А. А. Бобров,
Е. В. Чемерис

A. Bobrov,
E. Chemeris

ЗАМЕТКИ О РЕЧНЫХ РДЕСТАХ (POTAMOGETON L., POTAMOGETONACEAE) ВЕРХНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

NOTAE DE GENERIS POTAMOGETON L. (POTAMOGETONACEAE) SPECIEBUS IN SYSTEMATE FLUMINIS VOLGAE SUPERIORIS CRESCENTIBUS

В результате изучения растительного покрова ручьев, малых и средних рек Верхнего Поволжья в 2001–2005 гг. были сделаны многочисленные находки целого ряда новых, редких и интересных представителей рода *Potamogeton* L., которые значительно дополняют ранее опубликованные нами сведения (Папченков и др., 1996, 1997, 1998; Бобров, 1999, 2000, 2001б, 2002; Bobrov, 2000). Кроме того, данные других авторов позволили нам уточнить название, статус и распространение некоторых ранее приведенных для водотоков исследованной территории рдестов. Использованы материалы по этому роду из Гербариев IBIW, LE, LECB, MHA, MW, SYKO. В настоящей работе для каждого таксона даны номенклатурные комментарии, показано распространение на изученных водотоках и на других территориях, охарактеризованы особенности морфологии, экологии и биологии, ценотические свойства, указаны отличительные признаки рдестов. Для большинства указанных рдестов приведены фотографии образцов и точечные карты распространения в реках региона, где серыми значками обозначены ранее известные местонахождения (преимущественно до 2001 г.), черными — новые местонахождения (после 2001 г.).

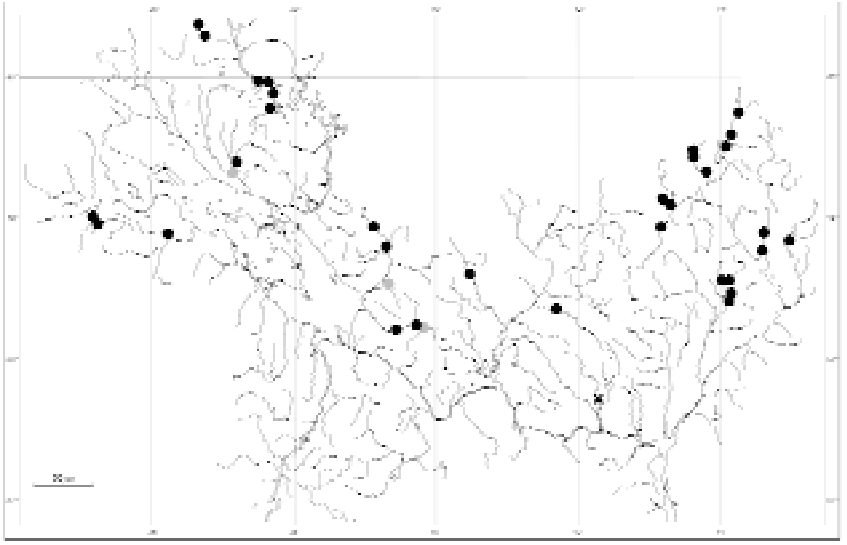
Район исследований охватывает Верхнее Поволжье в пределах северо-востока Тверской обл., юго-западной и южной частей Вологодской, всей Ярославской, Костромской на восток до р. Ветлуга и северных районов Ивановской обл., примерно между 56°40' и 60°30' с.ш., 35°00' и 45°10' в.д. (см. рисунки).

1. ***Potamogeton* × *angustifolius*** J. Presl, 1821, in Bercht. et J. Presl, Rostlinář 1, fasc. Žábnjkowité: 19. (*P. gramineus* L. × *P. lucens* L.). — *P.* × *zizii* Mert. et W. D. J. Koch, 1823; *P.* × *zizii* W. D. J. Koch ex Roth, 1827. — Рис. 1, карта 1.

Приоритет названия *P.* x *angustifolius* убедительно доказан и для него выбран лектотип (Kaplan, 1997). Однако до последнего време-



Рис. 1. *P.* × *angustifolius* J. Presl
(р. Ухра, окр. д. Веретёново, Ярославская обл.).
Масштабная линейка — 5 см



Карта 1. Распространение *P.* × *angustifolius* J. Presl (*1* — старые сборы, *2* — новые сборы) и *P.* × *cooperi* (Fryer) Fryer (*3*) на реках Верхнего Поволжья.

1 — ●, *2* — ●, *3* — ✖

ни в отечественной литературе (Папченков, 2000, 2001, 2003; Цвелёв, 2000; Папченков, Щербаков, 2003; и др.) часто используются названия *P.* × *zizii* Mert. et W. D. J. Koch и *P.* × *zizii* W. D. J. Koch ex Roth. Первое из них было невалидно опубликовано в 1823 г. (как синоним), второе — обнародовано валидно, но в 1827 г., и таким образом является более поздним синонимом *P.* × *angustifolius* (Kaplan, 1997; Wiegleb, Kaplan, 1998). Все это свидетельствует в пользу принятия для гибридов *P. gramineus* и *P. lucens* названия *P.* × *angustifolius*. Отметим, что В. Г. Папченков (1997, 2004) трактует *P.* × *angustifolius* как гибрид *P. lucens* и *P. heterophyllus* Schreb. Последний таксон описан по гетерофильным образцам *P. gramineus* и без сомнения является всего лишь поздним синоним этого вида, и его использование в качестве названия для отдельного вида неприемлемо.

Ранее это растение (и как *P.* × *zizii*, и как *P.* × *angustifolius*) приводилось для некоторых малых и средних рек Верхнего Поволжья (Папченков и др., 1996, 1997; Бобров, 1999, 2000, 2001б). В дополнению к этому *P.* × *angustifolius* теперь найден в Вологодской обл. на

р. Песь ниже д. Харчеха (Чагодощенский р-н), р. Кобожа у с. Избоищи (там же) и в окр. с. Яковлевское (Устюженский р-н), р. Шулма выше д. Ишкобол (Кадуйский р-н), р. Чермжа у д. Большие Новишки (Белозерский р-н), р. Куность у шоссе ниже д. Ростани (там же), р. Шола в д. Поповка (там же), р. Базега у моста по «5-й ветке» (там же), р. Согожа ниже д. Аксеново (Шекснинский р-н), р. Обнора выше с. Вараксино (Грязовецкий р-н), р. Кунож у д. Юркино и в окр. с. Аниково (Бабушкинский р-н), р. Сивеж окр. д. Петухово (там же), р. Юза выше пос. Рослятино, в окр. бывш. д. Высокая и в 5 км к юго-западу от пос. Зайчики (там же); в Ярославской обл. на р. Согожа у с. Андрюшино (Пошехонский р-н), р. Ухра в д. Взвоз (Даниловский р-н) и у д. Веретеново (Тутаевский р-н); в Костромской обл. на р. Тебза в окр. пос. Чистые Боры (Буйский р-н), р. Сундоба между д. Рогозино и д. Сундоба (Чухломской р-н), р. Ида выше д. Савино (там же), р. Вига в с. Судай (там же), р. Нельша в д. Красная Осыпь и окр. д. Домниково (Нейский р-н), р. Монза в окр. д. Красная Осыпь (там же), р. Кильня у д. Филатово (там же), р. Княжая в окр. пос. Советский и выше с. Ильинское (Кологривский р-н), р. Межа в окр. с. Никола (Межевской р-н). Отметим еще ранее не приводившиеся образцы *P.* × *angustifolius*, хранящиеся в IBIW (сборы А. Кузьмичева), из устьевых частей рр. Мондома и Куность (Вологодская обл., Белозерский р-н). В Вологодской обл. *P.* × *angustifolius* мы также собирали в оз. Люпинское в окр. д. Жидково (Белозерский р-н).

