

БИОЛОГИЯ

УДК 582.675.1+ 581.522.6

О. А. Лебедева, А. Г. Лапиров

О распространении некоторых видов шелковников (*Ranunculaceae*) в водоемах и водотоках Ярославского Поволжья

Проанализированы способы и особенности рассеивания вегетативных и генеративных диаспор трех видов гидрофитов: *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Van den Bosch, *B. circinatum* (Sibth.) Spach и *B. kauffmanii* (Clerc) V. Krecz. – на Рыбинском водохранилище и впадающих в него малых реках. Показано, что гидрохория является наиболее важным способом распространения диаспор.

Ключевые слова: гидрофиты, шелковники, распространение, способы и особенности рассеивания вегетативных и генеративных диаспор.

O. A. Lebedeva, A. G. Lapirov

On Spread of Some Species of *Batrachium* (*Ranunculaceae*) in Streams of the Volga Region in the Yaroslavl Region

Ways and patterns of dispersion of vegetative and generative diaspores of three hydrophyte species, *Batrachium trichophyllum* (Chaix) van den Bosch, *B. circinatum* (Sibth.) Spach and *B. kauffmanii* (Clerc) V. Krecz. in the Rybinsk Reservoir and inflowing small rivers are analyzed. It is shown that hydrochory is the most important way of the diaspores dispersion.

Keywords: hydrophytes, *Batrachium*, spread, ways and patterns of dispersion of vegetative and generative diaspores.

В водоемах и водотоках Ярославской области лидирующими по обилию и частоте встречаемости являются три вида шелковников: *B. trichophyllum*, *B. circinatum* и *B. kauffmanii*, – естественные местообитания которых существенно различаются. Первые два вида предпочитают верховья водохранилищ, пруды, старицы, болотные мочажины со стоячей или слабо-проточной водой [10], местообитания *B. kauffmanii* представляют собой мелководные, хорошо освещаемые солнцем участки русел небольших рек с высокими скоростями течения и интенсивным размывом ложа с образованием валунно-галечниковых перекатов. По мнению некоторых исследователей [16] «...увеличение площадей, занятых ассоциациями с участием шелковников, является тревожным признаком деградации экосистем водоемов и водотоков». Отсюда закономерно возникает необходимость изучения способов и особенностей рассеивания генеративных и вегетативных диаспор данных видов. Под диаспорами, мы, следуя L. Van der Pijl (1982, цит. по

[20]) и Е. А. Брагиной и Т. Б. Батыгиной [3], понимаем какие-либо вегетативные части и генеративные органы (плоды, семена и др.) растений, служащие для их размножения и расселения. При этом заметим, что необходимость подобных специальных образований (диаспор) является прямым следствием прикрепленности к субстрату (неподвижности) взрослых особей растений [9]. Поскольку шелковники – традиционно сложная с таксономической точки зрения группа (от признания ее самостоятельным родом или подродом *Ranunculus* L.), в данной работе мы, следуя А. А. Боброву [2], принимаем *Batrachium* в качестве самостоятельного рода.

Материалы и методы исследования

Изучение особенностей распространения *B. trichophyllum*, *B. circinatum* и *B. kauffmanii* проводилось в течение сезонов вегетации 2006–2012 гг. в естественных местообитаниях шелковников, на мелководьях Рыбинского водохранилища и впадающих в него малых реках (Ильдь,

Сунога, Ломиха и Орлек). На исследованных участках водоемов отмечали характер и структуру зарослей данных видов шелковников, фенофазу растений, измеряли скорость течения, глубину произрастания, температуру воды, определяли характер грунта и наличие в нем орешков шелковников. Плавуемость орешков исследуемых видов изучали экспериментально в лабораторных условиях по стандартной методике С. Н. Санникова [13]. Для измерения необходимых морфологических параметров растений использовали микроскоп МБС-10 с окулярмикрометром.

Результаты и обсуждение

Диссеминация, или процесс рассеивания генеративных диаспор, – важнейший процесс, количественная оценка которого чрезвычайно сложна, а дальность и темп расселения растений относится к числу наименее доступных для изучения [9]. Подобное утверждение в полной мере относится к шелковникам, вопросы диссеминации и расселения которых изучены недостаточно, а сведения о способах распространения весьма фрагментарны и требуют, на наш взгляд, дополнительных исследований.

