

БОТАНИКА

УДК 582.542.7-14+581.46

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СОЦВЕТИЙ ТРЕХ ВИДОВ ЕЖЕГОЛОВНИКОВ (*SPARGANIUM MICROCARPUM* (NEUM.) RAUNK., *SPARGANIUM ERECTUM* L. И *SPARGANIUM EMERSUM* REHM.)

Е.А. Беляков, А.Г. Лапиров

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок

В сравнительном аспекте изучены морфологические особенности соцветий трех видов ежеголовников: *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *S. erectum* L. и *S. emersum* Rehm. Показано, что основная флоральная единица соцветий видов рода *Sparganium* – головчатое соцветие, состоящее из однополых цветков, расположенных по спирали. Рассмотрены структурные особенности главной и боковых цветоносных осей.

Ключевые слова: ежеголовники, соцветия, морфология.

Введение. Хохряков (2008) справедливо акцентирует внимание на том, что «... репродуктивные органы [растений] в форме соцветий ... являются неотъемлемой частью вегетативного тела, их жизненной формы, без которой описание ... габитуса будет неполным ...». Репродуктивные органы высших растений должны входить в сферу интересов биоморфологии, а изучение их морфологической структуры имеет важное теоретическое и практическое значение (Кузнецова, 1991; Кузнецова и др., 1992).

Исследование генеративных структур представителей семейства *Sparganiaceae* Rudolphi проводили как зарубежные, так и отечественные ученые (Gluck, 1924; Casper, Krauch, 1980; Леонова, 1982; Coock, Nichols, 1986, 1987; Бойко, Алексеев, 1990; Дубына, 1993; Леллекова, 2006). В основе большинства работ этих авторов – описание таксономически значимых признаков, среди которых: количество и диаметр головок, состоящих из однополых цветков, закономерности расположения тычиночных и пестичных головок и особенности их прикрепления к цветоносу (на ножках или сидячие). Немалое значение исследователи придают и видоспецифичным морфологическим признакам мужских и женских цветков: форме и размерам рыльца, длине столбика, завязи и листочков околоцветника (Gluck, 1924; Casper, Krauch, 1980; Coock, Nichols, 1986, 1987). Форма листочков околоцветника также является значимым показателем видовой принадлежности ежеголовников (Флора..., 1979).

Говоря о соцветиях ежеголовников заметим, что Каспер и Краух (Casper, Krauch, 1980) положили в начало диагностического ключа рода

Sparganium деление соцветий на два типа – разветвленные, по крайней мере в нижней части, и неразветвленные. Позднее, Кук и Нихолс (Cook, Nichols, 1986, 1987) при проведении тщательной таксономической ревизии рода *Sparganium*, наряду с ключами и последующим описанием каждого вида (включая диагностику, синонимы с типификацией, карты распространения, вариации и др.), уделили серьезное внимание флоральной биологии различных видов ежеголовников. Ими было представлено схематическое изображение соцветий ежеголовников, иллюстрирующее не только различия в характере и взаимном расположении мужских и женских элементов, но и специальную терминологию, применяемую при характеристике генеративной сферы (Cook, Nichols, 1986). При этом, под соцветием данные авторы понимают часть растения, несущую головки. Схемы, показывающие расположение пестичных и тычиночных головок на соцветиях нескольких видов ежеголовников приводит в своей книге Мюншер (Muenscher, 1944).

Несмотря на вышеупомянутые работы, структурные особенности соцветий ежеголовников, а также группировок их цветоносных осей изучены еще недостаточно полно. Поэтому в данной работе мы акцентировали внимание на подробном описании морфологии генеративной сферы (в сравнительном аспекте) видов, принадлежащих к под родам *Melanosparganium* и *Xanthosparganium*. К первому подроду принадлежат ежеголовники мелкоплодный (*Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk.) и прямой (*Sparganium erectum* L.), ко второму – ежеголовник всплывший (*Sparganium emersum* Rehm.).