Указанные находки для Вологодской и Ярославской обл. заметно дополняют и расширяют имеющиеся сведения о распространении этого рдеста на территории этих регионов (Папченков и др., 1996, 1997; Папченков, 1997, 2004; Бобров, 1999, 2000, 2001б; и др.). В Костромской обл. вид ранее был известен в ее восточной части (за пределами нашего района исследований) — из окр. пос. Якшанга в р. Б. Якшанга (Лисицына и др., 1993). Отметим, что это один из наиболее часто встречающихся гибридов в роде; указан для многих регионов страны (Юзепчук, 1934; Губарева и др., 1999; Кучеров и др., 2000; Цвелёв, 2000; Папченков, 2001; Решетникова, Урбанавичуте, 2003; коллекции LE, IBIW) и зарубежом (Hagström, 1916; Galinis, 1969; Dandy, 1975; Casper, Krausch, 1980; Mäemets, 1984; Černohous, Husák, 1986; Oberdorfer, 1990; Preston, 1995; Zalewska-Gałosz, 2002 и др.).

На реках региона рдест характеризуется длинными (до 24–28 см) и заметно утолщенными (в 2–3 раза шире стебля) цветоносами — **P. × angustifolius** f. **longipedunculatus** (Tis.) A. A. Bobrov et Cheme-

ris comb. nova. — *P. lucens* L. f. *longipedunculatus* Tis., 1895, Potam. Suec. Exs. Fasc. I2. N 64. Отдельные клоны частично фертильны, отмечены единичные вызревшие и, по-видимому, всхожие плодики. Способность к семенному размножению достоверно известна для этого гибрида и из других мест (Hagström, 1916; Dandy, 1975, 1980; Preston, 1995).

В водотоках Верхнего Поволжья *P.* × *angustifolius*, как правило, произрастает в отсутствие одного (обычно *P. gramineus*) или обоих родительских видов, нередко в смеси с другими гибридами рдестов (чаще всего с *P.* × *nitens* Web., *P.* × *salicifolius* Wolfg. и *P.* × *sparganiifolius* Laest. ex Fries). Тяготеет к проточным участкам — перекатам и стремнинам, местами встречается в значительном обилии. В сообществах доминирует или содоминирует с *P.* × *fennicus* Hagstr., *P.* × *nitens*, *P.* × *salicifolius* и *P. perfoliatus* L.

2. *P.* × *babingtonii* A. Benn., 1894, Journ. Bot. 32: 204. (= *P.* × *angustifolius* J. Presl).

В отечественной литературе (Юзепчук, 1934; Черепанов, 1981, 1995; Лисицына и др., 1993; Папченков, 2000, 2001, 2003, 2004; Папченков, Гарин, 2000; Папченков, Козловская, 2001; Папченков, Щербаков, 2003, 2006; Решетникова, 2004; Решетникова и др., 2005; Варгот и др., 2006; Капитонова, 2006; и др.) приведенное название используется для гибридов *P. lucens* и *P. praelongus* Wulf. Данный таксон для флоры рек Верхнего Поволжья приводили и мы (Папченков и др., 1996; Бобров, 2000, 2001б). Однако в работе Денди и Тейлора (Dandy, Taylor, 1939) показано, что *P.* × *babingtonii* был описан по образцам, которые более соответствуют *P.* × *angustifolius*. В специальных публикациях (Preston, 1995; Wiegleb, Kaplan, 1998) рассматриваемый таксон относится к гибридам *P. gramineus* и *P. lucens*, а его название — к синонимам *P.* × *angustifolius*. Судя по всему, названия для растений *P. lucens* × *P. praelongus* пока не существует; кроме того, вызывает сильное сомнение достоверность известных находок этого гибрида.

Верхневолжские образцы, определенные нами ранее как *P.* × *babingtonii*, правильнее отнести к *P.* × *salicifolius* (*P. lucens* × *P. perfoliatus*). К этому же гибриду, по нашему мнению, следует причислить и указания *P.* × *babingtonii*, приведенные в большинстве отечественных публикаций (соотвествующие гербарные образцы нами просмотрены). Таким образом, в реках Верхнего Поволжья гибридов *P. lucens* × *P. praelongus* (*P.* × *babingtonii* auct.) не найдено и их следует исключить из состава флоры водотоков региона.

3. ***P.* × *cooperi*** (Fryer) Fryer, 1897, Bot. Exch. Club Brit. Isl. Rep. 1: 497; id., 1897, Journ. Bot. 35: 311. (*P. crispus* L. × *P. perfoliatus* L.). — Рис. 2, карта 1.

Этот гибрид обнаружен нами впервые в бассейне Верхней Волги — в р. Мера, выше д. Малое Березово (Костромская обл., Островский р-н). *P.* × *cooperi* отмечен на перекате со скоростью течения 0.3–0.5 м/с при глубине 0.5–0.6 м на каменистом грунте в сообществе с доминированием *P.* × *nitens*. Произрастал в очень небольшом обилии, совместно с обоими родительскими видами.

Данная находка представляет собой новинку как для флоры Костромской обл., так и всего региона в целом. Возможно, что и для флоры России это единственный достоверный сбор. Кроме Британских о-вов, где *P.* × *cooperi* довольно обычен (Preston, 1995), в настоящее время в Европе известно всего 10 подтвержденных его местонахождений (Kaplan, Fehrer, 2004). Существующие литературные указания *P.* × *cooperi* для флоры Верхнего Поволжья (Папченков и др., 1996; Папченков, 2000, 2004; Папченков, Щербаков, 2003, 2006) и других территорий (Папченков, 2001, 2003, 2006а; Папченков, Щербаков, 2003, 2006), на наш взгляд, основаны на неверно определенных гербарных образцах, большая часть которых относится к *P. perfoliatus*.

Поскольку данный гибрид малоизвестен для отечественных исследователей, приведем его краткую характеристику. Это достаточно хорошо морфологически выраженный рдест. От родительских видов отличается промежуточными признаками: характер ветвления и общий вид растения более напоминает *P. perfoliatus*, габитус боковых побегов и легкий красноватый оттенок отражают влияние *P. crispus*; гибрид имеет овальный, а не округлый (*P. perfoliatus*) или уплощенный (*P. crispus*), в сечении стебель; меньшее число и меньшие размеры зубчиков по краю листа, чем у *P. crispus*, но зубчатость более отчетливая (видна невооруженным глазом), особенно у верхушки, чем у *P. perfoliatus*; форма листьев более или менее переходного типа (линейно-продолговатая до продолговатой), однако, на главном побеге листья по форме (продолговато-яйцевидные) скорее ближе к *P. perfoliatus*; широкая в основании центральная жилка и характер жилкования в целом как у *P. crispus*; соцветия и цветоносы на первый взгляд похожи на таковые у *P. perfoliatus*, но размеры соцветий (короткие) и малое число цветков — как у *P. crispus*. Гибрид стерильный. Более детальное описание морфологии, анатомии и рас-



Рис. 2. *P.* × *cooperi* (Fryer) Fryer
(р. Мера, выше д. Малое Берёзово, Костромская обл.).
Масштабная линейка — 5 см

пространения этого таксона дана в литературе (Preston, 1995; Kaplan, Fehrer, 2004).

4. ***P.* × *fluitans*** Roth, 1788, Tent. Fl. Germ. 1: 72. (*P. lucens* L. × *P. natans* L.). — *P.* × *sterilis* Hagstr., 1916. — Рис. 3, карта 2.