Рассматривая генеративные диаспоры изучаемых видов, отметим, что плод шелковников – многоорешек. Количество плодиков (орешков) в соплодии у изученных видов варьирует: от 15 до 35 у *B. circinatum*, более 35 у *B. trichophyllum* и до 49 у *B. kauffmanii*. Средняя длина орешка не превышает 2,0 мм, высота – около 1,5 мм. Зрелые плодики золотистого или светло-коричневого цвета с легким восковым налетом имеют яйцевидную форму, волнообразно скульптурированную с боков, и покрыты тонкими, отстоящими друг от друга волосками, гигроскопические свойства которых, вероятно, способствуют распространению орешков в условиях повышенной влажности.

По нашим данным, по продолжительности стадии диссеминации, следуя классификации E. Ulbrich (1907–1908, цит. по [5]), шелковники можно отнести к брадиспорам с периодом диссеминации два месяца и более. Именно для этой группы растений характерны соплодия с многочисленными плодами, созревающими не одновременно, часто расположенными на осях различных порядков [5]. Так у *B. circinatum* и *B. trichophyllum* период отделения всех плодиков от материнского растения может растянуться на два месяца, время диссеминации – июль-август. У *B. kauffmanii* из-за особых условий произра-

стания [8], процесс диссеминации несколько короче – с середины июня по вторую декаду июля. Семенная продуктивность растений значительно варьирует, составляя 300–500 плодиков на одно растение, и напрямую зависит от мощности растения, которая достигается формированием плодов не только на главном, но и на боковых побегах. Заметим, что Н. Н. Каден [5] для некоторых видов шелковников (включая и изучаемые нами виды, которые у него в работе отнесены к *Ranunculus*) отмечает, что период их диссеминации длится с середины июня до конца сентября, то есть около 4-х месяцев. Погруженные в воду орешки под воздействием ветра и волновых движений достаточно легко отделяются от плодоложа и разносятся течением по водоему. По мнению ряда исследователей [1, 5], способность диаспор шелковников длительное время держаться на поверхности воды обусловлена наличием развитой плавательной ткани экзокарпия, а также плотным эндокарпием или семенной оболочкой. Другими универсальными гидрохорными приспособления водных лютиков являются надежная защита семени от смачивания и плавуемость [15]. Экспериментальные исследования, проведенные нами в лабораторных условиях, показали, что в стеклянных сосудах большая часть орешков изученных видов (80 %) могут держаться на поверхности воды от 90 до 110 суток, остальные (20 %) сразу или в течение 1–2 суток опускались на дно. Исходя из этого, мы полагаем, что при распространении их водой потенциал этих двух групп будет также различен. По мнению канадских ученых, такая «...дихотомия в плавающем поведении семян...» представляет собой «...бимодальную гидрохорную стратегию рассеивания...» [22]. В природе, как показали наши наблюдения, основная часть плодиков уносится водными потоками, остальные задерживаются в зарослях еще не подверженных морфологической дезинтеграции материнских растений (летняя межень) (*B. trichophyllum*, *B. circinatum*) или на тонком слое наилка в углублении валунов (*B. kauffmanii*). Несмотря на это, реально значимый перенос орешков невелик, и, например, для шелковника волосистолистного на мелководьях Рыбинского водохранилища из-за прибойной волны ограничивается дистанцией от 3 до 5 м. Гораздо выше (от 2 до 5 км) этот показатель на малых реках Ильдь и Сунога, впадающих в водохранилище [7]. Ссылаясь на мнение ряда исследователей, М. Н. Barrat-Segretain [18] тем не менее замечает, что рассеивание ди-

аспор водой количественно важно на относительно короткие расстояния. Хотя существует и другая точка зрения, согласно которой семена эффективны для дальнего рассеивания и колонизации свободных местообитаний (Alvarez et al., 2005; Bacles et al., 2006 – все цит. по [21]).

Как показали наши наблюдения, орешки исследованных видов шелковников, обладающие определенной степенью амфибийности, хорошо переносят высыхание, но при увеличении сроков хранения переходят в состояние неглубокого физиологического покоя, свойственного большинству растений [12] умеренной зоны. Способность орешков шелковников находиться в состоянии покоя дает возможность растениям выжить при периодически повторяющихся колебаниях уровня воды и, как следствие, временном обсыхании мелководий, а также создает в почве запас семян, что является важным приспособительным механизмом для сохранения и распространения видов.