В настоящей работе, следуя Кузнецовой с соавторами (1992), мы используем термин «соцветие» «... в нейтральном описательном смысле, обозначая собой любую группировку цветоносных осей, о которой в данный момент идет речь ...». При этом мы характеризуем с единых позиций особенности цветоносных осей и закономерности цветорасположения всех трех видов ежеголовников.

Методика. Изучение морфологии генеративной сферы *S. emersum*, *S. microcarpum* и *S. erectum* приводили в 2009-2011 гг. с конца июня до начала августа, два раза в месяц на малых реках Ярославской области: Великая (напротив дер. Образцово), Корожечна (близ дер. Масальское), Ильд (ниже с. Верхне-Никульское) и Сутка (недалеко от места её слияния с р. Ильд). Сбор цветущих растений проводился на хорошо освещенных заиленных участках рек близ берега, а также солнечных и полутененных участках с песчаным грунтом. Растения росли в прибрежной зоне на глубине от 5-10 до 35-60 см.

В каждый срок отбирали от 5(10)-15 экземпляров растений каждого вида. Растения целиком выкапывали из грунта, промывали и укладывали в полиэтиленовые пакеты для доставки в лабораторию, где и проводился подробный морфологический анализ. В течение всего

вегетационного сезона было отобрано более 400 генеративных растений.

Для характеристики генеративной сферы измеряли: общую длину цветоноса, длину метамеров, его составляющих, подсчитывали количество женских и мужских соцветий, определяли их локализацию и характер расположения на оси соцветия, измеряли их диаметр. При этом измеряли длину и ширину листьев цветоноса, определяли емкость пазушных почек.

Все элементы генеративной сферы растений тщательно зарисовывались; большая часть генеративных растений фотографировалась (Canon Power Shot A590IS).

Все данные статистически обработаны. В тексте работы и таблицах приведены средние значения величин и отклонения от них.

Результаты и обсуждение. *S. emersum*, *S. erectum* и *S. microcarpum* на территории Ярославской области считаются обыкновенными растениями (Лисицына и др., 2009) и относятся к экологической группе низкотравных гелофитов (Папченков, 2003). *S. emersum* произрастает по мелководьям и берегам рек, озер и водохранилищ, болот, канав, прудов, кювет со стоячими или быстротекущими водами, *S. erectum* – по заболоченным берегам рек, стариц, озер, водохранилищ со стоячей или слабо текущей водой. *S. microcarpum* растет в тех же местах, что и *S. erectum*, предпочитая, по-видимому, более прохладные воды (Лисицына и др., 2009). Нередко *S. emersum* и *S. microcarpum* произрастают достаточно близко друг к другу. Плотные заросли одного вида иногда свободно смыкаются с зарослями другого, что говорит о сходстве их экологических потребностей.

По нашим данным (Лапиров, Беляков, 2010) соцветие у *S. emersum* фрондозно-фрондулозно-брактеозно-эбрактеозное, организовано по типу кисти с флоральными единицами – пазушными головчатыми соцветиями из однополых цветков. Это полностью совпадает с характеристикой соцветия, ранее приведенной Лелековой (2006). Главная ось соцветия нарастает моноподиально; ее длина – $52,6 \pm 18,7$ см, включая префлоральное междуузлие ($7,5 \pm 0,8$ см).

В отличие от ежеголовника всплывшего, соцветие *S. microcarpum* и *S. erectum* – фрондозно-брактеозно-эбрактеозное, организованное по типу кисти с флоральными единицами – пазушными головчатыми соцветиями из однополых цветков (Лапиров, Беляков, 2011). Главная ось соцветия у этих видов, также как и у предыдущего, нарастает моноподиально. Её длина, включая префлоральное междуузлие, у *S. erectum* – $100,4 \pm 1,0$ см, что в 2,4-2,7 раз превышает размеры главной оси у *S. microcarpum*. При этом, средние размеры префлорального междуузлия у *S. microcarpum* лишь незначительно превышают подобные величины у *S. erectum* (рис. 1, табл. 1).