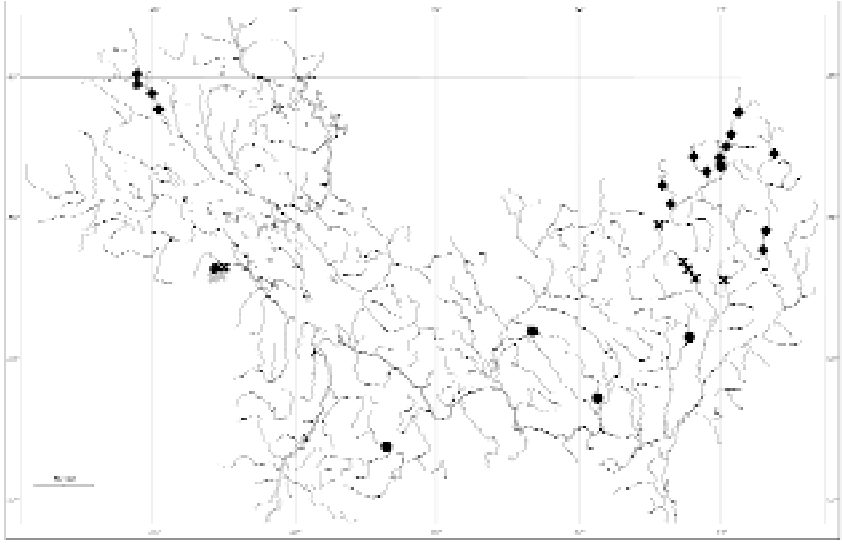
Название *P.* × *fluitans* долго использовалось для различных растений, сходных с *P. natans* и *P. nodosus* Poir., но теперь для названия этого гибрида выбран неотип (Kaplan, 2005), и этим названием несомненно следует обозначать гибриды *P. lucens* × *P. natans*.

Довольно редкий гибрид. В водотоках Верхнего Поволжья найден в р. Рене в окр. д. Люберь (Тверская обл., Весьегонский р-н), р. Вохтоме у д. Душнево (Вологодская обл., Бабушкинский р-н), р. Могзе у с. Яковцево (Ярославская обл., Борисоглебский р-н), р. Шаче в окр. с. Буяково (Костромская обл., Сусанинский р-н), р. Мере выше д. Малое Березово (там же, Островский р-н) и р. Шуе в пос. Коммунар (там же, Нейский р-н). Во всех указанных местонахождения *P.* × *fluitans* был встречен на перекатах и стремнинах при скоростях течения 0.3–0.7 м/с, на глубинах обычно 0.5–1 м, на песчаных и каменисто-песчаных грунтах. Так же, как и один из родительских видов — *P. lucens*, тяготеет к достаточно жестким водам, что отмечалось и другими исследователями (Preston, 1995). На рр. Рене и Мере отмечен единичными маленькими клонами, на остальных реках принимает весьма заметное участие в сложении растительного покрова (доминирует и содоминирует). В р. Рене это растение произрастало при отсутствии родителей, в рр. Шуе и Вохтоме — с обоими родителями, на остальных реках — только с *P. natans*.

Ранее *P.* × *fluitans* нами в реках региона не отмечался, однако, были известны литературные указания для Верхней Волги в целом (Юзепчук, 1934), Тверской обл. (Станков, Талиев, 1957) и северо-восточной части Костромской обл. (р. Вочь в Павинском и Вохомском р-нах) (Прилепский и др., 1991; Прилепский, Карпухина, 1994). Все остальные указания для региона (Папченков, 2000, 2004; Папченков, Щербаков, 2006) и других территорий (Папченков, 2001, 2006б; Папченков, Щербаков, 2006) являются ошибочными. По нашему мнению, большинство этих образцов должно быть отнесено к *P.* × *angustifolius* и *P. lucens*. Кроме Верхнего Поволжья, *P.* × *fluitans* достоверно известен в Европейской России из Калининградской (р. Анграпа) (Kaplan, 2005), Псковской (рр. Обдех (Н. Пуринг, LE), Пиуза (бывш. Пимжа) (В. Андреев, LE; А. Скворцов, MHA), Плюсса (Н. Цвелёв, LE), Ловать (А. Булавкина, А. Иконников-Галицкий, LE)),



Рис. 3. *P.* × *fluitans* Roth (р. Шача, окр. с. Буяково, Костромская обл.).
Масштабная линейка — 5 см



Карта 2. Распространение *P.* × *fluitans* Roth (*1*), *P.* × *fennicus* Hagstr. (*2* — старые сборы, *3* — новые сборы) и *P.* × *suecicus* K. Richt. (*4*) на реках Верхнего Поволжья.
1 — ●, *2* — ✖, *3* — ✖, *4* — ◆

Ленинградской (рр. Воронежка и Луга) (И. Шмальгаузен, LECB), Архангельской обл. (р. Сояна) (Г. Постовалова, LECB), Коми (р. Вычегда) (Г. Постовалова, LECB), Московской (рр. Пехорка (А. Щербаков, MW, IBIW) и Нара (А. Скворцов, MHA)), Калужской (р. Рессета) (А. Шмытов, MW, IBIW) и Рязанской обл. (р. Верда) (А. Щербаков, MW, IBIW). Приведен для Эстонии (Mäemets, 1984), стран центральной и северной частей Западной Европы (Hagström, 1916; Dandy, 1975; Wiegleb, Herr, 1984; Preston, 1995; Kaplan, 2001, 2005; Zalewska-Gałosz, 2002), но везде редок.

Отметим основные характерные признаки *P.* × *fluitans*. От *P. lucens* он отличается наличием плавающих листьев и более длинными черешками погруженных листьев, от *P. natans* — присутствием погруженных листьев с пластинками. *P.* × *fluitans* внешне сходен с другим часто встречающимся в реках Верхнего Поволжья гибридом — *P.* × *sparganiifolius;* он также похож на *P. nodosus* и его гибрид *P.* × *schreberi* G. Fisch. (*P. natans* × *P. nodosus*), но хорошо отличается от всех них наличием отчетливых остроконечий на листьях и 2-х килей

на прилистниках. От *P. nodosus* и *P.* × *schreberi* рассматриваемый гибрид отличается еще и анатомическим строением стебля (Kaplan, 2001; Kaplan, Wolff, 2004).

Растения из разных клонов могут довольно сильно варьировать, в различной степени сочетая признаки родительских видов. Несмотря на то, что в большинстве случаев *P.* × *fluitans* — это стерильный гибрид, в некоторых клонах встречаются частично фертильные растения, которые способны давать F_2-расщепление или вступать в обратные скрещивания с родительскими видами, что, возможно, и приводит к некоторому разнообразию морфотипов этого растения. Такое явление для одного из британских клонов *P.* × *fluitans* было описано в литературе (Fant et al., 2001).

5. ***P. pectinatus*** L. var. ***interruptus*** (Kit.) Aschers., 1864, Fl. Brandenb. 1: 666. — *P. interruptus* Kit., 1814, in Schult., Österr. Fl., ed. 2, 1: 328. — *P. vaillantii* Roem. et Schult., 1818; *P. flabellatus* Bab., 1851; *P. helveticus* (G. Fisch.) W. Koch, 1924. — Рис. 4.

Крупнолистные и в основном речные формы *P. pectinatus* известны из многих мест в ареале этого вида. Многие из них выделялись и до сих пор принимаются в ранге самостоятельных видов. Однако указанные формы не следует рассматривать в ранге вида, поскольку в результате экспериментов по культивированию (Kaplan, 2002) и геносистематического анализа[1] было убедительно показано, что это лишь экологические или какие-то другие модификации *P. pectinatus*. Таким образом, приведенный ранее нами *P. interruptus* для р. Солоницы и ее притока р. Емсны (Костромская обл., Нерехтский р-н) (Бобров, 2000, 2001б; Bobrov, 2000) мы принимаем в ранге разновидности — *P. pectinatus* var. *interruptus*, поскольку эти растения имеют ряд морфологических и некоторых других отличий от типовой формы, обусловленных, по-видимому, особенностями местообитания (быстрое течение). Высказанная М. Г. Поповым (1957) и принимае-

[1] В 2001 г. под руководством R. J. Gornall были исследованы наши образцы из р. Солоницы в окр. г. Нерехта (Костромская обл.). Использован рестрикционный анализ (RFLP) ядерных внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) рибосомальной ДНК и фрагмента ($trnK^2$-Q) хлоропластного генома. Особенности методики и терминология изложены в работе R. A. King с соавт. (2001). В результате было показано: 1) Молекулярные маркеры ядерного генома (ITS) показывают присутствие лишь «P» фенотипа, свойственного *P. pectinatus*. 2) Молекулярные маркеры генома хлоропласта ($trnK^2$-Q) указывают на наличие «B» гаплотипа, который также характерен для *P. pectinatus*.