Тем не менее у многих водных и некоторых воздушно-водных видов рассеивание с помощью вегетативных диаспор доминирует над генеративным [18, 24]. Более того, литературные данные по плавучести вегетативных диаспор немногочисленны и касаются незначительного числа видов растений [20]. Подобные высказывания справедливы и по отношению к шелковникам. Так, по нашим сведениям, обильное расселение шелковников обеспечивается не только гидрохорными приспособлениями орешков, но и анатомо-морфологическими особенностями побеговой сферы растений. В течение вегетационного сезона симподиально нарастающая побеговая система *B. trichophyllum*, *B. kauffmanii* и *B. circinatum* теряет свою целостность вследствие неспециализированной морфологической дезинтеграции [14], формируя вегетативные и вегетативно-генеративные фрагменты побегов (раметы) [7, 8, 11]. Уровень их развития и дальнейшая судьба различны: они либо укореняются, либо дрейфуют, переносясь течением на расстояние от 1 км и более. Сравнивая наши данные с материалами зарубежных исследователей, заметим, что М. Е. Johansson and С. Nilsson (1993, цит. по [21]) показали: в крупных шведских реках вегетативные фрагменты *Ranunculus lingua* рассеивались на расстояние до 3-х км и сохранялись в основном в изгибах рек и на выступающих препятствиях. По результатам исследований датских ученых [23], в малых и средних датских долинных реках стеблевые фрагменты *Ranunculus peltatus* дрейфуют на расстояние до 4605 метров. В сред-

них голландских долинных реках минимальная дистанция рассеивания вегетативных пропагул составляет от 0 до 6 км [19]. В связи с этим справедливо замечено, что существенный разброс в параметрах рассеивания вегетативных пропагул зависит как от биологических особенностей растений (морфологии растений и плавучести их частей), так и от гидроэкологических особенностей местообитания (размеров рек и ручьев, скорости и направления их течения, глубины, колебаний уровня, характера изгибов русла, размещения группировок растений и т. п.) [23].

Подтверждая вышесказанное, заметим, что на малых реках Сунога, Ильдь, Ломиха и Орлек наблюдается изменчивый характер биотопов на протяжении русла. Ширина русла исследованных рек изменялась от 5,0 до 25,0 м, скорость течения на протяженных участках достигала 0,4–0,7 м/сек, от 0,3 до 1,5 м менялась глубина произрастания шелковников. При этом наблюдалась отчетливая тенденция к возрастанию числа зарослей шелковников от русловых (прямых) зон к заводям и старицам и от начала вегетационного периода к его середине. Считаем, что преобладание прибрежных зарослей над русловыми определяется главным образом гидрологическими особенностями исследованных участков, важнейшими из которых являются проточность и постоянство уровня. Вследствие комплексного воздействия данных факторов основная масса семян и автономных вегетативных побегов закрепляется в прибрежной зоне на несколько лет, в то время как в русловой зоне с преобладанием песчаных грунтов и течения этого не происходит.

Выборочный анализ наилка и речного мусора, остающегося в прибойной полосе на участке незащищенных мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища (в районе с. Глебово), показал, что орешки шелковников здесь встретить практически невозможно, тогда как в мочажинах и заливах, расположенных в непосредственной близости к побережью, отмечены куртины *B. trichophyllum* и *B. circinatum*. Их появление, вероятнее всего, произошло благодаря заносу генеративных диаспор водоплавающими птицами. Тем самым подтверждается мнение Н. Н. Кадена [5], который, используя несколько измененную классификацию способов диссеминации по агентам Е. Ulbrich (1928, цит. по [5]), относит шелковники в группу аллохоров, в две подгруппы: эпизоохоров и эндозоохоров. Первая подгруппа характеризуется наличием специальных приспособлений, способствующих прикреп-

лению плодов или семян, вторая – связана с особенностями прохождения их через пищеварительный тракт животных после поедания. Наши наблюдения показали, что экзокарпий орешков исследованных видов, находящихся более суток в воде, постепенно ослизняется, поэтому плодики при помощи воды и ила легко могут прикрепляться к ногам, перьям и клювам водяных и болотных птиц, которые разносят их по другим водоемам. Максимальные расстояния, на которые перемещаются генеративные диаспоры шелковника этим способом, составляют не более 1–2 км. Как показали наши наблюдения, достаточно высокая плотность семян (70–90 шт/м²) на мелководных участках (обычных местах кормежки птиц) в период диссеминации обусловлена их сгоном волнами в закрытые части водоема. Основными распространителями орешков шелковника по водоемам Ярославской области могут быть кряква, чирок-трескунок, широконоска, свиязь, шилохвость, лысуха и гуси на пролете

(Папченков, устное сообщение). Роль этих видов птиц в эпизоохорном распространении ряда макрофитов отмечали и некоторые зарубежные ученые [17, 18 и др.]. Среди растительных кормов у водоплавающих птиц семена шелковников не являются доминирующим объектом, но зачастую присутствуют в рационе питания [4].

