



Научная статья

Распространение и эколого-биологические особенности *Sparganium hyperboreum* (Turphaceae) на территории Западной Сибири

Е.А. Беляков^{1, 2*} , С.А. Николаенко³ ,
В.А. Глазунов³ , А.Г. Лапиров¹ 

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 10

² Череповецкий государственный университет, 162600, Россия, Вологодская обл., г. Череповец, пр. Луначарского, д. 5

³ Тюменский научный центр СО РАН, 625026, Россия, г. Тюмень, ул. Малыгина, д. 86

*eugenbeliakov@yandex.ru

Поступила в редакцию: 04.07.2022

Доработана: 09.08.2022

Принята к печати: 14.08.2022

Опубликована онлайн: 17.11.2022

DOI: 10.23859/estr-220704

УДК 582.522.3:581.41+581.52+581.55

Аннотация. Географический анализ показал, что *S. hyperboreum* наиболее широко распространен в лесотундре и зоне субарктических тундр. В Западной Сибири данный вид произрастает в низко- и слабоминерализованных и слабокислых/нейтральных/слабощелочных прохладных водах с колеблющимся уровнем воды. В местах произрастания он формирует как монодоминантные сообщества (асс. ***Sparganietum hyperborei purum***), так и сообщества, в которых является эдификатором. В южных тундрах *S. hyperboreum* часто встречается в антропогенно трансформированных водоемах и водоемах искусственного происхождения. Вид характеризуется высокой вегетативной подвижностью и экологической пластичностью. Последняя обусловлена возможностью образования четырех экологических форм, зависящих от глубины произрастания. Наряду с этим для *S. hyperboreum* характерна лишь одна биоморфа.

Ключевые слова: ежеголовник северный, морфология, жизненная форма, семенная продуктивность, ареал, фитоценология

Введение

Sparganium hyperboreum Laest. ex Beurl. – ежеголовник северный (род *Sparganium* L.) – ги-поарктоальпийский циркумполярный вид (Ito and Cota-Sánchez, 2014) с дизъюнктивным ареалом. Принадлежит к экологической группе низкотравных гелофитов.

Интерес к исследованию вида связан с его обширным ареалом и ярко выраженным полиморфизмом. Данные по морфологии и экологии *S. hyperboreum* отрывочны и нередко обсуждаются в сравнительном аспекте с *S. natans* L. (Белавская, 1984; Бобров и др., 2014; Тимохина, 1988; Casper and Krausch, 1980; Cook and Nicholls, 1986; Takahashi et al., 2000) либо в плане анализа ключевых морфологических признаков, необходимых для идентификации этих таксонов (Harms, 1973). Определение данного вида ежеголовника осложняется наличием стерильных форм, часто встречающихся на севере Европейской России, в Сибири и на Дальнем Востоке (Бобров и др., 2014), а также пластичностью морфологии побегов и возможной гибридизацией (Harms, 1973). Так, в местах перекрытия ареалов *S. hyperboreum* и *S. natans* встречаются «нетипичные» образцы, обладающие, предположительно, гибридной природой (Бобров и Мочалова, 2014; Мочалова, 2009; Cook and Nicholls, 1986; Harms, 1973; Takahashi et al., 2000).

Детальных исследований по биоморфологии, экологии и фитоценологии *S. hyperboreum* до настоящего времени не проводилось, имеющиеся данные сильно разрознены и не удовлетворяют современным представлениям. В научных публикациях встречаются отрывочные сведения по анатомии, экологии и фитоценологии вида. Сведения по семенной продуктивности указанного растения отсутствуют; кроме того, не раскрыты его эколого-морфологические адаптации.

Целью работы является изучение морфологических особенностей вегетативной и генеративной сфер, семенной продуктивности *S. hyperboreum*, а также обобщение данных, касающихся экологических и фитоценологических особенностей данного вида на территории Западной Сибири.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы, собранные в 2016–2020 гг. на севере Западной Сибири. Для проведения биоморфологического анализа и исследования семенной продуктивности *S. hyperboreum* использовался фиксированный (в 75% спирте) и гербарный материал, собранный в пяти естественных местообитаниях (Рис. 1):

1) Тюменская обл., ЯНАО, Тазовский р-н, водоем в тундре вдоль автодороги в районе с. Газ-Сале, N 67.341° E 78.946° (N = 15);

2) там же, Надымский р-н, п. Пангоды, водоем-карьер, N 65.836° E 74.469° (N = 5);

3) там же, Приуральский р-н, высыхающий водоем, N 67.270155° E 65.758255° (N = 5);

4) Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, отмель, заводь безымянного озера, N 63.853721° E 70.301057° (N = 5);

5) там же, Нижневартовский р-н, Новомолодежное м/р, в 50 км от п. Колекъеган, N 62.154° E 79.445° (N = 6).

Для уточнения биоморфологических особенностей дополнительно исследовано 50 экземпляров растений, хранящихся в гербарии ИВИВ. Биоморфологический анализ растений проводили согласно описанным ранее методам (Беляков и Филиппов, 2018). В отношении вегетативной сферы отмечали общую длину растения, число и длину междоузлий розеточных участков побегов и геофильных корневищ, а также порядок их ветвления. Определяли число листьев на побегах, их длину и ширину, а также длину корней, вели подсчет их числа и порядка ветвления. В генеративной сфере растений измеряли длину цветоноса и его метамеров, определяли число пестичных и тычиночных головчатых соцветий/соплодий, измеряли их диаметр. Семенную продуктивность изучали путем прямого подсчета сформированных (нормально развитых и мелких – недоразвитых) плодиков на побеге. При исследовании морфометрических характеристик плодиков (N = 100) измеряли длину ножки, носика, а также длину основной части плодиков (содержащую костянку) и ее диаметр.

Данные по экологии вида были собраны на 47 водных объектах. В местах произрастания *S. hyperboreum* визуальными определяли тип грунта, с помощью линейки измеряли глубину, уровень pH устанавливали с помощью портативного анализатора HI98130 Combo (Hanna instruments, USA).

Геоботаническое описание пробных площадей производили с использованием традиционных походов к изучению растительного покрова водоемов и водотоков (Белавская, 1979; Катанская, 1981; Папченков, 2001 и др.). При описании учетных площадок отмечали тип водного объекта, экологические особенности местообитания (характер грунта, глубину, скорость течения, температуру и pH воды), составляли список видов, входящих в состав сообщества, отмечали фенологическую фазу, обилие-покрытие. При выделении ассоциаций использовали доминантно-детерминантный подход (Папченков, 2001). Всего было выполнено 47 описаний растительных группировок. Анализ экологических шкал по Д.Н. Цыганову (1983) выполнен на базе работы Л.А. Жуковой с соавт. (2010).