Рис. 4. *P. pectinatus* L. var. *interruptus* (Kit.) Aschers.
(р. Солоница, окр. г. Нерехта, Костромская обл.).
Масштабная линейка — 5 см

мая прежде нами (Бобров, 2000, 2001б; Bobrov, 2000) гипотеза о его гибридном происхождении в свете последних данных не нашла подтверждения.

Следует отметить, что найденные нами растения *P. pectinatus* var. *interruptus* отличались весьма крупными размерами (до 2.5–2.8 м дл.) и поздним сроком цветением (сентябрь – ноябрь). Они зимнезеленые. Попытки обнаружить у них плодики не увенчались успехом. Характерные для *P. pectinatus* клубеньки формируются в очень ограниченном количестве и имеют небольшие размеры. На более чем 10 выкопанных растениях нам удалось обнаружить лишь 2 маленьких клубенька. Отмечено активное образование в пазухах листьев основных побегов к концу вегетационного сезона (в процессе их старения) укороченных столонов, несущих зачаточные растения и иногда заканчивающихся мелкими клубеньками, которые во время паводков вместе с отмершими частями разносятся течением. Возможно, столь поздние сроки цветения приводят к тому, что плодоношение у этой разновидности очень редкое и нерегулярное. А многолетний жизненный цикл, в отличие от фактически однолетнего у обычной формы, снижает необходимость в зимующих турионах. Все это не свойственно типичному *P. pectinatus*. Сходные черты приводились для *P. helveticus* из района Боденского озера (например, Lang, 1967), который благодаря этим признакам имеет местное название «Winterkraut» (в переводе с нем. — «зимний рдест»). Можно сделать вывод, что экологические условия определяют тот или иной тип биологического цикла и варианты механизма размножения (вегетативное — за счет турионов или фрагментов растения с зачатками, половое — семенами). Это показано и другими исследователями (van Wijk, 1988, 1989 и др.).

На реках Верхнего Поволжья рассматриваемая разновидность встречается в р. Солонице и ее притоках. Она отмечена на глубинах 0.4–1.2 м, при скорости течения 0.2–0.5, реже до 0.8 м/с и на песчанистых грунтах. Предпочитает воды жесткие, с повышенной минерализацией и трофностью. В местонахождениях весьма обилен, доминирует на перекатах и стремнинах, формируя обширные сообщества (Бобров, 2001а).

6. ***P.* × *fennicus*** Hagstr., 1916, Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. 55, 5: 24. (*P. filiformis* Pers. × *P. vaginatus* Turcz.). — *P.* × *meinshausenii* Juz., 1955, в Списке раст. Герб. фл. СССР 13, 79: 60, № 3901. — Рис. 5, карта 2.



Рис. 5. *P.* × *fennicus* Hagstr. (р. Реня, окр. с. Любегощи, Тверская обл.).
Масштабная линейка — 5 см

P. × *meinshausenii* Juz., l. c. описан из Ленинградской обл. (окр. ж.д. ст. Пудость). Поскольку до самого последнего времени выдвигались разнообразные предположения относительно родительских видов этого гибрида, а сведения об этом довольно редком и малоизвестном растении были весьма скудны, нами было проведено его специальное исследование. Традиционными морфологическими и анатомическими, а также современными молекулярными методами было показано, что данный таксон произошел от скрещивания *P. filiformis* и *P. vaginatus*. Для такого гибрида уже существовало ранее опубликованное название, поэтому приоритетным для него будет название описанного из Скандинавии (Ботнический залив) таксона *P.* × *fennicus* Hagstr., l.c., а не распространенное в нашей литературе *P.* × *meinshausenii*. От *P. vaginatus* этот гибрид унаследовал массивный габитус, крупные вздутые нижние влагалища, обычно выемчатые на верхушке листья, длинные цветоносы и соцветия, большое число цветочных мутовок; от *P. filiformis* — сросшиеся в основании влагалища (хотя бы некоторые), часто лишь на 2–3 мм. Анатомические признаки носят промежуточный характер. Молекулярный анализ также подтверждает именно такое гибридное происхождение[1].

В Верхнем Поволжье ранее этот рдест указывался только в р. Рене (Тверская обл., Весьегонский р-н) (Папченков и др., 1997; Бобров, 1999, 2000, 2001б; Bobrov, 2000; и др.) и в одной из рек бассейна р. Вохмы (Костромская обл., Вохомский р-н) (Прилепский, Карпухина, 1994). Отметим, что последнее местонахождение находится к северо-востоку от нашего района исследований. Нами были также рассмотрены его фитоценозы (Бобров, 2001а). К настоящему времени *P.* × *fennicus* был найден нами еще ниже по течению в р. Рене в окр. д. Люберь (Тверская обл., Весьегонский р-н), в р. Возиге в с. Судай (Костромская обл., Чухломской р-н), р. Вохтоме у пос. Вохтома,

[1] Выше изложенным методом в 2001 г. также под руководством R. J. Gornall были изучены наши образцы из р. Реня из с. Любегощи и д. Косодавль (Тверская обл., Весьегонский р-н). В результате было получено: 1) Молекулярные маркеры ядерного генома (ITS) показывают присутствие лишь «Q» фенотипа, что свойственно *P. filiformis*, *P. vaginatus*, также, предположительно, и их гибридам. 2) Молекулярные маркеры генома хлоропласта (trnK^2-Q) указывают на наличие «Y» гаплотипа, который характерен только для *P. vaginatus*. На основании этого можно сказать, что исследованные растения могут быть в равной степени *P. vaginatus* или *P. filiformis* × *vaginatus*. Однако, принимая во внимание морфологические и анатомические особенности, можно с уверенностью говорить о гибридной природе рассматриваемых растений.

в окр. с. Матвеево и у д. Новоселово (там же, Парфеньевский р-н) и р. Нельше выше д. Красная Осыпь (там же, Нейский р-н). Во всех верхневолжских реках рдест встречен на перекатах и стремнинах со скоростями течения 0.4–0.6 м/с, глубинами 0.3–0.8 м и песчано-каменистыми или песчаными грунтами, где он доминирует, формируя плотные и мощные заросли, часто заполняя всю водную толщу. Растения также отмечены при более низких скоростях течения (0.2–0.3 м/с), при больших глубинах (1–1.5 м), но здесь они уже менее обильны в сообществах (зарослях). Эти реки текут по зандровым отложениям, несут прохладные воды, т.к. их обильно питают родники. Температура воды, даже в самое жаркое время, редко превышает 16–17 °С. Отличаются от соседних с ними водотоков большей минерализацией и повышенным содержанием ионов кальция в воде, отражая локальные геологические особенности водосборов — выходы карбонатных пород (Ресурсы..., 1973; и др.).