Таким образом, изученные виды шелковников можно считать полихорными растениями, способными распространяться с помощью вегетативных и генеративных диаспор различными агентами (водой, животными). Однако в исследованных водоемах преобладающим является гидрохорное распространение с помощью вегетативных фрагментов растений, при этом «... о расселении можно говорить лишь в том случае, когда в местах заноса диаспор уже появились взрослые особи этого вида, достигшие генеративной фазы, и произошло закрепление вида в новом участке ареала или новом биотопе» [9].

Библиографический список

1. Агапова, Н. Д. Семейство Лютиковые (*Ranunculaceae*) [Текст] / Н. Д. Агапова // Жизнь растений. – Т. 5. – М., 1980. – С. 210–216.
2. Бобров, А. А. Шелковники (*Batrachium* (DC.) S.F. Gray, *Ranunculaceae*) Европейской части России и их систематика [Текст] / А. А. Бобров // Материалы Всерос. школы по гидробиологии. – Борок, 2003. – С. 70–81.
3. Брагина, Е. А., Батыгина, Т. Б. Диаспора [Текст] / Е. А. Брагина, Т. Б. Батыгина // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. – Т. 3. Системы репродукции. – СПб. : Мир и семья, 2000. – С. 420–428.
4. Горшков, Ю. А., Аюпов, А. С. Ресурсы водоплавающих птиц Татарики [Текст] / Ю. А. Горшков, А. С. Аюпов. – Казань, 1989. – 118 с.
5. Каден, Н. Н. Плоды и семена среднерусских лютикоцветных [Текст] / Н. Н. Каден // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1950. – Т. 55, Вып. 6. – С. 71–90.
6. Лебедева, О. А. Биология шелковника волосистого (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.) [Текст] : автореф. дис. ... канд. биол. наук / О. А. Лебедева. – Сыктывкар, 2006. – 18 с.
7. Лебедева, О. А. Ритм сезонного развития *Batrachium circinatum* (Sibth.) Sprach в водоемах Ярославской области [Текст] / О. А. Лебедева // Труды VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – Т. 2. – М., 2009. – С. 17–20.
8. Лебедева, О. А. Фенологическое развитие *Batrachium kauffmanii* (*Ranunculaceae*) в малых реках Ярославской области [Текст] / О. А. Лебедева. – Ярославский педагогический вестник. – 2012. – № 1. – Т. III (Естественные науки). – С. 98–103.
9. Левина, Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы [Текст] / Р. Е. Левина. – М. : Наука, 1981. – 96 с.
10. Лисицина, Л. И. Флора водоемов волжского бассейна [Текст] / Л. И. Лисицина, В. Г. Папченков, В. И. Артеменко. – СПб., 1993. – 219 с.
11. Мовергоз, Е. А. Биоморфология *Ranunculus circinatus* и *R. Glueckii* (*Ranunculaceae*) в Верхнем Поволжье [Текст] : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. А. Мовергоз. – Сыктывкар, 2012. – 18 с.
12. Николаева, М. Г. Биология семян [Текст] / М. Г. Николаева, И. В. Лянгузова, Л. М. Поздова. – СПб. : СПбГУ, 1999. – 232 с.
13. Санников, С. Н., Санникова, Н. С. Гипотеза гидрохорного расселения популяций хвойных древесных растений [Текст] / С. Н. Санников, Н. С. Санникова // Экология. – 2007. – № 2. – С. 83–88.
14. Смирнова, О. В. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф [Текст] / О. В. Смирнова [и др.] // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М., 1976. – С. 14–43.
15. Тахтаджян, А. Л. Морфологическая эволюция покрытосемянных [Текст] / А. Л. Тахтаджян. – М., 1948. – 301 с.
16. Шкарубо, А. Д. Высшая водная и околородная растительность г. Могилева [Текст] / А. Д. Шкарубо // Материалы XXXVII междунар. науч. конференции «Студент и научно-технический процесс». – Новосибирск, 1999. – 87 с.