Для составления подробной карты распространения *S. hyperboreum* на территории Западной Сибири использованы гербарные коллекции MW, MHA, IBIW, LE, TK, TMN, NS, NSK, VLA. Всего просмотрено 650 гербарных листов. Для описания распространения вида в широтном направлении

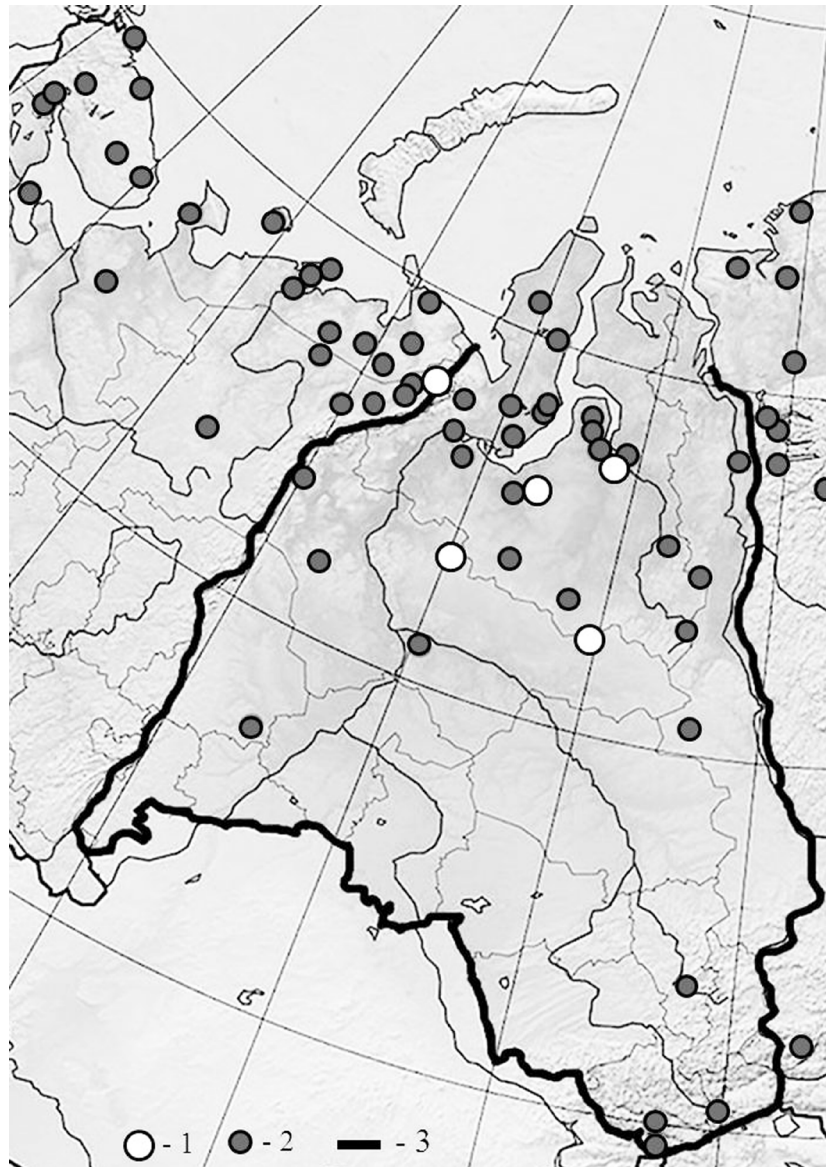


Рис. 1. Общее распространение и места сбора материала для биоморфологического анализа *S. hyperboreum* на территории российской Западной Сибири. 1 – места сбора образцов для морфологического анализа, 2 – распространение вида, 3 – граница российской Западной Сибири.

применялась характеристика геоботанических зон и подзон Западно-Сибирской равнины (Ильина и др. 1976; Ильина и др., 1985).

Числовые значения в тексте работы и в таблицах представлены в виде $x \pm SD$.

Результаты

Распространение

На территории России *S. hyperboreum* широко распространен в пределах от северной тайги до типичных тундр в европейской части (Мурманская и Архангельская обл., Респ. Карелия и Респ. Коми), на Урале и в Сибири (Западная Сибирь: Респ. Алтай, Алтайский край, Ямало-Ненецкий и Ханты-Мансийский АО; Средняя Сибирь: Красноярский край,

Респ. Саха (Якутия), Бурятия, Иркутская обл.; Восточная Сибирь: Респ. Саха (Якутия), Чукотский АО и Магаданская обл.) (Рис. 1). Отметим, что в Западной и Средней Сибири вид заходит в северную часть подзоны средней тайги. В Северо-Восточной Сибири *S. hyperboreum* обнаружен в средней тайге, однако преимущественно встречается в областях с высотной поясностью. В Южной Сибири (территория Алтае-Саянской (Алтайский край, Респ. Алтай и Респ. Тыва) и Байкальской Сибири (Иркутская обл., Респ. Бурятия, Забайкальский край) данный вид распространен исключительно в областях с высотной поясностью. В Северо-Притихоокеанском регионе (Чукотский АО и Камчатский край) места находок приурочены к горным лесотундрам, в Амуро-Сахалинском регионе

(Амурская обл., Хабаровский и Приморский края, север Сахалинской обл.) – к зоне средней тайги и к горным областям.

Экологические особенности

S. hyperboreum в Сибири произрастает, как правило, в ультрапресных водных объектах со слабокислой или близкой к нейтральной реакцией среды (рН воды 5.9–7.5). Обнаруживается по мелководьям озер и озерков, в мелких термокарстовых озерах и ваннах, старицах, карьерах/выемках, придорожных канавах, мочажинах на болотах, медленно текущих ручьях и речках. Встречается на торфянистых, илистых, песчаных и песчаных с наилком грунтах. *S. hyperboreum* предпочитает глубины от 0.2–0.5 до 0.8 м, но может быть обнаружен и на большей глубине.

В пределах основного ареала наблюдаются изменения, связанные с характером местообитаний и обилием встречаемости. В равнинных типичных тундрах *S. hyperboreum* приурочен к озерно-аллювиальным депрессиям и долинам крупных рек, лишь однажды вид был обнаружен в моренном ландшафте. К югу встречаемость и обилие *S. hyperboreum* увеличиваются, на болотах в подзоне южных тундр местами он полностью занимает небольшие полигоны (лесной массив Ары-Мас, Лукунский, Таймырский биосферный заповедник, Красноярский край). Наибольшую парциальную активность *S. hyperboreum* проявляет в северной лесотундре и подзоне субарктических тундр, где произрастает повсеместно в болотных мочажинах, термокарстовых озерах, в мелководных до-

лильных озерах, придорожных канавах, реже в ручьях, пойменных озерах и старицах. В подзоне северной тайги отмечается практически во всех долинных водоемах, но в горы не поднимается.

Анализ полученных данных на базе амплитудной экологической шкалы Д.Н. Цыганова (Жукова и др., 2010) показал, что потенциальная экологическая валентность (PEV) у *S. hyperboreum* изменяется от 0.13 до 0.73 (Табл. 1). Это позволяет характеризовать вид как стеновалентный (СВ) – по шкалам увлажнения почв (Hd), солевого режима (Tr) и освещенности/затенения (Lc); гемистеновалентный (ГСВ) – по термоклиматической шкале (Tm), шкалам переменной увлажнения (fH) и кислотности почв (Rc); мезовалентный (МВ) – по шкалам аридности-гумидности (Om) и богатства почв азотом (Nt); гемизэвивалентный (ГЭВ) – по криоклиматической шкале (Cr) и эвивалентный (ЭВ) – по шкале континентальности климата (Kn) (Табл. 1). Общий индекс толерантности (It) определен для *S. hyperboreum* в значении 0.42. Это свидетельствует о том, что исследуемый вид (в совокупности ко всем факторам) можно охарактеризовать как гемистенобионт. Успешность в освоении экологического пространства вида выражается коэффициентом экологической эффективности ($K_{ec. eff.}$), значение которого достаточно высоко и составляет в среднем 71.67%.

Полученные данные свидетельствуют о том, что распространение *S. hyperboreum* в наибольшей степени лимитировано континентальностью климата, температурным режимом, богатством почв азотом и освещенностью.

Табл. 1. Характеристика потенциальной и реализованной экологических валентностей, коэффициента экологической эффективности и индекса толерантности *S. hyperboreum*. PEV – потенциальная экологическая валентность; REV – реализованная экологическая валентность; $K_{ec. eff.}$ – коэффициент экологической эффективности; It – индекс толерантности; группы экологических шкал: К – климатические; П – почвенные; О/З – шкала освещенности/затенения; группы толерантности вида по экологическим шкалам: МВ – мезобионтный вид; ГСВ – гемистенобионтный вид; СВ – стенобионтный вид. Остальные обозначения приведены в тексте.