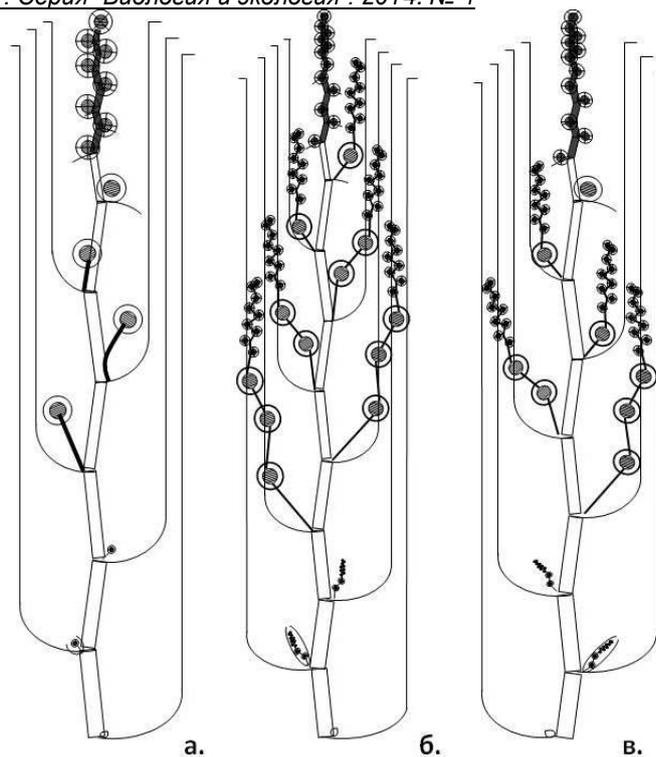
У всех исследованных видов ежеголовников в сечении главная ось соцветия овальной или округлой формы.

Длина метамеров главной оси соцветия у всех трех видов чаще изменяется по одновершинной кривой (табл. 1), реже по двухвершинной. В последнем случае пик второй вершины будет значительно ниже пика первой. У всех исследованных нами видов главная ось заканчивается укороченными междуузлиями с располагающимися поочередно в узлах сидячими мужскими головчатыми соцветиями. Их число у *S. emersum* колеблется в пределах от 3 до 8 (чаще 6-7), в то время как у *S. microcarpum* – от 7 до 15, а у *S. erectum* – от 9 до 21. После увядания мужские соцветия и их брактей полностью опадают; на оси соцветия остаются хорошо видимые рубцы.

В местах прикрепления мужских головок главная ось соцветия часто образует четко видимую извилистую структуру, которая в верхней своей части может сглаживаться. Так у *S. emersum* в базальной части ось с мужскими соцветиями может отклоняться на угол $160,0^\circ$, в средней – на угол $120,0^\circ$, а на самой вершине — на угол до $90,0^\circ$ (рис. 2). У остальных двух видов (*S. microcarpum*, *S. erectum*) извилистость структуры мужской части соцветия проявляется гораздо слабее, хотя в районе участков с женскими соцветиями извилистость осей хорошо заметна (Лапиров, Беляков, 2011). Здесь углы изгиба могут быть достаточно разнообразны: острые – $38,0^\circ$ и более, и тупые – $130,5^\circ$ и менее (рис. 3). Такими же особенностями у ежеголовников прямого и мелкоплодного обладают и оси второго порядка.