17. Arber, A. Water plants: a study of aquatic angiosperms [Text] / A. Arber. – Cambridge: Cambridge University Press, 1920. – 436 p.

18. Barrat-Segretain M. H. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review / M. H. Barrat-Segretain // *Vegetatio*. – 1996. – vol. 123. – P. 13–37.

19. Boedeltje G., Bakker J. P., Bekker R. M., Van Groenendael J. M., Soesbergen M. Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool / G. Boedeltje, J. P. Bakker, R. M. Bekker, J. M. Van Groenendael, M. Soesbergen // *Journal of Ecology*. – 2003. – vol. 91. – P. 855–866.

20. Boedeltje G., Bakker J. P., Brinke A. T., Van Groenendael J. M., Soesbergen M. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported / G. Boedeltje, J. M. Bekker, A. T. Brinke, J. M.

Van Groenendael, M. Soesbergen // *Journal of Ecology*. – 2004. – vol. 92. – P. 786–796.

21. Boedeltje G., Ozinga W. A., Prinzing The trade-off between vegetative and generative reproduction among angiosperms influences regional hydrochorous propagule pressure / G. Boedeltje, W. A. Ozinga, A. Prinzing // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008. – Vol. 17. – P. 50–58.

22. Pollux B. J. A., Verbruggen E., Van Groenendael J. M., Ouborg N. J. Intraspecific variation of seed floating ability in *Sparganium emersum* suggests a bimodal dispersal strategy / B. J. A. Pollux, E. Verbruggen, J. M. Van Groenendael, N. J. Ouborg // *Aquatic Botany*. – 2009. – vol. 90. – P. 199–203.

23. Riis T., Sand-Jensen Dispersal of plant fragments in small streams / T. Riis, K. Sand-Jensen // *Freshwater Biology*. – 2006. – vol. 51. – P. 274–286.

24. Sculthorpe, C. D. The biology of aquatic vascular plants [Text] / C. D. Sculthorpe. – London: Arnold, 1967. – 610 p.

Библиографический список

1. Agapova, N. D. Semeystvo Lyutikovyye (Ranunculaceae) [Tekst] / N. D. Agapova // *Zhizn' rasteniy*. – T. 5. – M., 1980. – S. 210–216.

2. Bobrov, A. A. Shelkovniki (Batrachium (DC.) SF Gray, Ranunculaceae) Yevropeyskoy chasti Rossii i ikh sistematika [Tekst] / A. A. Bobrov // *Materialy Vseros. shkoly po gidrobotanike*. – Borok, 2003. – S. 70–81.

3. Bragina, Ye. A., Batygina, T. B. Diaspora [Tekst] / Ye. A. Bragina, T. B. Batygina // *Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii*. – T. 3. Sistemy reproduksii. – SPb. : Mir i sem'ya, 2000. – S. 420–428.

4. Gorshkov, Yr. A., Ayupov, A. S. Resursy vodoplavayushchikh ptits Tatarii [Tekst] / Yr. A. Gorshkov, A. S. Ayupov. – Kazan', 1989. – 118 s.

5. Kaden, N. N. Plody i semena srednerusskikh lyutikovsvetnykh [Tekst] / N. N. Kaden // *Byul. MOIP. Otd. biol.* – 1950. – T. 55, Vyp. 6. – S. 71–90.

6. Lebedeva, O. A. Biologiya shelkovnika volosistolistnogo (Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch.) [Tekst] : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / O. A. Lebedeva. – Syktyvkar, 2006. – 18 s.

7. Lebedeva, O. A. Ritm sezonnogo razvitiya Batrachium circinatum (Sibth.) Spach v vodoyemakh Yaroslavskey oblasti [Tekst] / O. A. Lebedeva // *Trudy VII Mezhdunar. konf. po morfologii rasteniy, posvyashch. pamyati Ivana Grigor'yevicha i Tat'yany Ivanovny Serebryakovykh*. – M., 2009. – T. 2. – S. 17–20.