Экологическая шкала	Диапазон значения	PEV	REV	$K_{ec. eff.}$ %	It по шкалам	
К	Tm	1–6	0.35 (ГСВ)	0.30	85.71	0.55 (МВ)
	Kn	3–13	0.73 (ЭВ)	0.66	90.41	
	Om	7–14	0.53 (МВ)	0.46	86.80	
	Cr	1–9	0.60 (ГЭВ)	0.53	88.33	
	Hd	19–21	0.13 (СВ)	0.08	61.54	
П	Tr	1–5	0.26 (СВ)	0.21	80.77	0.35 (ГСВ)
	Nt	2–7	0.54 (МВ)	0.45	83.33	
	Rc	5–9	0.38 (ГСВ)	0.31	81.58	
О/З	fH	1–5	0.45 (ГСВ)	0.36	80.00	0.22 (СВ)
	Lc	1–2	0.22 (СВ)	0.11	50.00	

Как и большинство видов рода, *S. hyperboreum* характеризуется высокой экологической пластичностью, проявляющейся в способности изменять экологическую форму. Так, в антропогенных водоемах (придорожных кюветах) подзоны южных кустарниковых тундр Западной Сибири, особенно на отмелях и мелководьях, для *S. hyperboreum* более характерна полупогруженная форма. Для водоемов естественного происхождения, отличающихся большими глубинами, свойственна погруженная форма. В последнем случае вид ведет себя как типичный гидрофит. В северных районах иногда обнаруживается полностью погруженная стерильная форма. При временном обсыхании водоемов вид способен принимать наземную экологическую форму.

Ценотическая характеристика

На территории Западной Сибири, в тундровых термокарстовых и вторичных внутриболотных озерах для *S. hyperboreum* характерно формирование монодоминантных сообществ. В пойменных хорошо прогреваемых озерах увеличивается приток аллохтонного вещества, что способствует развитию мезотрофных и, реже, евтрофных видов; при этом структура сообществ с участием *S. hyperboreum* значительно усложняется, проективное покрытие вида снижается.

В подзоне южных тундр *S. hyperboreum* проявляет себя как апофит, все чаще встречаясь в водоемах искусственного происхождения: придорожных канавах, обводненных понижениях, образующихся в результате подтопления вдоль дорожных насыпей, карьерах. В результате антропогенного евтрофирования на таких, как правило, защищенных от ветра и хорошо прогреваемых участках наряду с *S. hyperboreum* активно развиваются *Utricularia vulgaris* L., *Potamogeton pusillus* L., реже *Lemna trisulca* L. Ассоциации отличаются многоярусностью и более сложным составом.

На основе описанных группировок с участием *S. hyperboreum* нами выделено 10 ассоциаций:

Асс. **Sparganietum hyperborei purum**. Диагностический вид – *S. hyperboreum* с площадью проективного покрытия (ПП) до 70% (глубина до 0.8 м, грунт: все типы). Ассоциация характерна для тундровых термокарстовых и вторичных внутриболотных озера. Общая площадь проективного покрытия (ОПП) ассоциации – 10–70%. Наиболее широко распространена в подзоне южных кустарниковых тундр (в Тазовском районе повсеместно), где встречается во всех типах водных объектов, за исключением пойменных озера. Ассоциация также была отмечена нами в тундровых озерах на Полярном и Приполярном Урале.

Асс. **Utriculariето – Sparganietum hyperborei**. Диагностический вид – *S. hyperboreum* с ПП 20–40%. В качестве содоминанта высту-

пает либо *Utricularia vulgaris* (ПП 30%), либо *Utricularia minor* L. (ПП 10%) (глубина 0.3–0.5 м, грунт: грубодетритный ил, глина, песок). Ассектатор *Myriophyllum sibiricum* Kom. (ПП 3%). ОПП – 20–60%. Ассоциация отмечена в подзонах южной тундры и северной лесотундры, предпочтительно в хорошо прогреваемых антропогенно трансформированных участках водоемов, в которых увеличивается приток аллохтонного вещества, что способствует развитию мезотрофных и, реже, эвтрофных видов растений.

Асс. **Potameto sibirici – Sparganietum hyperborei**. Диагностический вид – *S. hyperboreum* (ПП 30%). В качестве содоминанта в нижнем ярусе сообщества выступает *Potamogeton sibiricus* A. Benn. (ПП 15–20%) (глубина 0.5 м; грунт: ил). ОПП 45–50%. Ассоциация отмечена в подзоне южных тундр на мелководьях пойменных озера.

Асс. **Potameto alpini – Sparganietum hyperborei**. В качестве диагностического вида выступает *S. hyperboreum* (ПП 20–30%). Содоминантом является *Potamogeton alpinus* Hegetschw. (ПП 40%). В составе группировки также отмечен *Hippuris vulgaris* L. с ПП 7% (глубина 0.1–0.3 м; грунт: песок, детрит). ОПП 40–60%. Ассоциация отмечена лишь однажды, в подзоне северной лесотундры (N 66.996111° E 78.270833°) Западной Сибири.

Асс. **Potameto pusilli – Sparganietum hyperborei**. Диагностический вид – *S. hyperboreum*, ПП ~30%. Содоминантом является *Potamogeton pusillus* (ПП 50–70) (глубина 0.5–0.8 м; грунт: ил). ОПП 60–90%. В северной лесотундре в составе ассоциации очень редко встречается *Lemna turionifera* Landolt (ПП 5–7%). Ассоциация отмечена в подзонах южной тундры и северной лесотундры преимущественно на антропогенно трансформированных участках водоемов, карьерах.

Асс. **Warnstorfiето exannulati – Sparganietum hyperborei**. Диагностический вид – *S. hyperboreum* с ПП 20%. В качестве доминанта второго яруса выступает *Warnstorfia exannulata* (Schimp.) Loeske с ПП 40–50%. Нередко в составе данного сообщества встречаются виды рода *Sphagnum* L. и единично *Hippuris vulgaris* (глубина 0.1–0.3 м; грунт: илистый, илисто-песчаный). ОПП 20–40%. Ассоциация широко распространена в подзонах южной тундры и северной лесотундры, обнаруживается на хорошо прогреваемых участках термокарстовых озера, реже в небольших пойменных водоемах. Также отмечена в горной части Западной Сибири (Полярный Урал).

Асс. **Calliergonето cordifolii – Sparganietum hyperborei**. Диагностический вид – *S. hyperboreum*, ПП 20–40%. Доминантом второго яруса является *Calliergon cordifolium* Kindberg с ПП 30–60%. При хорошо развитом моховом покрове в прибрежной зоне водоема и на мелководье в сложении сообщества принимает участие *Sphagnum*

squarrosus Crome (глубина 0.1–0.3 м; грунт: илистый, илисто-песчаный). ОПП 20–70%. Ассоциация часто встречается в подзонах южной тундры и северной лесотундры на мелководье термокарстовых озер, внутриболотных понижениях, подтоплениях вдоль дорог, редко в небольших пойменных водоемах малых рек.

Асс. **Sparganieto hyperborei – Hippuridetum vulgaris**. Эдификатором и диагностическим видом выступает *Hippuris vulgaris* с ПП 7–10%. Доминантом второго яруса сообщества является *S. hyperboreum* (ПП 30–40%). В составе нижнего яруса, в придорожных канавах встречается *Potamogeton pusillus* (ПП 3–5%) (глубина 0.2–0.5 м; грунт: грубодетритный ил). ОПП 20–40%. Ассоциация широко распространена в подзоне южных тундр на подтопленных участках вдоль дорог, у дренажных труб, а также в заливах, малых реках, тундровых термокарстовых и вторичных внутриболотных озерах.