В области женских соцветий у *S. emersum* обнаружен осевой сдвиг или конкаулесценция, т.е. прирастание боковой оси, заканчивающейся женским головчатым соцветием, к главной оси соцветия. Длина участка прирастания боковой оси к главной увеличивается снизу вверх, тем самым достигая полного срастания у верхних 1-2-х женских головок (табл. 2). В связи с этим самые верхние женские соцветия выглядят сидячими на главной оси. Прирастание боковой оси к главной оси соцветия иногда наблюдается и у *S. microcarpum* и *S. erectum*, хотя размеры участков срастания не столь велики (до 0,4 мм) по сравнению с предыдущим видом.

Головчатые соцветия, располагающиеся на боковых осях, повернуты на угол $20,0^\circ$ относительно друг друга. Это заметно на уже хорошо сформированном зачаточном соцветии. Верхние женские головчатые соцветия (1–2) *S. emersum* и *S. microcarpum* имеют брактей, в отличие от латеральных женских головчатых соцветий *S. erectum*, не имеющих брактей.



Р и с . 1 . Структура соцветий: а) *S. emersum*; б) *S. microcarpum*; в) *S. erectum*.

Примечание:

Условные обозначения		Условные обозначения	
	Длинные метамеры главной оси соцветия		Ось второго порядка
	Укороченные метамеры главной оси соцветия		Пазушная почка
	Зачаток оси второго порядка (как правило, не реализующейся) из пестичных (1-2, гораздо реже 3) и комплекса тычиночных головчатых соцветий в пазухе прицветной чешуи		Зачаток оси второго порядка (как правило, не реализующейся) из пестичных (1-2, много реже 3) и комплекса тычиночных головчатых соцветий
	Соцветие — головка из тычиночных цветков		Соцветие — головка из пестичных цветков
	Лист срединной формации		Лист верховой формации — брактея

Изменение длин метамеров главной оси соцветия
S. emersum, *S. microcarpum* и *S. erectum*

	Метамеры (снизу вверх)	<i>Sparganium</i>		
		<i>emersum</i>	<i>microcarpum</i>	<i>erectum</i>
Длина префлорального междоузлия, см	1	7,5±0,8	10,4±4,4	9,3±2,5
Длина вышележащих метамеров соцветия, см	2	6,1±2,1	14,1±1,7	22,5±2,1
	3	12,9±9,9	11,2±0,8	14,0±2,5
	4	4,7±0,6	7,8±1,7	9,8±1,7
	5	3,7±0,4	8,2±3,9	6,9±1,0
	6	3,5±0,2	3,3±0,6	5,8±1,2
	7	3,1±0,6	2,6±0,4	4,3±0,1
	8	4,8±2,3	2,0±0,3	2,9±0,1
	9	—	—	2,47*
	10	—	—	3,90*
Общая длина участка с мужскими головчатыми соцветиями, см		6,1±1,4	3,8±1,6	12,9±0,5
Общая длина соцветия, включая префлоральное междоузлие, см		52,6±18,7	39,1±2,6	100,4±1,0

Примечание. * – присутствуют у единичных экземпляров растений.

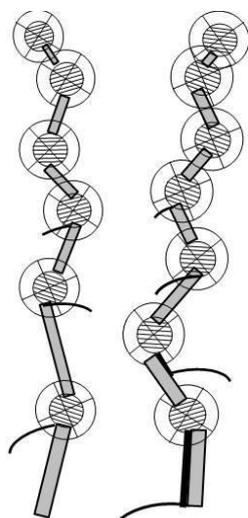


Рис. 2. Структура участка с тычиночными головчатыми соцветиями *S. emersum*

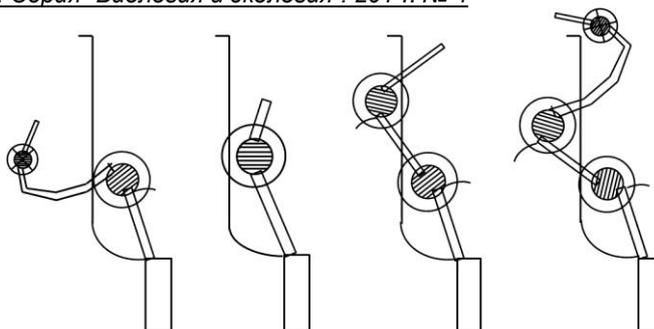


Рис. 3. Структура участка оси второго порядка с пестичными головчатыми соцветиями *S. microcarpum* и *S. erectum*