8. Lebedeva, O. A. Fenologicheskoye razvitiye Batrachium kauffmanii (Ranunculaceae) v malykh rekakh Yaroslavskey oblasti [Tekst] / O. A. Lebedeva. – *Yaroslavskiy pedagogicheskiy vestnik*. – 2012. – № 1. – T. III (Yestestvennyye nauki). – S. 98–103.

9. Levina, R. Ye. Reproduktivnaya biologiya semenynykh rasteniy. Obzor problemy [Tekst] / R. Ye. Levina. – M. : Nauka, 1981. – 96 s.

10. Lisitsina, L. I. Flora vodoyemov volzhskogo basseyna [Tekst] / L. I. Lisitsina, V. G. Papchenkov, V. I. Artemenko. – SPb., 1993. – 219 s.

11. Movergoz, Ye. A. Biomorfologiya Ranunculus circinatus i R. Glueckii (Ranunculaceae) v Verkhnem Povolzh'ye [Tekst] : avtoref. dis.... kand. biol. nauk / Ye. A. Movergoz. – Syktyvkar, 2012. – 18 s.

2. Nikolayeva, M. G. Biologiya semyan [Tekst] / M. G. Nikolayeva, I. V. Lyanguzova, L. M. Pozdova. – SPb. : SPbGU, 1999. – 232 s.

13. Sannikov, S. N., Sannikova, N. S. Gipoteza gidrokhornogo rasseleniya populyatsiy khvoynykh drevesnykh rasteniy [Tekst] / C. N. Sannikov, N. S. Sannikova // *Ekologiya*. – 2007. – № 2. – S. 83–88.

14. Smirnova, O. V. Kriterii vydeleniya vozrastnykh sostoyaniy i osobennosti khoda ontogeneza u rasteniy razlichnykh biomorf [Tekst] / O. V. Smirnova [i dr.] // *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura)*. – M., 1976. – S. 14–43.

15. Takhtadzhyan, A. L. Morfologicheskaya evolyutsiya pokrytosemyannykh [Tekst] / A. L. Takhtadzhyan. – M., 1948. – 301 s.

16. Shkarubo, A. D. Vysshaya vodnaya i okolovodnaya rastitel'nost' g. Mogileva [Tekst] / A. D. Shkarubo // *Materialy XXXVII mezhdunar. nauch. konferentsii «Student i nauchno-tekhnicheskii protsess»*. – Novosibirsk, 1999. – 87 s.

17. Arber, A. Water plants: a study of aquatic angiosperms / A. Arber. – Cambridge: Cambridge University Press, 1920. – 436 p.

18. Barrat-Segretain M. H. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review / M. H. Barrat-Segretain // *Vegetatio*. – 1996. – vol. 123. – P. 13–37.

19. Boedeltje G., Bakker J. P., Bekker R. M., Van Groenendael J. M., Soesbergen M. Plant dispersal in a

lowland stream in relation to occurrence and three specific lifehistory traits of the species in the species pool / G. Boedeltje, J. P. Bakker, R. M. Bekker, J. M. Van Groenendael, M. Soesbergen // *Journal of Ecology*. – 2003. – vol. 91. – P. 855–866.

20. Boedeltje G., Bakker J. P., Brinke A. T., Van Groenendael J. M., Soesbergen M. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported / G. Boedeltje, J. M. Bekker, A. T. Brinke, J. M. Van Groenendael, M. Soesbergen // *Journal of Ecology*. – 2004. – vol. 92. – P. 786–796.

21. Boedeltje G., Ozinga W. A., Prinzing The trade-off between vegetative and generative reproduction among angiosperms influences regional hydrochorous

propagule pressure / G. Boedeltje, W. A. Ozinga, A. Prinzing // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008. – Vol. 17. – P. 50–58.

22. Pollux B. J. A., Verbruggen E., Van Groenendael J. M., Ouborg N. J. Intraspecific variation of seed floating ability in *Sparganium emersum* suggests a bimodal dispersal strategy / B. J. A. Pollux, E. Verbruggen, J. M. Van Groenendael, N. J. Ouborg // *Aquatic Botany*. – 2009. – vol. 90. – P. 199–203.

23. Riis T., Sand-Jensen Dispersal of plant fragments in small streams / T. Riis, K. Sand-Jensen // *Freshwater Biology*. – 2006. – vol. 51. – P. 274–286.

24. Sculthorpe, C. D. The biology of aquatic vascular plants [Text] / C. D. Sculthorpe. – London: Arnold, 1967. – 610 p.