Асс. **Sparganieto hyperborei – Caricetum aquatilis**. Диагностический вид – *S. hyperboreum* (ПП 30–40%). В качестве содоминантов в составе разных ярусов сообщества выступают *Carex aquatilis* Wahlenb. (ПП 30%) и *Utricularia vulgaris* (ПП 20%) (глубина 0.3–0.4 м; грунт: грубодетритный ил). Ассектаторы: *Menyanthes trifoliata* L. и *Equisetum fluviatile* L. (ПП 1–3%). ОПП 40–60%. Ассоциация характерна для пойменных хорошо прогреваемых озер подзоны южных тундр.

Асс. **aqui-herboso – Equisetetum fluviatilis**. В качестве диагностического вида ассоциации выступает *Equisetum fluviatile* с ПП 10–30%. Содоминантами со значительным обилием являются *S. hyperboreum* (ПП 20–60%) и *Myriophyllum verticillatum* L. (ПП 20–40%) (глубина 0.2–0.4 м; грунт: мелкодетритный ил). Реже в ассоциацию входит *Lemna trisulca* (ПП 20–30%). ОПП 30–90%. Ассоциация отмечена на северной границе лесотундры и в подзоне южных тундр в тундровых термокарстовых, внутриболотных и пойменных водоемах. В северной лесотундре в составе ассоциации единично встречается *Arctophila fulva* (Trin.) Andersson. Например, такое сообщество обнаружено в Тазовском р-не, в 139 км на юг по трассе от п. Тазовский, на подтоплении у дороги в районе дренажной трубы (N 66.516095° E 79.350598°).

Морфология

Симподиально нарастающая побеговая система *S. hyperboreum* образована разновозрастными побегами (с учетом фазы почки) – ди- и трициклическими монокарпическими среднерозеточными анизотропными, а также моно- и дициклическими вегетативными розеточными, соединенными между собой системой гипогенных корневищ. Формирование дициклических монокарпических среднерозеточных побегов происходит на базе

трициклических монокарпических. Розеточная часть дициклического монокарпического побега (в отличие от однолетнего монокарпического) характеризуется наличием двух побегов ритма, разделенных между собой участком меньшего диаметра (до 0.16 ± 0.03 см) длиной до 1.50 ± 0.97 см. Первый (ниже расположенный) побег ритма (длина – 0.80 ± 0.20 см, диаметр – 0.23 ± 0.02 см) образован 10–15 укороченными метамерами, второй, расположенный выше (длина – 1.17 ± 0.64 см, диаметр – 0.35 ± 0.08 см), – 6–10(14). В пазухах всех листьев розеточной части побегов обнаружены почки. Часть из них (3–5(7)), расположенных в базальной части побега, развиваются в гипогенные корневища, остальные остаются спящими. В результате итеративного ветвления к концу вегетационного сезона на основе первичного побега формируется симподиальная система анизотропных моноподиальных побегов закрепления до n+3–4 порядков ветвления.

Гипогенные корневища (длина – 12.14 ± 6.74 см, диаметр – 0.11 ± 0.01 см) образованы 6–8 метамерами и располагаются в грунте на глубине до 5–10 см. Корневища, как и у всех видов *Sparganium*, образуются экстравагинально из аксиллярных почек. От узлов корневищ отходят тонкие стеблеобъемлющие чешуевидные листья (катафиллы), в пазухах которых образуются почки. Одна их часть, располагающаяся, как правило, ближе к апикальному концу корневища n-го порядка, обеспечивает ветвление побега возобновления до следующего порядка (n+1), а другая часть почек (расположенных ближе к базальному концу корневища n-го порядка) остаются спящими. Длина метамеров корневищ n+1 порядка ветвления достигает 2.55 ± 1.33 см, диаметр – 0.08 ± 0.01 см.

Корневая система *S. hyperboreum* мочковатая, представлена однолетними стеблеродными придаточными корнями, образующимися в узлах розеточного вегетативного участка побега. Корни ветвятся до n+2 порядка. Число корней, развивающихся в основании розеточного побега, достигает 60.0 ± 20.4 , а их длина – от 15 до 30 см.

Все листья на розеточном участке побега располагаются поочередно в два ряда. Они сидячие, с первоначально замкнутыми влагалищами без язычка, линейными, цельными, цельнокрайними листовыми пластинками, замкнутыми при основании. Листья, как правило, желтовато-зеленого цвета, немного просвечивающие у свежесобранных растений, без килля. На нижней стороне листа (в особенности у гербарных экземпляров) хорошо заметны продольные и поперечные жилки. У наземной (развивающейся на обсыхающих участках водоемов) и полупогруженной форм (развивающейся на глубине 5–10 см) листья розетки достигают длины 22.80 ± 8.00 см и ширины 0.30 ± 0.10 см. У полупогруженных растений

длина листьев, плавающих на поверхности воды, составляет до 48.33 ± 14.11 см, ширина – 0.21 ± 0.06 см. В отдельных случаях ширина листа едва превышает 1 мм. Длина листьев у погруженных стерильных форм, нередко встречающихся на Дальнем Востоке, достигает 69.50 ± 12.16 см, в то время как средний показатель ширины листовой пластинки существенным образом не изменяется.

В зимний период вся сформированная в течение прошлого вегетационного сезона система геофильных корневищ у *S. hyperboreum* сохраняется в грунте, на глубине до 3–5 см. При этом терминальные почки вегетативных розеточных побегов с короткими живыми листьями (развертывающимися в течение зимнего периода) остаются скрытыми основаниями прошлогодних отмерших листьев.

В июле на базе терминальной почки прошлогоднего вегетативного розеточного участка развивается терминальное соцветие. Соцветие фрондозно-брактеозно-эбрактеозное, по типу кисти с флоральными единицами – пазушными головчатыми соцветиями из однополых цветков. У разных экологических форм длина цветоносной оси может сильно варьировать. Например, у наземной формы длина соцветия может достигать 7.83 ± 1.44 см, у полупогруженной – 19.34 ± 6.47 см. У погруженной формы с плавающими на поверхности воды листьями длина цветоносной оси увеличивается до 36.55 ± 8.60 см. Отметим, что цветонос у наземной формы нередко оказывается S-образно изогнут.

Цветоносная ось (включающая соцветие) образована 6–8(9) метамерами. Нижняя часть цветоносной оси образована 2–3 удлинненными метамерами (диаметр 0.21 ± 0.06 см). В их узлах располагаются типичные листья срединной формации с пазушными почками, которые, как правило, не развиваются. В пазухах узлов вышележащих метамеров (1–2(3)) с листьями срединной формации нередко обнаруживаются нереализованные зачаточные пестичные головчатые соцветия. Далее по цветоносной оси располагаются метамеры с реализованными пестичными головчатыми соцветиями (2–3(4)) и одним терминальным тычиночным головчатым соцветием. Нередко все пестичные головки располагаются в пазухах ассимилирующих брактеей. Однако иногда самая верхняя пестичная головка может находиться в пазухе пленчатой, почти незаметной брактеей. В основании тычиночной головки брактеей может быть практически полностью редуцирована. Пестичные и тычиночные головчатые соцветия отграничены друг от друга метамером длиной до 0.77 ± 0.42 см.

Соцветие образовано в своем большинстве из внепазушных, неравномерно расставленных пестичных головок, нижние из которых (1–2(3)) на ножках (нередко сросшихся с осью соцветия при основании). Длина ножки первого (нижнего) соцветия составляет 3.20 ± 0.92 см, второго – 2.16 ± 0.61 см (вторая ножка частично или полностью срастается с главной осью соцветия). Третье пестичное соцветие

Табл. 2. Основные параметры соплодий *S. hyperboreum*.