Таблица 2

Изменение длины области срастания боковой оси, несущей пестичные головки с главной осью соцветия у *S. emersum*

	Боковые оси (снизу вверх)			
	1	2	3	4
Длина области срастания, в см	0,6±0,3	1,0±0,4	1,4±0,7	пестичное головчатое соцветие расположено в пазухе листа

Отметим, что длина листьев срединной формации закономерно уменьшается от базальной к апикальной части соцветия, в среднем, на $6,0 \pm 1,0$ см (табл. 3).

Таблица 3

Изменение линейных размеров листьев *Sparganium emersum*, *Sparganium microcarpum* и *Sparganium erectum* (начиная от префлорального междуузлия)

Вид	Длина листьев в пределах соцветия, в см (порядок следования узлов соцветия — снизу-вверх)					
	4	5	6	7	8	9
<i>S. emersum</i>	16,1±5,4	8,0±2,6	4,2±1,8	1,9±1,3	0,6±0,2	—
<i>S. microcarpum</i>	37,7±12,1	24,5±10,6	15,1±9,0	7,9±6,4	4,5±3,9	2,7±1,8
<i>S. erectum</i>	46,8±4,5	34,3±8,0	20,7±5,0	14,3±5,0	7,9±6,4	6,4±4,8

У всех исследуемых нами видов листья срединной формации, входящие в состав соцветия были: очередные, цельные, цельнокрайние, зеленые, мясистые и кожистые, сверху слабо вогнутые, сидячие, с первоначально замкнутыми влагалищами без язычка, с линейными пластинками, замкнутыми при основании, на конце закругленные. Жилкование листьев параллельное. У *S. emersum* срединные листья

были шириной до 0,9–1,1 см, с ярко выраженной трехгранностью, особенно в базальной части. У *S. microcarpum* ширина листьев достигает 1,5–2,0 см; снизу имеют острый выступающий киль. Продольные жилки светлые, просвечивающие. Листья *S. erectum* являются более узкими и изящными, по сравнению с таковыми у *S. microcarpum*.

Таблица 4
Основные параметры боковых цветоносных осей II порядка
S. microcarpum и *S. erectum*

Развитые оси второго порядка – снизу вверх	Вид	Общая длина цветоносной оси II порядка, см	Длина участка с мужскими соцветиями, см	Кол-во мужских соцветий	Кол-во женских соцветий
IV	<i>S. microcarpum</i>	17,2±7,7	5,8±3,4	8,0±1,5	2,6±1,1
	<i>S. erectum</i>	30,0±5,4	12,3±0,1	15,0±2,0	2,0±1,0
V	<i>S. microcarpum</i>	15,5±3,9	8,0±1,9	9,5±1,6	2,3±1,0
	<i>S. erectum</i>	26,9±6,5	11,7±0,8	16,0±2,0	3,0±1,0
VI	<i>S. microcarpum</i>	10,6±4,3	6,2±3,4	8,6±1,5	1,8±0,7
	<i>S. erectum</i>	26,1±3,7	12,1±0,2	13,0±1,0	2,0±1,0
VII	<i>S. microcarpum</i>	10,8±1,0	5,6±1,8	8,5±3,1	2,0±0,8
	<i>S. erectum</i>	25,4±4,6	11,6±0,8	16,0±5,0	2,0±1,0
VIII	<i>S. microcarpum</i>	10,0±1,7	5,8±3,5	9,3±4,1	1,6±0,6
	<i>S. erectum</i>	20,5±4,7	9,1±2,3	13,0±1,0	2,0±1,0
IX	<i>S. microcarpum</i>	6,5±2,1	5,0±4,5	6,5±2,1	1,5±0,7
	<i>S. erectum</i>	18,4±5,9	9,4±3,2	12,0±7,0	2,0±1,0
X	<i>S. erectum</i>	16,7*	2,9*	12,0*	2,0±1,0

Примечание. IV-X боковые цветоносные оси в пазухах 4-го и последующих листьев срединной формации; * — присутствуют у единичных экземпляров растений.