В Восточной Европе, кроме рассматриваемого региона, *P.* × *fennicus*, как нам удалось установить, отмечен в Литве: канал между р. Меркис и оз. Папис, р. Жеймяна ниже г. Пабраде (Вильнюсский р-н), р. Веркне в окр. г. Аукштадварис (Тракайский р-н) (Galinis, 1977; Aukštadvario..., 1994); Эстонии: р. Янийыги у д. Аэгвийду (северная часть страны), р. Ахья у д. Саесааре и Таеваскойя, р. Выханду в окр. д. Осула, Сымерпалу и Ряпина (юго-западные притоки Псковско-Чудского оз.) (Mäemets, 1984); Калининградской обл.: в большом количестве в береговых выбросах на побережье Балтийского моря у пос. Мечников (Балтийская коса) (И. Губарева, LE); окр. С.-Петербурга: реки, стекающие с Ижорской возвышенности: р. Ижора в окр. г. Гатчины (ст. Пудость, locus classicus *P.* × *meinshausenii*), р. Оредеж у ст. Сиверская и в окр. пос. Вырица (материалы LE, IBIW) и р. Хревица близ пос. Молосковицы (Цвелёв, 1996); Архангельской обл.: бассейн р. Кулой: р. Кельда (Е. Зимарская, LECB), р. Кононец (И. Павалаке, LECB), а также в небольшом водоеме в пос. Пинега (Г. Постовалова, LECB, SYKO); Коми: притоки р. Печора: р. Уса предположительно в Усинском р-не, р. Ухта ниже пос. Водный, также в р. Воль у д. Югыдтыдор, стекающей с южного склона Тимана (Цвелёв, 1996; материалы SYKO), бассейн р. Вычегды: р. Буб от с. Куратово и ниже (Б. Тетерюк, IBIW, SYKO); Приуралье: р. Лель, приток р. Кама в окр. пос. Гайны на северо-западе Пермской обл. (Овеснов, 1997). Все эти находки сделаны также в быстрых и чистых реках с довольно высокой концентрацией ионов каль-

ция в воде, как правило, протекающих в зандровых ландшафтах с выходящими на поверхность или близко залегающими карбонатными породами (известняки, доломиты, гипсы). Исключение составляет находка на побережье Балтийской косы. В солоноватой воде этот рдест встречается и в Скандинавии (Швеция, Финляндия, на мелководьях и в бухтах Ботнического залива).

Интересно, что восточноевропейские местонахождения *P.* × *fennicus* связаны с реками, расположенными преимущественно во флювиогляциальных ландшафтах, лежащих в краевой зоне последнего валдайского оледенения, а в восточной части даже предпоследнего московского ледника. На этой территории один из его родительских видов (*P. vaginatus*) не встречается со времени последнего оледенения, местами отсутствует в ближайших окрестностях и другой (*P. filiformis*).

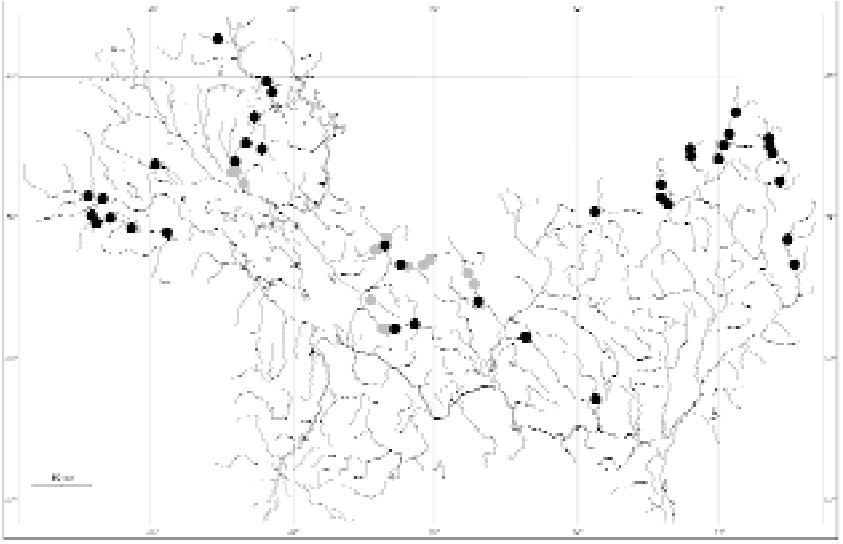
Рассматриваемое растение многолетнее, зимнезеленое, размножающееся только вегетативным путем. В реках *P.* x *fennicus* формирует значительные по площади сообщества (заросли) и часто доминирует в их растительном покрове.

7. ***P.* × *nitens*** Web., 1787, Suppl. Fl. Holsat.: 5. (*P. gramineus* L. × *P. perfoliatus* L.). — *P.* × *involutus* (Fryer) H. et J. Groves, 1904. — Рис. 6, карта 3.

Один из наиболее широко распространенных гибридов рдестов в России (Юзепчук, 1934; Орлова, 1993; Берлина, 1997; Губарева и др., 1999; Кучеров и др., 2000; Цвелёв, 2000; Папченков, 2001; Капитонова, Папченков, 2003; коллекции LE, IBIW) и за ее пределами (Hagström, 1916; Galinis, 1969; Dandy, 1975; Casper, Krausch, 1980; Mäemets, 1984; Oberdorfer, 1990; Preston, 1995; Zalewska-Gałosz, 2002; и др.), в том числе и на водотоках Верхнего Поволжья. Ранее отмечался нами в нескольких реках региона (Папченков и др., 1996, 1997; Бобров, 1999, 2000, 2001б). Также указывался для этой территории и в других работах (Юзепчук, 1934; Лисицына и др., 1993). Были описаны его сообщества (Бобров, 2001а). За 2001–2005 гг. удалось сделать многочисленные новые находки *P.* × *nitens* (37 точек). Он был собран в рр. Песь, Чагода (Чагодоща), Кобожа, Колпь, Шулма, Чермжа, Куность, Шола, Ида, Кунож, Сивеж, Вохтома, Юза, Кема и Лундонга (Вологодская обл.); рр. Ухра, Согожа, Ухтома и Обнора (Ярославская обл.); рр. Андоба, Мера, Сельма, Сундоба, Ида и Межа (Костромская обл.). Укажем еще образец *P.* × *nitens*, хранящийся в IBIW (сбор А. Кузьмичева), из р. Куность (Вологодская обл., Белозерский р-н). Добавим, что в Вологодской обл. *P.* × *nitens* мы также



Рис. 6. *P.* × *nitens* Web. (р. Кобожа, окр. с. Избоищи, Вологодская обл.).
Масштабная линейка — 5 см



Карта 3. Распространение *P.* × *nitens* Web. (*1* — старые сборы, *2* — новые сборы) на реках Верхнего Поволжья.
1 — ●, *2* — ●

собирали в оз. Люпинское в окр. д. Жидково (Белозерский р-н). Для Вологодской и Ярославской обл. эти местонахождения ранее не приводились (Лисицына и др., 1993; Папченков и др., 1996, 1997; Папченков, 1997, 2004; Бобров, 1999, 2000, 2001б; и др.). Для Костромской обл., по-видимому, этот рдест приводится впервые.

Отметим, что в ряде публикаций (Папченков, 1997, 2000, 2001, 2003, 2004, 2006а; Папченков, Щербаков, 2003, 2006), в том числе касающихся и водотоков Верхневолжья, *P.* × *nitens*, судя по доступным гербарным коллекциям, приводится под неверными, на наш взгляд, определениями: «*P.* × *falcatus* Fryer» (*P. falcatus* Fryer, = *P. gramineus*), *P. graminifolius* (Fries) Fryer (= *P. gramineus*), *P.* × *involutus* (полный синоним *P.* × *nitens*), *P.* × *olivaceus* Baagöe ex G. Fisch. (= *P.* × *venustus* Baagöe ex A. Benn., = *P. alpinus* Balb. × *P. crispus*) и отчасти *P.* × *cadburyae* Dandy et G. Taylor (= *P. crispus* × *P. lucens*). *P. falcatus* и *P. graminifolius* представляют собой синонимы *P. gramineus*. Под названием *P. falcatus* были описаны растения *P. gramineus* с немного стеблеобъемлющими листьями, а под *P. graminifolius* — длиннолистные северные, преимущественно речные формы этого

вида. *P.* × *olivaceus* и *P.* × *cadburyae* очень редки: первый известен из единичных местонахождений в Западной Европе (Великобритания, Дания, Польша) (Hagström, 1916; Preston, 1995; Zalewska-Gałosz, 2002), а второй вообще только из типового (Англия, Warwickshire) и то, по-видимому, уже вымер (Dandy, 1975; Preston, 1995). Соответственно их достоверных находок на территории России пока нет.