№ соплодия (снизу вверх)	Общее число плодов в соплодии, шт.	Число крупных плодов, шт.	Число мелких плодов, шт.	Диаметр соплодия, см
1	124.00 ± 32.00	41.50 ± 36.06	82.50 ± 9.20	1.25 ± 0.21
2	93.33 ± 26.10	29.00 ± 41.57	64.33 ± 16.50	1.02 ± 0.35
3	75.71 ± 18.61	36.50 ± 29.08	39.21 ± 24.25	0.96 ± 0.20
4	67.74 ± 18.13	46.88 ± 17.94	20.85 ± 17.32	1.03 ± 0.17
5	60.20 ± 19.05	48.44 ± 16.28	11.75 ± 11.02	1.03 ± 0.17

Табл. 3. Основные параметры соплодий *S. hyperboreum* в подзонах Западной Сибири.

	Общее число плодов в соплодии, шт.	Число крупных плодов, шт.	Число мелких плодов, шт.
Природные подзоны Западно-Сибирской равнины			
Лесотундра	183.12 ± 117.10	121.40 ± 70.77	62.40 ± 58.51
Средняя тайга	149.10 ± 76.55	104.82 ± 61.23	44.27 ± 42.76
Полярный Урал (восточная часть)			
Горные тундры	177.00 ± 40.65	82.00 ± 21.10	95.00 ± 38.77

тие либо сидячее в пазухе листа, либо сближено с расположенным выше, как и в предыдущем случае, за счет срастания его ножки (длиной 0.88 ± 0.37 см) с главной осью соцветия. Таким образом, возникает впечатление скученности верхних пестичных соцветий. В верхней части цветоносная ось заканчивается укороченным междоузлем с сидячим тычиночным головчатым соцветием.

К концу июля – началу августа на монокарпических побегах ежеголовника северного происходит созревание плотных соплодий (терм. по: Левина, 1987). Их число на побеге колеблется от 1 до 5. Наиболее часто встречаются растения с 2 (в 37.5% случаев) и 3 (45.8%) соплодиями. В ~4.1% случаев на побегах располагается 1 либо 4 соплодия и в 8.3% – 5 соплодий. Среднее число плодов в одном соплодии достигает 68.70 ± 21.90 (из них 44.68 ± 21.67 – крупные, нормально развитые и 24.01 ± 22.34 – мелкие, слаборазвитые), диаметр – 1.01 ± 0.20 см. Основные характеристики соплодий ежеголовника северного на монокарпическом побеге представлены в Табл. 2. Согласно этим данным, общее число плодов в реализованных соплодиях уменьшается снизу-вверх, что обусловлено резким снижением числа мелких плодов и ростом числа крупных.

Плод *S. hyperboreum* – сухая верхняя псевдоморфная костянка. В нижней части плод имеет короткую ножку длиной 0.04 ± 0.01 см. Средняя часть плода обычно удлинненно-обратно-яйцевидной, редко – веретеновидной формы (длина 0.30 ± 0.03 см, диаметр 0.14 ± 0.02 см), в средней части со слабо выраженной перетяжкой, нередко – с немногочисленными гладкими продольными ребрами. В верхней части плод довольно резко суживается и переходит в короткий столбик (длиной 0.03 ± 0.01 см). По мере созревания плоды приобретают желтоватый либо желтовато-бурый цвет. Листочки околоцветника прозрачные, светло-коричневые, длиной 0.16–0.23 см.

В условиях Западной Сибири среднее значение фактической семенной продуктивности одного монокарпического побега *S. hyperboreum* составляет 189.31 ± 91.81 плодиков (из них 121.78 ± 62.81 – нормально развитые и 67.53 ± 51.96 – мелкие, недоразвитые). Наши наблюдения показывают, что в подзонах северной лесотундры (Тазовский и Надымский р-ны), средней тайги (Белоярский и Нижневартовский р-ны) и в горной местности (Приуральский р-н) различия между средними показателями семенной продуктивности генеративного побега *S. hyperboreum* статистически недостоверны (Табл. 3).

Обсуждение

S. hyperboreum считается одним из немногих видов, имеющих поясную-зональную приуроченность (Sulman et al., 2013). Его основной ареал

охватывает Арктику, Субарктику и таежную зону северного полушария (Бобров и др., 2014; Тимохина, 1988; Cook and Nicholls, 1986; Harms, 1973; Takahashi et al., 2000). По данным С.Д.К. Cook & М.С. Nicholls (1986), ареал этого вида тянется от Скандинавии в восточном направлении через территорию России (европейская часть, Западная, Средняя и Восточная Сибирь) до Камчатки и о-ва Хоккайдо (Япония). Отметим, что на севере Японии *S. hyperboreum* встречается исключительно в горных районах (Takahashi et al., 2000). В Северной Америке преимущественно трансконтинентальный (в арктико-субарктических и северных альпийских регионах) ареал этого редкого, уязвимого, находящегося под угрозой исчезновения вида (Ito and Cota-Sánchez, 2014) простирается от прибрежных тихоокеанских лесов Юкона до Аляски и далее к Атлантическому побережью Канады (о-ва Ньюфаундленд, Антикости и Кейп-Бретон) (Casper and Krausch, 1980; Cook and Nicholls, 1986). Вид был также обнаружен в Гренландии и Исландии (Cook and Nicholls, 1986). Кроме того, *S. hyperboreum* известен из небольшой области в южных Альпах (Северная Италия), где был отмечен на высоте 2250–2350 м. Альпийские популяции могут представлять собой подлинные ледниковые реликты (Cook and Nicholls, 1986).

Как показывают наши данные и материалы других исследователей (Секретарёва, 2004), *S. hyperboreum* широко распространен во всех районах Российской Арктики. Лишь незначительно вид заходит в бореальную зону, встречается в горной лесотундре (подгольцовый пояс) и в подзоне субарктических тундр. Так, на западе европейской части России *S. hyperboreum* распространен от подзоны северной тайги до зоны тундр (между 64 и 69° с.ш.), где является обычным, однако встречается не очень часто. В северной лесотундре и южных тундрах Западной Сибири данный вид, наоборот, встречается постоянно, массово в мелководьях озер и озерков, реже в воде ручьев (Ребристая, 2013). Здесь северным пределом его распространения является 71° с.ш. (Ребристая, 1998), на что указывают и наши исследования. К южному пределу распространения *S. hyperboreum* в Западной Сибири можно отнести местонахождения в высокогорной части Кузнецкого Алатау (N 53° E 89°) (Некратов и др., 2002) и на плоскогорье Укок (N 49° E 87°) (Камелин и др., 1999) на высоте около 2.5 тыс. м над уровнем моря. Большая часть находок сделана в Республике Тыва (Иванова и др., 2017, Шауло и др., 2003). Отмечена одна находка вида в Западном Саяне (Глушенко и др., 2009). В Средней Сибири *S. hyperboreum* широко распространен от подзоны средней тайги (62–63° с.ш.) (Щербина, 2009) до зоны арктических тундр на 75° с.ш. (в приморских озерах в районе устья р. Ленивой, мыс Стерлегова) (Ходачек и

Соколова, 2004). В Восточной Сибири встречается в тундровых водоемах восточной части Чукотки (Коробков и Секретарёва, 2001). На Камчатке отмечен в лесном, стланиковом и горно-тундровом поясах (Нешатаева, 2009). Широко распространен в Якутии (преимущественно на северо-востоке) и в Магаданской обл. (Бобров и Мочалова, 2017; Мочалова, 2009).

По нашим наблюдениям, на территории Западной Сибири между 60–62° и 68–70° с.ш. в зоне контактов ареалов *S. hyperboreum* и *S. natans* могут быть обнаружены гибридные популяции. Аналогичный широтный диапазон указывался Н. Takahashi et al. (2000) для Восточной Сибири.

