).

Bobrov, A. A., Zalewska-Gałosz, J., Jopek, M., & Movergoz, E. A. (2015). *Ranunculus schmalhausenii* (section *Batrachium*, Ranunculaceae), a neglected water crowfoot endemic to Fennoscandia – A case of rapid hybrid speciation in postglacial environment of North Europe. Phytotaxa, 233(2), 101–138.

Borisova, E. A., Shcherbakov, A. V., Shilov, M. P., & Kurganov, A. A. (2013). Flora ozer Savinskogo rayona Ivanovskoy oblasti [Lake flora of the Savino district of the Ivanovo region]. Bulletin of Bryansk dpt. of RBS, 2(2), 20–27 (in Russian).

Borsch, T., Wiersema, J. H., Hellquist, C. B., Löhne, C., & Govers, K. (2014). Speciation in North American water lilies: Evidence for the hybrid origin of the newly discovered Canadian endemic *Nymphaea loriana* sp. nov. (Nymphaeaceae) in a past contact zone. Botany, 92(12), 867–882.

Campbell, D. R., & Wendlandt, C. (2013). Altered precipitation affects plant hybrids differently than their parental species. American Journal of Botany, 100, 1322–1331.

Chepinoga, V. V. (2015). Flora i rastitel'nost vodoemov Baykalskoy Sibiri [Flora and vegetation of waterbodies in Baikal Siberia]. V. B. Sochava Institute of Geography SB RAS, Irkutsk (in Russian).

Cook, C. D. K., & Nicholls, M. S. (1986). A monographic study of the genus *Sparganium*. Part 1: Subgenus *Xanthosparganium*. Botanica Helvetica, 96(2), 213–267.

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

Dubovik, D. V., Skuratovich, A. N., & Tretjakov, D. I. (2012). Novye mestonahozhdeniya nekotoryh redkih i ohranyaemyh vidov sosudistyh rastenij dlya flory Belarusi [About new and rare species of vascular plants for the flora of Belarus]. In: Botany (research): Collection of scientific papers 41, 3–20 (in Russian).

Dyukina, G. R., & Kapitonova, O. A. (2005). Genus *Typha* L. in Udmurtia: taxonomical structure, distribution, ecology. Bulletin of Udmurt University. Biology and Earth Sciences, 10, 41–50.

Freeland, J., Ciotir, C., & Kirk, H. (2013). Regional differences in the abundance of native, introduced, and hybrid *Typha* spp. in Northeastern North America influence wetland invasions. Biological Invasions, 15(12), 2651–2665.

Gałosz, J. Z., & Ronikier, M. (2012). Molecular evidence for two rare *Potamogeton natans* hybrids with reassessment of *Potamogeton* hybrid diversity in Poland. Aquatic Botany, 103, 15–22.

Grant, V. (1984). Vidoobrazovanie u rasteniy [Plant speciation]. Mir, Moscow (in Russian).

Iida, S., Kadono, Y., & Kosuge, K. (2013). Maternal effects and ecological divergence in aquatic plants: A case study in natural reciprocal hybrids