У всех видов ежеголовников в пазухах листьев срединной формации образуются боковые цветоносные оси, нарастающие моноподиально. Причем в пазухах реже первого, чаще второго и третьего, листа соцветия (снизу вверх) они несут нереализованные женские и (или) мужские головчатые соцветия. Так, у ежеголовника всплывшего есть только женские, у остальных двух видов – женские и мужские или только мужские головчатые соцветия.

Вышележащие (в пазухе 4-го и последующих листьев) боковые цветоносные оси хорошо развиты. У *S. microcarpum* и *S. erectum*, в отличие от *S. emersum*, они образованы сравнительно большим числом метамеров (в основном за счет участка с мужскими головчатыми соцветиями) (табл. 4). На боковых осях сначала располагаются по 1–3 (чаще по 2) женских соцветия. Иногда на растении встречаются два женских соцветия, располагающиеся точно друг напротив друга, что встречается достаточно редко.

Длина метамеров участка с мужскими соцветиями на боковых

цветоносных осях изменяется по одновершинной кривой. Средняя длина участка с мужскими соцветиями у *S. erectum* ($12,9 \pm 0,5$ см) лишь незначительно превышает подобные значения у *S. microcarpum* ($9,9 \pm 3,2$ см). При этом максимальное количество мужских пазушных головчатых соцветий у *S. erectum* может достигать 21, что значительно превышает их число у *S. microcarpum* (до 13) (табл. 4).

У двух представленных нами видов (*S. microcarpum* и *S. erectum*) женские и мужские соцветия находятся в сидячем положении на осях II порядка. Каждая женская головка имеет кроющий лист – брактею, длина которой не превышает размеры соцветия. У мужских головок брактей отсутствуют.

Иногда, на самой первой реализованной оси соцветия II порядка женские соцветия не закладываются. Данная ось может достигать значительной длины (до 27,0 см). Чаще, это явление встречается у *S. erectum*. Кроме того, у ежеголовника мелкоплодного и прямого на верхушке главной оси (ниже участка с мужскими соцветиями) могут располагаться 1–2, много реже до 4-х женских головчатых соцветий. Таким образом, иногда, самые верхние женские и все мужские соцветия выглядят сидячими на главной оси.

Женские и мужские головчатые соцветия всех трех видов состоят из многочисленных плотно прилегающих друг к другу однополых цветков, расположенных по спирали. Количество женских цветков в головчатом соцветии обычно равно количеству позднее образованных плодов. У ежеголовников сначала открываются женские соцветия, а затем, после их отцветания, раскрываются мужские. В конце июля – начале августа происходит созревание соплодий.

Заключение. Основной флоральной единицей соцветия видов рода *Sparganium* выступает головчатое соцветие, состоящее из однополых цветков, расположенных по спирали. У *S. emersum* – это фрондозно-фрондулозно-брактеозно-эбрактеозное соцветие, организованное по типу кисти с флоральными единицами – пазушными головчатыми соцветиями из однополых цветков. Соцветие *S. microcarpum* и *S. erectum* – фрондозно-брактеозно-эбрактеозное, также организованное по типу кисти.

Авторы выражают благодарность д. б. н. Н.П. Савиных (Вятский государственный гуманитарный университет) за ценные замечания по тексту статьи.