S. hyperboreum характеризуется как ультрапресноводный, олиготрофный и мезотрофный гидрофит, экологическим требованиям которого соответствуют тундровые озера, отличающиеся высокой прозрачностью и низкой температурой воды (Панарина и Папченков, 2005; Свириденко и др., 2013; Тетерюк, 2014; Зарубина, 2016; Teteryuk et al., 2022). Следовательно, распространение вида на юг ограничивается двумя главными факторами – летней температурой и трофическими условиями водоемов (Takahashi et al., 2000). В то же время С.Д.К. Cook & М.С. Nicholls (1986) описывают *S. hyperboreum* как вид, не характерный ни для высокоолиготрофных, ни для высокоэвтрофных вод, бедных кальцием. Последнее подтверждается данными S.J. Casper & Н.-Д. Krausch (1980). Иногда *S. hyperboreum* обнаруживается в слабосоленоватых водах (Юзепчук, 1934). Например, этот вид был указан для обводненных или периодически затапливаемых приливами местобитаний в пределах солоноватых маршей, расположенных в районе Болванской губы Печорского моря (междуречье Новая Нерута – Ячей) (Лавриненко и Лавриненко, 2018).

В горных областях *S. hyperboreum* встречается главным образом в мелких тундровых термокарстовых озерах. В равнинных тундрах *S. hyperboreum* приурочен к депрессиям долин крупных рек (старичные озера) (Поспелова, 1998). Этот вид встречается в широком спектре естественных и антропогенно трансформированных биотопов с различными типами грунтов. Так, он отмечен в неглубоких озерах ледникового происхождения, по мочажинам, в старицах, медленно текущих протоках, затоках (Мочалова, 2009; Ребристая, 1998; Юзепчук, 1934) на торфянистых, минеральных и илистых (приуроченных к озерам, расположенным в долинах рек) грунтах (Вехов, 1991; Мочалова, 2009). Предпочитает мелководья глубиной от 0.1–0.3 до 0.5 м. На глубинах до 0.8–1.0(1.5) (Вехов, 1991; Cook and Nicholls, 1986), а иногда и до 2 м (Разумовская и Петрова, 2017) образует стерильные растения с плавающими либо погруженными в воду листьями. Популяции указанного

вида не устойчивы к волновым явлениям (Cook and Nicholls, 1986).

По нашим наблюдениям, в арктической области *S. hyperboreum* чаще вегетирует, однако в благоприятные годы, когда водоемы относительно хорошо прогреваются, можно обнаружить цветущие и плодоносящие растения. Последнее подтверждается и данными других исследователей (Поспелова, 1998; Ребристая, 2013; Щербина, 2009). Например, в тундрах Гыданского п-ова (68–69° с.ш.) и п-ова Ямал (67–71° с.ш.) *S. hyperboreum* произрастает в виде полностью погруженной формы либо формы с плавающими на поверхности воды листьями (Ребристая, 2013; Щербина, 2009). В восточной части Большеземельской тундры (N 67° E 62°) *S. hyperboreum* известен как гелофит – полупогруженное растение (Тетерюк, 2014).

В растительном покрове водоемов *S. hyperboreum* может формировать чистые заросли (асс. **Sparganietum hyperborei purum**), играть роль доминанта или ассектатора. В первом случае площадь ПП *S. hyperboreum* достигает 70%. Такие сообщества характерны для термокарстовых и вторичных внутриболотных озер средне- и северотаежной, южнотундровой подзон Сибири и Дальнего Востока. Асс. **Sparganietum hyperborei purum** также была описана на озерах Мурманской области (оз. Глубокое и Заболотное), расположенных на территории Кандалакшского заповедника (глубина произрастания 0.2–0.4 м) (Панарина и Папченков, 2005), а также в Республике Коми (Teteryuk et al., 2022). Отметим, что описанная в Исландии, Скандинавии и на п-ове Камчатка (оз. Таловское) асс. **Sparganietum hyperborei subpurum** (Нешатаева, 2009; Нешатаев и др., 2017) в Западной Сибири нами не отмечена. Для такой ассоциации характерно незначительное (до 5%) участие других видов макрофитов по сравнению с доминирующим *S. hyperboreum*.

Наиболее часто *S. hyperboreum* занимает ведущее положение в сообществах, где доля других видов оказывается не менее значительной. В таком случае ПП *S. hyperboreum*, как правило, на $\frac{2}{3}$ больше (30–90%), чем у других видов (от 10 до 60%). В качестве примера могут служить описанные нами ассоциации **Utricularieto – Sparganietum hyperborei** и **Potameto sibirici – Sparganietum hyperborei**. Нами и другими исследователями (Панарина и Папченков, 2005) также выделена асс. **Potameto alpini – Sparganietum hyperborei**. Н.Г. Панариной и В.Г. Папченковым (2005) эта ассоциация была отмечена в мезо-дистрофном водоеме на о. Бережной Власов, расположенном на территории Кандалакшского заповедника. Группировка выявлена в условиях илисто-мелкокаменистых донных отложений и глубины 0.4 м. Сообщество двухъярусное: надводный ярус сформирован *S. hyperboreum* (ПП 16%),

нижний ярус образован плавающими на поверхности воды листьями *Potamogeton alpinus* (Balb.) (ПП 75%). Существуют и группировки, где, несмотря на значительное ПП, *S. hyperboreum* передает роль эдификатора другому виду (занимающему более высокий ярус в сообществе), пусть и с гораздо меньшим покрытием. В качестве примера приведем асс. **aqui-herboso** – **Equisetum fluviatilis**, в которой ПП *Equisetum fluviatile* колеблется от 10 до 30%, а ПП *S. hyperboreum* – от 40 до 90%. Группировка с другим эдификатором – *Hippuris vulgaris* (асс. **Sparganieto hyperborei** – **Hippuridetum vulgaris**) – также была описана и на водоемах Командорских островов (ОПП сообщества – до 80%) (Мочалова и Якубов, 2004).

Ежеголовник северный может встречаться в группировках в качестве сопутствующего вида. Так, например, на оз. Таловском *S. hyperboreum* входит в состав асс. **Batrachietum trichophylli subpurum** (формация **Batrachietum trichophylli**) наряду с другими макрофитами, такими как *Sparganium emersum* Rehmman, *Arctophila fulva* (Trin.) Anderson, *Potamogeton gramineus* L., *Subularia aquatica* L., *Callitriche palustris* L. (Нешатаев и др., 2017). На этом же озере *S. hyperboreum* отмечен в составе асс. **Callitrichetum palustris subpurum** (формация **Callitrichetum palustris**), где является одним из 10 сопутствующих видов (Нешатаев и др., 2017). На оз. Имандра *S. hyperboreum* отмечен в составе асс. **Isoetetum echinosporae** и асс. **Potametum praelongii**, а также в прибрежных тростниковых зарослях (Разумовская и Петрова, 2017). В обводненных или периодически затапливаемых приливами местообитаниях (солоноватые марши в районе Болванской губы) *S. hyperboreum* в качестве малолюбимого сопутствующего вида входит в состав асс. **Eleocharietum palustris** (Лавриненко и Лавриненко, 2018). Аналогичная ситуация характерна и для ассоциации *Batrachospermum turfosum* Bory de Saint-Vincent (ПП 10–20%) + *Isoetes echinospora* Durieu (ПП 5%), описанной на озере без названия (N 63°36'45" E 70°57'13"), расположенном севернее оз. Вон-Васынглор (Ханты-Мансийский АО – Югра) (Свириденко и др., 2019). В составе группировки *S. hyperboreum* был отмечен в виде единичных побегов вместе с *Carex aquatilis* Wahlenb. и *C. rostrata* Stokes. Недавно на территории Ненецкого АО было описано сообщество ежеголовника северного с гипновыми мхами (*Warnstorfia exannulata* (Schimp.) Loeske) (Teteryuk et al., 2022). Подобные сообщества отмечены и нами в Западной Сибири.

Отметим, что *S. natans*, близкий *S. hyperboreum* в экологическом и таксономическом плане, также нередко формирует как моновидовые ассоциации (асс. **Sparganietum natanti purum**), так и ценозы (асс. **Utricularieto** – **Sparganietum natanti**) (Belyakov and Philippov, 2018).