P. × *nitens* иногда довольно сильно похож на родительские виды и в некоторых случаях на гибрид *P.* × *salicifolius*. От *P. gramineus* он отличается в первую очередь сидячими, часто полустеблеобъемлющими и округлыми в основании погруженными листьями (а не сидячими и клиновидными); от *P. perfoliatus* — не сердцевидными и не стеблеобъемлющими погруженными листьями, часто наличием плавающих листьев и более плотными, сохраняющимися прилистниками; от *P.* × *salicifolius* — также погруженными листьми, которые всегда округлые в основании, сидячие или полустеблеобъемлющие (у *P.* × *salicifolius* листья обычно клиновидные в основании, сидячие или с очень короткими черешками), присутствием плавающих листьев, более короткими прилистниками ((5)10–30, а не 20–55(70) мм дл.) без килей и выдающихся жилок. *P.* × *nitens* стерилен.

На водотоках Верхнего Поволжья *P.* × *nitens* обитает на перекатах и стремнинах, часто с заметным колебанием уровня воды, при скоростях течения 0.1–0.5, редко до 1–1.2 м/с, с песчано-каменистыми грунтами, при глубинах 0.2–0.6, местами до 1 м. Часто доминирует или содоминирует в сообществах с *Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz., *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. var. *gracilis* (Lindb.) Schimp., *Potamogeton perfoliatus* f. *cordatolanceolatus* (Mert. et W. D. J. Koch ex Fieb.) Glück, *P.* × *angustifolius*, *P.* × *salicifolius* и погруженными гелофитами.

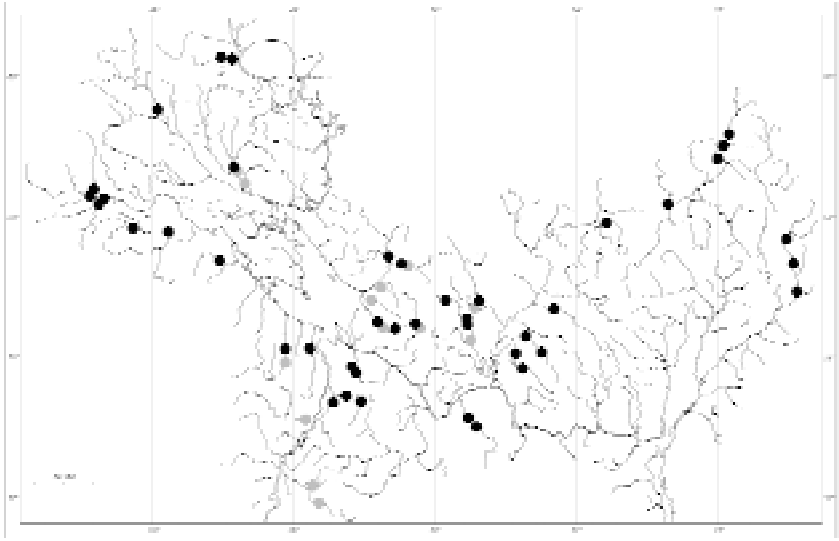
8. ***P.* × *salicifolius*** Wolfg., 1827, in Schult. et Schult. f., Mant. 3: 355. (*P. lucens* L. × *P. perfoliatus* L.). — *P.* × *decipiens* Nolte ex W. D. J. Koch, 1844. — Рис. 7, карта 4.

Ранее *P.* x *salicifolius* трактовался по-разному, но недавно он был лектотипифицирован (Kaplan, Zalewska-Gałosz, 2004) и использование этого названия для гибридов *P. lucens* × *P. perfoliatus* теперь не вызывает сомнений.

P. × *salicifolius* — самый обычный в реках Верхнего Поволжья гибрид. Он вообще довольно широко распространен во многих регионах России (Юзепчук, 1934; Цвелёв, 2000; Папченков, 2001; Бузунова и др., 2004; Решетникова, 2004; Решетникова, Майоров, 2004;



Рис. 7. *P.* × *salicifolius* Wolfg.
(р. Песь, ниже пос. Сазоново, Вологодская обл.).
Масштабная линейка — 5 см



Карта 4. Распространение *P.* × *salicifolius* Wolfg. (*1* — старые сборы, *2* — новые сборы) на реках Верхнего Поволжья.
1 — ●, *2* — ●

Решетникова и др., 2005; Капитонова, 2006; коллекции LE, IBIW) и зарубежом (Hagström, 1916; Galinis, 1969; Dandy, 1975; Mäemets, 1984; Wiegleb, Herr, 1984; Wiegleb, 1988; Preston, 1995; Zalewska-Gałosz, 2002; и др.). Ранее нами указывался (Папченков и др., 1996, 1997, 1998; Бобров, 1999, 2000, 2001б) более чем из 10 местонахождений. Хотя еще раньше для нашего района приводилась лишь единственная находка *P.* × *salicifolius* на р. Колпь (Лисицына и др., 1993). За последнее время этот рдест был собран во многих новых точках (42 местонахождения) на верхневолжских водотоках: в Тверской обл. в р. Звана; в Вологодской обл. в рр. Песь, Лидь, Чагода (Чагодоща), Кобожа, Суда, Шулма, Мегра, Вохтома и Юза; в Ярославской обл. в рр. Сить, Суножка, Улейма, Юхоть, Молокша, Черемуха, Ухра, Согожа, Ухтома, Соть, Обнора и Солоница; в Костромской обл. в рр. Солоница, Меза, Андоба, Тебза, Воча, Ида и Межа. В Вологодской и Ярославской обл. наши находки существенно дополняют ранее известные указания этого таксона (Лисицына и др., 1993; Папченков и др., 1996, 1997, 1998; Бобров, 1999, 2000, 2001б; Папчен-

ков, Козловская, 2001; Папченков, 2004; и др.). Для Костромской обл. этот рдест, по всей вероятности, приводится здесь впервые.

P. × *salicifolius*, как правило, весьма обилен в местонахождениях, часто доминирует среди рдестов в реке. Наиболее обычен в проточной воде, но встречается и в спокойной и почти стоячей. Предпочитает стремнины с глубиной 0.3–0.8 м, песчано-каменистым грунтом и скоростью течения 0.3–0.6, нередко до 1 м/с. Формирует в таких условиях обширные сообщества. В заметном количестве рдест отмечен и на плесах некоторых рек. Здесь он занимает глубины 0.4–1 м и илисто-каменистые или илисто-песчаные грунты.

Этот гибрид на большинстве рек достаточно морфологически однороден и стерилен. В некоторых местах наблюдается интересное явление, когда на быстром течении *P.* × *salicifolius* представлен морфотипом, похожим на *P. perfoliatus* f. *cordatolanceolatus*, а на плесах со слабым течением — на *P. lucens*. Вероятно, это результат экологической пластичности, когда более выгодные родительские признаки реализуются в соответствии с условиями обитания. На р. Сить вниз по течению прослеживается клинальное изменение *P.* × *salicifolius* от растений, сочетающих признаки родительских видов в равной степени, к растениям, приближающимся морфологически к *P. lucens*, что, возможно, является результатом интрогрессивной гибридизации. Отмечены заросли этого рдеста на рр. Чагода (пос. Чагода, Вологодская обл.) и Соть (д. Токарево, Ярославская обл.), где растения обладают признаками исходных видов в различных комбинациях, т.е. смесь морфотипов на довольно ограниченном пространстве, которые, по всей видимости, появились вследствие расщепления гибридов второго поколения. Эти примеры дают повод предположить хоть частичную, но фертильность некоторых клонов *P.* × *salicifolius*.

Главные отличия *P.* × *salicifolius* от *P. perfoliatus* — это наличие сидячих или короткочерешчатых листьев с клиновидным, редко округлым основанием (а не стеблеобъемлющих, в основании сердцевидных) и сохраняющихся прилистников с хорошо выраженными жилками или даже килями. От *P. lucens* рассматриваемый гибрид отличается отсутствием отчетливых остроконечий и черешков у листьев. Часто гибрид характеризуется скрученными с краев листьями, что не встречается у обоих родительских видов. Отличия *P.* × *salicifolius* от похожих морфотипов *P.* × *nitens* показаны выше.