between *Potamogeton perfoliatus* and *P. wrightii*. Plant Species Biology, 28, 3–11.
Ito, Y., Tanaka, N., Kim, C., Kaul, R. B., & Albach, D. C. (2016). Phylogeny of *Sparganium* (Typhaceae) revisited: Non-monophyletic nature of *S. emersum* sensu lato and resurrection of *S. acaule*. Plant Systematics and Evolution, 302(1), 129–135.
Ito, Y., Tanaka, N., Pooma, R., & Tanaka, N. (2014). DNA barcoding reveals a new record of *Potamogeton distinctus* (Potamogetonaceae) and its natural hybrids, *P. distinctus* × *P. nodosus* and *P. distinctus* × *P. wrightii* (*P.* × *malainoides*) from Myanmar. Biodiversity Data Journal, 2, 1–17.
Kapitonova, O. A., Platunova, G. R., & Kapitonov, V. I. (2015). The Distribution, biological and ecological features of *Typha shuttleworthii* (Typhaceae) in the Vyatka-Kama Cis-Urals, Russia. American Journal of Plant Sciences, 6, 284–288.
Kaplan, Z. (2007). First record of *Potamogeton* × *salicifolius* for Italy, with isozyme evidence for plants collected in Italy and Sweden. Plant Biosystems, 141(3), 344–351.
Kaplan, Z., & Fehrer, J. (2013). Molecular identification of hybrids from a former hot spot of *Potamogeton* hybrid diversity. Aquatic Botany, 105, 34–40.
Liu, F., Zhang, X. -L., Wang, Q. -F., Liu, H., Wang, G. -Xi, & Li, W. (2013). Resource allocation among sexual, clonal reproduction and vegetative growth of two *Potamogeton* species and their hybrid: Adaptability of the hybrid in relation to its parents. Journal of Systematics and Evolution, 51(4), 461–467.
Nierbauer, K. U., Kanz, B., & Zizka, G. (2014). The widespread naturalisation of *Nymphaea hybrids* is masking the decline of wild-type *Nymphaea alba* in Hesse, Germany. Flora – Morphology Distribution Functional Ecology of Plants, 209(2), 122–130.
Notov, A. A., Garin, E. V., Belyakov, E. A., Zueva, L. V., & Notov, V. A. (2016). Floristicheskie nahodki na ozyorah yugo-zapadnoy chasti Valdayskoy vozvyshennosti (Tverskaya oblast) [Floristic finds on the lakes of the south-west of the Valdai hills (Tver region)]. Herald of Tver State University Series: Biology and Ecology, 3, 92–103 (in Russian).
Padgett, D. J., Les, D. H., & Crow, G. E. (1998). Evidence for the hybrid origin of *Nuphar* × *rubrodisca* (Nymphaeaceae). American Journal of Botany, 85(10), 1468–1476.
Papchenkov, V. G. (2007). Gibridy i maloizvestnye vidy vodnyh rasteniy [Hybrids and little known species of aquatic plants]. Aleksandr Rutman, Yaroslavl (in Russian).
Pedersen, A. T. M., Nowak, M. D., Brysting, A. K., Elven, R., & Bjorå, C. S. (2016). Correction: Hybrid origins of *Carex rostrate* var. *borealis* and *C. stenolepis*, two problematic taxa in *Carex* section *Vesicariae* (Cyperaceae). PLoS ONE, 11(10), 1–18.
Preston, C. D., & Pearman, D. A. (2015). Plant hybrids in the wild: Evidence from biological recording. Biological Journal of the Linnean Society, 115, 555–572.
Rotert, V. A. (1910). Übersicht der sparganien des Russischen reiches (zugleich Europa's). Works of the Botanical Garden of Tartu University, 11(1), 11–32.
Savinykh, N. P., & Cheryomushkina, V. A. (2015). Biomorphology: Current status and prospects. Contemporary Problems of Ecology, 8(5), 541–549.
Savinykh, N. P., Shabalkina, S. V., & Lelekova, E. V. (2015). Biomorphological adaptations of helophytes. Contemporary Problems of Ecology, 8(5), 550–559.
Seregin, A. P. (2012). Flora Vladimirskoy oblasti: Konspekt i atlas [Flora of Vladimir oblast, Russia: Checklist and atlas]. Grif i K, Tula (in Russian).
Shimko, I. I., & Dzhus, M. A. (2011). Dopolneniya k spisku vidov vysshih sosudistyh rasteniy flory Belorusskogo Poozerya [Additions to the species list of vascular plants of the flora of the Belarusian Poozerie]. In: Biological diversity of Belarusian Poozerye. Belarusian State University Named after P. M. Masherov, Vitebsk (in Russian).
Sulman, J. D., Drew, B. T., Drummond, C., Hayasaka, E., & Sytsma, K. J. (2013). Systematics, biogeography, and character evolution of *Sparganium* (Typhaceae): Diversification of a widespread, aquatic lineage. American Journal of Botany, 100(10), 2023–2039.
Taylor, S. A., Larson, E. L., & Harrison, R. G. (2015). Hybrid zones: Windows on climate change. Trends in Ecology & Evolution, 30(7), 398–406.
Vallejo-Marin, M., & Hiscock, S. J. (2016). Hybridization and hybrid speciation under global change. New Phytologist, 211, 1170–1187.
Wiecław, H., & Koopman, J. (2013). Numerical analysis of morphology of natural hybrids between *Carex hostiana* and the members of *Carex flava* agg. (Cyperaceae). Nordic Journal of Botany, 31, 464–472.
Więcław, H., & Wilhelm, M. (2014). Natural hybridization within the *Carex flava* complex (Cyperaceae) in Poland: Morphometric studies. Annales Botanici Fennici, 51(3), 129–147.
Yang, T., Zhang, T.-I., Guo, Y.-H., & Liu, X. (2016). Identification of hybrids in *Potamogeton*: Incongruence between plastid and its regions solved by a novel barcoding marker PHYB. PLoS ONE, 11(11), 1–12.
Zalewska-Gałosz, J., Jopek, M., & Ilnicki, T. (2014). Hybridization in *Batrachium* group: Controversial delimitation between heterophyllous *Ranunculus penicillatus* and the hybrid *Ranunculus fluitans* × *R. peltatus*. Aquatic Botany, 120, 160–168.
Zapfe, L., & Freeland, J. R. (2015). Heterosis in invasive F_1 cattail hybrids (*Typha* × *glauca*). Aquatic Botany, 125, 44–47.