S. hyperboreum и *S. natans* обладают сходной морфологией как вегетативной, так и генеративной сфер (Бобров и Мочалова, 2014; Belyakov and Philippov, 2018; Harms, 1973). Наиболее выраженным различием между этими двумя видами является характер листовой пластинки: у *S. hyperboreum* листья, плавающие на поверхности воды, часто более узкие и толстые, немного просвечивающие в свежесобранном состоянии (Мочалова, 2009), в то время как у *S. natans* они тонкие, просвечивающие, продольные и поперечные жилки выражены четче. Другим основным отличием между видами являются индивидуальные особенности морфологии плодиков. Плодики *S. hyperboreum*, как правило, меньшего диаметра, нередко имеют многочисленные гладкие продольные ребра. Однако основным таксономически значимым показателем в данном случае является длина столбика, который практически отсутствует у *S. hyperboreum* (Cook and Nicholls, 1986; Harms, 1973). Заметим, что размерные характеристики плодов *S. hyperboreum*, зафиксированные нами, в полной мере соответствуют сведениям, представленным другими исследователями (Белавская, 1984; Тимохина, 1988; Cook and Nicholls, 1986; Harms, 1973).

Литературные данные по числу плодиков, приходящихся на одно соплодие *S. hyperboreum*, оказались противоречивы. Согласно А.П. Белавской (1984), среднее число плодиков в соплодии достигает 27, в то время как показатель, полученный нами, существенно выше. По-видимому, А.П. Белавская (1984) учитывала только крупные, хорошо развитые плодики.

Заключение

S. hyperboreum – циркумполярный гипоарктический вид с дизъюнктивным ареалом, произрастающий исключительно в северном полушарии. Наиболее широкое распространение он получил в Арктике и Субарктике – в подзонах северной лесотундры и субарктических тундр. В подзоне субарктических тундр *S. hyperboreum* представляет собой регионально среднеактивный вид. Здесь его можно считать индикатором соответствующего зонально-климатического рубежа и использовать для мониторинга климатических изменений в нашем секторе Арктики. Расширение ареала в южном направлении происходит исключительно на больших высотах Евразии и Северной Америки. Здесь он встречается в горно-таежном, субальпийском и альпийском высотных поясах.

Имеющиеся сведения позволяют характеризовать *S. hyperboreum* как ультрапресноводный, олиготрофный и мезотрофный вид, предпочитающий прохладные воды с колеблющимся уровнем воды. Встречается также в слабосоленоватых водах. Распространен в мелких горно-тундровых

термокарстовых озерах, неглубоких озерах ледникового происхождения, в мочажинах болот, старицах, медленно текущих протоках, затонах. Произрастает на различных типах грунтов на глубинах от 0 до 0.8–1.5(2) м. Широкий диапазон уровня воды в местах обитания способствовал формированию у *S. hyperboreum* четырех экологических форм (наземной; полупогруженной; погруженной с плавающими на поверхности воды листьями; полностью погруженной глубоководной стерильной). На территории России вид часто произрастает в низко- и слабоминерализованных слабокислых/нейтральных/слабощелочных водах.

Результаты анализа с использованием экологических шкал позволяют отнести вид к гемистенобионтной группе. Распространение лимитировано континентальностью климата, температурным режимом, богатством почв азотом и освещенностью.

Для территории севера Западной Сибири установлено, что в тундровых термокарстовых и вторичных внутриводотных озерах для вида характерно формирование монодоминантных сообществ (асс. **Sparganietum hyperborei purum**), при этом ПП *S. hyperboreum* в отдельных случаях достигает 70%. В подзоне южных кустарничковых тундр *S. hyperboreum* проявляет себя как апофит, часто встречаясь на антропогенно трансформированных участках и водоемах искусственного происхождения в асс. **Sparganieto hyperborei – Hippuridetum vulgaris, aqui-herboso – Equisetum fluviatilis, Utricularieto – Sparganietum hyperborei, Potameto pusilli – Sparganietum hyperborei** и др.

Полученные нами данные позволили установить, что жизненная форма *S. hyperboreum* – травянистый поликарпик; летне-зимнезеленый, вегетативно подвижный явнополицентрический длиннокорневищный малолетник с кистевидной корневой системой, анизотропными среднерозеточными ди- и трициклическими монокарпическими побегами и частично погруженными либо плавающими на поверхности воды листьями; микриптофит. Аналогичный тип жизненной формы характерен, по-видимому, для всех представителей подрода *Xanthosparganium*. Вид характеризуется большой вегетативной подвижностью и эффективным вегетативным размножением, хотя не исключено и генеративное размножение. Хранение семян этого вида в воде при низких положительных температурах в течение 8.8 мес. после сбора дает достаточно высокий показатель лабораторной всхожести – $60.0 \pm 6.7\%$.

Финансирование

Исследование выполнено в рамках государственных заданий № 121051100099-5 «Разнообразие, структура и функционирование сообществ

водорослей и растений континентальных вод» и № 121041600045-8 «Западная Сибирь в контексте Евразийских связей: человек, природа, социум».

ORCID

Е.А.Беляков [ID 0000-0001-8465-9037](https://orcid.org/0000-0001-8465-9037)
 С.А. Николаенко [ID 0000-0002-4545-9240](https://orcid.org/0000-0002-4545-9240)
 В.А. Глазунов [ID 0000-0003-0344-024X](https://orcid.org/0000-0003-0344-024X)
 А.Г. Лапиров [ID 0000-0001-6962-6800](https://orcid.org/0000-0001-6962-6800)

Список литературы




- Белавская, А.П., 1979. К методике изучения водной растительности. *Ботанический журнал* **64** (1), 32–41.
- Белавская, А.П., 1984. К морфологии плодов рода *Sparganium* (Typhaceae) флоры СССР. *Ботанический журнал* **69** (12), 1662–1668.
- Беляков, Е.А., Филиппов, Д.А., 2018. Влияние изменения экологических условий на морфологию *Sparganium natans* L. (Typhaceae) в таежной зоне Европейской России. *Трансформация экосистем* **1** (1), 91–103. <https://doi.org/10.23859/estr-180326>
- Бобров, А.А., Мочалова, О.А., 2014. Заметки о водных сосудистых растениях Якутии по материалам Якутских гербариев. *Новости систематики высших растений* **45**, 122–144.
- Бобров, А.А., Мочалова, О.А., 2017. Водные сосудистые растения долины Колымы: разнообразие, распространение, условия обитания. *Ботанический журнал* **102** (10), 1347–1378.
- Бобров, А.А., Мочалова, О.А., Чемерис, Е.В., 2014. Заметки о водных и прибрежно-водных растениях Камчатки. *Ботанический журнал* **99** (9), 1025–1043.
- Вехов, Н.В., 1991. Гидро- и гидатофиты Воркутинского промышленного района (восток Большеземельской тундры): состав и динамика расселения в естественных биотопах. *Ботанический журнал* **76** (6), 852–859.
- Глуценко, Л.А., Дубовская, О.П., Иванова, Е.А., Шулепина, С.П., Зуев, И.В., Агеев, А.В., 2009. Гидробиологический очерк некоторых озер горного хребта Ергаки (Западный Саян). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология* **3** (2), 355–378.
- Жукова, Л.А., Дорогова, Ю.А., Турмухаметова, Н.В., Гаврилова, М.Н., Полянская, Т.А., 2010.

- Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. МарГУ, Йошкар-Ола, Россия, 368 с.
- Зарубина, Е.Ю., 2016. Видовое разнообразие и структура растительного покрова разнотипных водоемов и водотоков территории Бованенковского нефтегазоконденсатного месторождения (Полуостров Ямал). *Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа* 2 (91), 50–55.
- Иванова, М.О., Волкова, П.А., Копылов-Гуськов, Ю.О., Бобров, А.А., 2017. Флористические находки в южных природных районах Республики Тувы и в охранной зоне заповедника «Убсунурская котловина». *Turczaninowia* 20 (4), 15–25. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.2>
- Ильина, И.С., Лапшина, Е.Н., Лавренко, Н.Н., Мельцер, Л.И., Романова, Е.А., Богоявленский, Б.А., Махно, В.Д. 1976. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1:1500000. ГУГК, Москва, СССР, 1 л.
- Ильина, И.С., Лапшина, Е.И., Лавренко, Н.Н., Мельцер, Л.И., Романова, Е.А., Богоявленский, Б.А., Махно, В.Д., 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Наука, Новосибирск, СССР, 251 с.
- Камелин, Р.В., Шмаков, А.И., Дьяченко, С.А., 1999. Некоторые флористические находки 1995–1998 г. на плоскогорье Укок. *Turczaninowia* 2 (4), 42–43.
- Катанская, В.М., 1981. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Наука, Ленинград, СССР, 187 с.
- Коробков, А.А., Секретарёва, Н.А., 2001. Анализ флоры «Южной Чукотки» (Нижнеанадырский округ). *Krylovia* 3 (2), 63–77.
- Лавриненко, О.В., Лавриненко, И.А., 2018. Классификация растительности соленых и солоноватых маршей Большеземельской тундры (по побережью Баренцева моря). *Фиторазнообразие Восточной Европы* 12 (3), 82–143. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10028>
- Мочалова, О.А., 2009. Род *Sparganium* (Sparganiaceae) в Магаданской области. *Ботанический журнал* 94 (8), 1235–1241.
- Мочалова, О.А., Якубов, В.В., 2004. Флора Командорских островов. Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, 120 с.
- Некратов, Н.Ф., Некратова, Н.А., Некратова, А.Н., 2002. Видовой состав сосудистых растений Кузнецкого Алатау. *Исследовано в России* 5, 2022–2036.
- Нешатаев, В.Ю., Нешатаева, В.Ю., Якубов, В.В., 2017. Растительность акватории и побережий озера Таловское и его окрестностей (Корякский округ, Камчатский край). *Растительность России* 31, 59–76. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2017.31.59>
- Нешатаева, В.Ю., 2009. Растительность полуострова Камчатка. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 554 с.
- Панарина, Н.Г., Папченков, В.Г., 2005. Растительный покров водоемов и водотоков Кандалакшского государственного природного заповедника (Кандалакшский залив, Белое море). В: Распопов, И.М. (ред.), *Труды Кандалакшского заповедника. Вып. 11*. Рыбинский Дом печати, Рыбинск, Россия, 166 с.
- Папченков, В.Г., 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. ЦМП МУБиНТ, Ярославль, Россия, 213 с.
- Пospelova, Е.Б., 1998. Сосудистые растения Таймырского заповедника (аннотированный список видов). В: Юрцев, Б.А. (ред.), *Флора и фауна заповедников. Вып. 66*. Боровичская типография, Боровичи, Россия, 102 с.
- Разумовская, А.В., Петрова, О.В., 2017. Сосудистые растения озера Имандра. *Ботанический журнал* 102 (1), 62–78.
- Ребристая, О.В., 1998. Анализ северных пределов распространения растений Ямала (на уровне ценофлор). В: Юрцев, Б.А. (ред.), *Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Материалы IV рабочего совещания по сравнительной флористике*. Санкт-Петербург, Россия, 158–172.
- Ребристая, О.В., 2013. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. ЛЭТИ, Санкт-Петербург, Россия, 312 с.
- Свириденко, Б.Ф., Свириденко, Т.В., Мамонтов, Ю.С., 2013. Экологические таблицы для целей фитоиндикации состояния водных

- объектов при инженерно-экологических изысканиях на территории Ханты-Мансийского Автономного Округа – Югры. *Северный регион: наука, образование, культура* 1 (27), 40–70.
- Секретарёва, Н.А., 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 131 с.
- Тетерюк, Б.Ю., 2014. Флора озер Харбейской системы (восток Большеземельской тундры). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология* 7 (3), 291–302.
- Тимохина, С.А., 1988. *Sparganium* L. – Ежеголовник. В: Красноров, И.М. (ред.), *Флора Сибири. Т. 1. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae*. Наука, Новосибирск, Россия, 88–92.
- Ходячек, Е.А., Соколова, М.В., 2004. Ботанико-географическая характеристика широтного профиля северо-западного побережья полуострова Таймыр (бассейн реки Ленивой). *Ботанический журнал* 89 (4), 563–581.
- Цыганов, Д.Н., 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Наука, Москва, СССР, 197 с.
- Шауло, Д.Н., Додук, А.Д., Молокова, Н.И., 2003. Флористические находки в Республике Тыва (3). *Turczaninowia* 6 (4), 35–42.
- Щербина, С.С., 2009. Флора сосудистых растений Центральносибирского государственного биосферного заповедника и сопредельных территорий. *Turczaninowia* 12 (1–2), 71–241.
- Юзепчук, С.В., 1934. Сем. XVI. Ежеголовниковые – Sparganiaceae Engl. В: Комаров, В.Л. (ред.), *Флора СССР. Т. I*. Издательство АН СССР, Ленинград, СССР, 219–229.
- Casper, S.J., Krauch, H.D., 1980. Sußwasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Anthophyta. Teil 1. Lycopodiaceae bis Orchidaceae. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, Germany, 404 p.
- 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.
- Harms, V.L., 1973. Taxonomic studies of North American *Sparganium*. I. *S. hyperboreum* and *S. minimum*. *Canadian Journal of Botany* 51, 1629–1641.
- Ito, Yu, Cota-Sánchez, J.H., 2014. Distribution and conservation status of *Sparganium* (Typhaceae) in the Canadian prairie provinces. *Great Plains Research* 24 (2), 119–125. <https://doi.org/10.1353/gpr.2014.0019>
- 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. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300048>
- Takahashi, H., Volotovskiy, K.A., Sato, T., 2000. A quantitative comparison of distribution patterns in four common *Sparganium* species in Yakutia, Eastern Siberia. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 51 (2), 155–167.
- Teteryuk, B.Yu., Lavrinenko, O.V., Kipriyanova, L.M., 2022. *Sparganium hyperborei* – new alliance in water-bodies of the Arctic and mountainous regions of Eurasia. *Botanica Pacifica* 11 (2), 1–8. <https://doi.org/10.17581/bp.2022.11208>

Article

Distribution, ecology and biology of *Sparganium hyperboreum* (Typhaceae) in Western Siberia

Eugeny A. Belyakov^{1, 2*} , Svetlana A. Nikolaenko³ ,
Valeriy A. Glazunov³ , Aleksandr G. Lapirov¹ 

¹ I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

² Cherepovets State University, pr. Lunacharskogo 5, Cherepovets, Vologda Region, 5162600 Russia

³ Tyumen Scientific Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Malygina 86, Tyumen, 625026 Russia

*eugenybeliakov@yandex.ru

Abstract. Geographical analysis has shown that *Sparganium hyperboreum* is most widespread in the forest-tundra and in the subarctic tundra subzone. In Western Siberia, this species grows in low and slightly mineralized and slightly acidic/neutral/slightly alkaline cool waters with fluctuating water level. It forms both monodominant communities (**Sparganietum hyperborei purum** association), and communities in which it is an edifier. In the southern tundra, *S. hyperboreum* is often found in anthropogenically transformed water bodies and man-made reservoirs. The species is characterized by high vegetative mobility and ecological plasticity with four ecological forms, depending on the depth of growth. Along with this, *S. hyperboreum* is characterized by only one life form.

Key words: bur-reed, morphology, life form, seed productivity, area, phytocenology