В целом же *P.* × *salicifolius* достаточно полиморфный гибрид, как впрочем и его родительские виды. Известны крупные и мелкие фор-

мы, с очень длинными и узкими листьями, и наоборот с короткими и широкими овальными, и т. д. (см., например, Hagström, 1916). Наиболее интересная длиннолистная форма этого рдеста (var. *longifolius* Hagstr.), по-видимому, происходящая от скрещивания *P. lucens* var. *longifolius* DC. и *P. perfoliatus*, отмечена и на наших реках (р. Андоба).

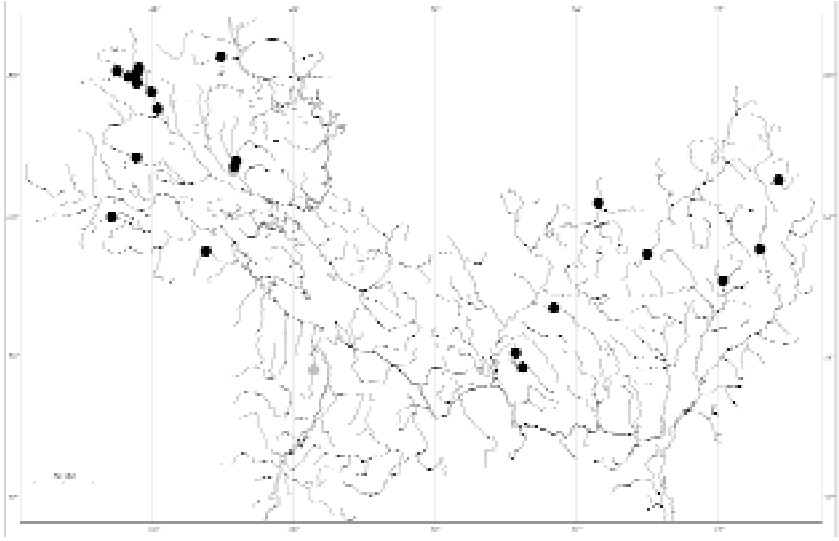
9. ***P.* × *sparganiifolius*** Laest. ex Fries, 1832, Novit. Fl. Suec. Mant. 1: 9. (*P. gramineus* L. × *P. natans* L.). — Рис. 8, карта 5.

Этот весьма широко распространенный гибрид известен из многих мест в России (Юзепчук, 1934; Станков, Талиев, 1957; Кучеров и др., 2000; Цвелёв, 2000; Папченков, 2001; Щербаков и др., 2004; материалы гербариев IBIW, LE, LECB, MW, SYKO) и за ее пределами (Hagström, 1916; Galinis, 1969; Dandy, 1975; Mäemets, 1984; Wiegleb, 1988; Preston, 1995; Zalewska-Gałosz, 2002 и др.). Ранее в регионе был известен по 4–5 находкам (Станков, Талиев, 1957; Прилепский, Карпухина, 1994; Папченков и др., 1997; Бобров, 1999, 2000, 2001б; Бобров, Чемерис, 2001). Теперь *P.* × *sparganiifolius* собран в р. Зване в окр. д. Жуково (Вологодская обл., Устюженский р-н), р. Кобоже в д. Кобоже (там же, Чагодощенский р-н); р. Колпь выше д. Дудино (там же, Бабаевский р-н); р. Колошма в д. Аксентьевская и выше д. Кийно (там же); р. Ножема у пос. Нижняя Ножема и в окр. д. Кийно (там же); р. Суда у д. Кябелево, в окр. д. Кобелево и выше с. Малое Борисово (там же); р. Шулма выше д. Ишкобол и д. Семеновское (там же, Кадуйский р-н); р. Мегра в д. Старое Село (там же, Белозерский р-н); р. Лундонга в 30 км к югу от пос. Борок (там же, Никольский р-н); р. Меза в окр. пос. Новый и около д. Козлово (Костромская обл., Костромской р-н); р. Тебза около пос. Чистые Боры (там же, Буйский р-н); р. Светица окр. д. Милитино (там же, Солигаличский р-н); р. Вига в окр. д. Савино (там же, Чухломской р-н); р. Нельша около д. Красная Осыпь (там же, Нейский р-н); и р. Княжая выше с. Ильинское (там же, Кологривский р-н). Для Вологодской обл. это новые указания рдеста, известного ранее по единственной нашей находке (Папченков и др., 1997; Бобров, 1999, 2000, 2001б). В Костромской обл. *P.* × *sparganiifolius*, судя по всему, собирался также лишь однажды (Прилепский, Карпухина, 1994), наши материалы заметно расширяют данные по его географии.

От родительских видов гибрид отличается промежуточными признаками. Он имеет длинные узколанцетные до почти линейных погруженные листья с черешками до 6 см дл., в отличие от ланцетных



Рис. 8. *P.* × *sparganiifolius* Laest. ex Fries
(р. Меза, окр. пос. Новый, Костромская обл.).
Масштабная линейка — 5 см



Карта 5. Распространение *P.* × *sparganiifolius* Laest. ex Fries
(*1* — старые сборы, *2* — новые сборы) на реках Верхнего Поволжья.
1 — ●, *2* — ●

сидячих у *P. gramineus* или черешкообразных у *P. natans*. Плавающие листья больше похожи на таковые у *P. gramineus*, но они обычно на более длинных черешках, обычно отсутствует характерный для *P. natans* светлый суженный участок между черешком и пластинкой. От *P. nodosus* гибрид отличает наличие черешкообразных погруженных листьев и анатомия стебля; от похожих гибридов *P.* × *fluitans* — отсутствие остроконечий на верхушках погруженных листьев и прилистники без килей, а от *P.* × *schreberi* — более короткие черешки как погруженных, так и плавающих листьев. *P.* × *sparganiifolius* — стерильный гибрид.

На реках Верхнего Поволжья *P.* × *sparganiifolius*, как правило, встречается на проточных участках, часто с очень высокой скоростью течения (от 0.3–0.5 до 1.2 м/с), песчано-каменистых и каменистых грунтах, при глубинах 0.3–1 м. Но найден он и в почти стоячей воде речных плесов на илисто-песчаных и илисто-каменистых грунтах, на глубинах 0.6–1.2 м. Отмечен в составе различных сообществ: с доминированием *P.* × *nitens* или *P.* × *fennicus*, с различными рдестами и *Batrachium kauffmannii*, с погруженными гелофитами и шел-

ковником, с погруженными гелофитами и рдестами. На плесах входит в состав сообществ *Nuphar lutea* (L.) Smith с рдестами. В фитоценозах обычно представлен в небольшом количестве, но в ряде мест, например, на отдельных участках рр. Колошма, Ножема, Суда, Меза и Нельша, способен образовывать значительные заросли и доминировать среди рдестов.

На исследованных водотоках отмечено некоторое морфологическое разнообразие *P.* × *sparganiifolius*. В большинстве местонахождений растения характеризуются погруженными и плавающими листьями, с плавным переходом от погруженных черешкообразных листьев к листьям с пластинкой. В прохладных, низкоминерализованных реках Вепсовской возвышенности (Колошма, Ножема и Суда) рдест произрастает на перекатах и стремнинах с очень высокой скоростью течения, отчего имеет удлиненный стебель, хорошо развитые погруженные очень узкие, лентовидные листья, плавающие же листья узколанцетные, развиты слабо или часто отсутствуют. Эта форма, судя по литературным данным (Hagström, 1916), широко распространена в Скандинавии и вообще на севере Европы. Именно такие растения были описаны как *P.* × *sparganiifolius*. Более широколистные и имеющие хорошо развитые плавающие листья морфотипы распространены южнее и часто описывались под другими названиями, например *P. kirkii* (Syme ex Hook. f.) Syme ex Hook. f. и *P. tiselii* K. Richt. У нас такие растения отмечены в рр. Тебза и Меза, отличающихся более минерализованными и трофными водами.