Список литературы

- Бойко Г.А., Алексеев Ю.Е. 1990. Ежеголовник всплывший // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. С. 63-77.
- Дубына Д.В. 1993. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды. Киев: Наукова думка. С. 344-346, 346-347.
- Кузнецова Т.В. 1991. О применении метода комплементарных моделей в ботанической морфологии // Журн. общ. биол. Т. 52. № 2. С. 222-231.
- Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. 1992. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб.: Химико-фармацевтический институт. 127 с.
- Лапиров А.Г., Беляков Е.А. 2010. Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium emersum* Rehm. // Гидрботаника 2010: I(IV) Междунар. конф. по водным макрофитам (пос. Борок, 9-13 октября 2010 г.). Ярославль: Принт Хаус. С. 181-184.
- Лапиров А.Г., Беляков Е.А. 2011. Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. // Ярославский педагогический вестник. Естественные науки. Ярославль: Изд-во ЯГПУ. Т. 3. № 1. С. 133-138.
- Лелекова Е.В. 2006. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: дис. ... канд. биол. наук. Киров. 114 с.
- Леонова Т.Г. 1982. Пор. Рогозовые, сем. Рогозовые // Жизнь растений. Т. 6: Цветковые растения, или покрытосеменные растения (Magnoliophyta, или Angiospermae). М.: Просвещение. С. 461-466.
- Лисицина Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. 2009. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М.: Товарищество научных изданий КМК. 219 с.
- Папченков В.Г. 2003. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. Рыбинск: Рыбинский Дом печати. С. 23-26.
- Флора Европейской части СССР. 1979. Л.: Наука. Т. IV. 324 с.
- Хохряков А.П. 2008. Фенобиоморфологическая классификация жизненных форм и специализация репродуктивного цикла высших растений // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров: Лобань. С. 14-26.
- Casper S.J., Krauch H.D. 1980. Lycopodiaceae bis Orchidaceae // Pteridophyta und Anthophyta. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. Т. 1. S. 76-91.
- Cook C.D.K., Nichols M.S. 1986. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 1. Subgenus *Xanthosparganium* Holmberg // Botanica Helvetica. Bd. 96. Hf. 2. S. 213-168.
- Cook C.D.K., Nichols M.S. 1987. A monographic study of the genus *Sparganium* (Sparganiaceae). Part 2. Subgenus *Sparganium* // Botanica Helvetica. Bd. 97. Hft. 1. S. 1-44.
- Gluck H. 1924. Untergetauchte und Schwimmblattflora // Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena: Verlag von Gustav Fischer. Т. 4. S. 538-558.
- Muenschler W.C. 1944. Aquatic plants of the United States. Ithaca, New York. P. 18-27.

**THE STRUCTURAL FEATURES OF INFLORESCENCES OF
THREE SPECIES OF BUR-REEDS (*SPARGANIUM MICROCARPUM*
(NEUM.) RAUNK., *SPARGANIUM ERECTUM* L. AND *SPARGANIUM*
EMERSUM REHM.).**

E.A. Belyakov, A.G. Lapirov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok

Morphological features of inflorescences of three species of bur-reeds: *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *S. erectum* L. and *S. emersum* Rehm. have been investigated. The basic floral unit of inflorescences in species of the genus *Sparganium* is the capitate inflorescence, composed of unisexual flowers, arranged in a spiral. The structural features of main and lateral flowering axes of the mentioned species are examined.

Keywords: *bur-reeds, inflorescences, morphology.*

Об авторах:

БЕЛЯКОВ Евгений Александрович – аспирант, младший научный сотрудник лаборатории высшей водной растительности, ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН», 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, e-mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru.

ЛАПИРОВ Александр Григорьевич – кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории высшей водной растительности, ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН», 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, e-mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru.

Беляков Е.А. Структурные особенности соцветий трех видов ежеголовников (*Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *Sparganium erectum* L. и *Sparganium emersum* Rehm.) / Е.А. Беляков, А.Г. Лапиров // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 1. С. 148-158.