10. ***P.* × *suecicus*** K. Richt., 1890, Pl. Eur. 1: 15. (*P. filiformis* Pers. × *P. pectinatus* L.). — Рис. 9, карта 2.

P. × *suecicus* K. Richt. — редкий и малоизвестный у нас гибридный рдест из подрода *Coleogeton* (Reichenb.) Raunk. В отечественной литературе он лишь упоминался в немногочисленных работах (Юзепчук, 1934; Мяэметс, 1979), где был показан для Дальнего Востока (?) и Чудского озера, соответственно. За пределами России он распространен достаточно широко (Hagström, 1916; Dandy, Taylor, 1946; Galinis, 1969; Mäemets, 1984; Herr, Wiegleb, 1985; Preston, 1995; Preston et al., 1999; коллекции LE). В Верхнем Поволжье *P.* × *suecicus* найден нами в р. Ножема в окр. д. Кийно (Вологодская обл., Бабаевский р-н), р. Суда у д. Кябелево, около д. Кобелево и выше с. Малое Борисово (там же), р. Ида в д. Курьяново (там же, Бабушкинский р-н), р. Кунож у д. Юркино и в окр. с. Аниково (там же), р. Вохтома в д. Душнево (там же), р. Юза выше пос. Рослятино,



Рис. 9. *P.* × *suecicus* K. Richt.
(р. Княжая, окр. пос. Советский, Костромская обл.).
Масштабная линейка — 5 см

в окр. бывш. д. Высокая и в 5 км к юго-западу от пос. Зайчики (там же), р. Кема ниже пос. Борок (там же, Никольский р-н), р. Ида выше д. Савино (Костромская обл., Чухломской р-н), р. Княжая в окр. пос. Советский и выше с. Ильинское (там же, Кологривский р-н). Здесь этот гибрид произрастал на быстрых перекатах, иногда даже порогах, при скоростях течения 0.4–0.6, нередко до 0.8–1.2 м/с, на каменистом грунте (валуны и крупная галька), на глубине 0.1–0.5 м. Отмечен он и в почти стоячей воде плеса на песчано-каменистом грунте. На некоторых участках обилен.

P. × *suecicus* впервые отмечен здесь для Вологодской и Костромской обл., а также для всего Верхневолжского региона. Как нам удалось установить, это редкое растение известно в Европейской России также в Новгородской обл.: озеро по р. Мсте (В. Половцев, LECB); Вологодской обл. за пределами бассейна Верхней Волги: рр. Пежма (О. Лапина, гербарий Вологодского педагогического университета), Еденьга (М. Сидорова, там же), Леденьга (А. Левашов, там же), Шарженьга (Т. Суслова, там же), Пичуг (И. Коновалов, там же) и некоторые др.; в двух реках Архангельской обл. — Кулой (Г. Постовалова, LECB; Е. Зимарская, LECB) и Сояна (П. Добряков, И. Павалаке, LECB; Г. Постовалова, LECB; П. Добряков, LECB) и в нескольких реках Республики Коми: Евва (В. Барановская, SYKO), Ухта (В. Андреев, LE), Б. Сыня, Б. Соплеса (С. Наумова, MW), Сойва (В. Говорухин, MW), Прупт, Б. Визинга (Б. Тетерюк, IBIW, SYKO).

P. × *suecicus* сочетает родительские признаки. Габитуально он больше похож на *P. pectinatus*, но имеет сросшиеся в основании влагалища, иногда лишь на 1–2 мм, не остроконечные, часто асимметричные на верхушке листья, как у *P. filiformis*. От весьма похожих гибридов *P.* × *bottnicus* Hagstr. (*P. pectinatus* × *P. vaginatus*) и *P.* × *fennicus* отличается не вздутыми нижними влагалищами, числом веточек, отходящих от узла (всегда по 2, а не по 2–3), более длинными язычками листьев (до 24, а не до 15 мм). Кроме того, *P.* × *suecicus* свойственны сросшиеся в основании (как и у *P.* × *fennicus*), а не всегда расщепленные (как у *P.* × *bottnicus*) влагалища; сидячие или на неясной ножке рыльца (как у *P.* × *bottnicus*), а не исключительно сидячие, как у *P.* × *fennicus*. *P.* × *suecicus* стерилен.

В водотоках Верхнего Поволжья *P.* × *suecicus* представлен крупной речной формой. Его родительские виды в указанных реках не обнаружены. Интересно отметить, что этот рдест наиболее обычен

в озерах и приморских лагунах Британских о-вов, Скандинавии, Дании и Эстонии (Hagström, 1916; Mäemets, 1984; Preston, 1995; Preston et al., 1999). В реках это растение встречается несколько реже и очень часто в отсутствии одного или даже обоих родительских видов, являясь в таких местах, по-видимому, реликтом (Dandy, Taylor, 1946; Herr, Wiegleb, 1985; Preston et al., 1999). На Верхней Волге *P.* × *suecicus* также произрастает южнее пределов современного распространения одного из родителей (*P. filiformis*), т. е. в его доледниковом ареале. В местообитаниях, по-видимому, связан с выходами карбонатных пород.

Отметим, что *P.* × *suecicus* в Восточной Европе, как и *P.* × *fennicus*, встречается в реках, протекающих преимущественно в зандровых ландшафтах, расположенных в краевой зоне последнего валдайского оледенения, а в восточной части и предпоследнего московского ледника.

По особенностям экологии, биологии и распространения верхневолжские представители *P.* x *suecicus* очень похожи на таковые с Британских о-вов, подробно описанные в работе Престона с соавт. (Preston et al., 1999).

11. ***P. obtusifolius*** Mert. et W. D. J. Koch и ***P. pusillus*** L.

P. obtusifolius является редким видом в Верхнем Поволжье, известным прежде только в 2 местонахождениях — в верховьях р. Звана (Вологодская обл., Устюженский р-н) (Орлова, 1993) и в р. Лоша (там же, Череповецкий р-н) (Папченков и др., 1997; Бобров, 1999, 2000, 2001б). Нами обнаружено третье его местонахождение — в мелком и заиленном расширении р. Ильд выше с. Н. Некоуз (Ярославская обл., Некоузский р-н). Другой редкий вид — *P. pusillus*, впервые приводится нами для флоры рассматриваемого региона — мелководье плеса р. Касть у д. Слободищи (Ярославская обл., Даниловский р-н).

12. Некоторые другие таксоны рода *Potamogeton.*

Рассмотрим ряд таксонов рода *Potamogeton*, которые, на наш взгляд, приведены в работах ряда авторов под ошибочными названиями, или видовая самостоятельность которых не может быть признана.

В некоторых работах (Папченков, 2000, 2001, 2003, 2004, 2006б; Папченков, Щербаков, 2003, 2006) для водотоков Верхнего Поволжья приводится целый ряд рдестов, с идентификацией которых нам трудно согласиться.

1) *P.* × *acutus* (G. Fisch.) Papch. (*P. berchtoldii* Fieb. × *P. pusillus* L.). Излишне установленный таксон, поскольку значительно ранее для такой гибридной формулы было дано название *P.* × *dualis* Hagstr. (Hagström, 1916: 103). Отметим, что В. Г. Папченков (2001) для своего таксона использовал базионим *P. panormitanus* Biv. var. *acutus* Fisch. (1907, Ber. Bayr. Bot. Ges., 11: 116), который в оригинальной публикации дан как *P. pusillus* var. *acutus* G. Fisch. Верхневолжские речные образцы «*P.* × *acutus*» мы относим к *P. berchtoldii*.

2) *P. longifolius* J. Gay. Под этим названием понимается поточная узко- и длиннолистная форма *P. lucens*, которая явно не представляет собой отдельного вида. Она может рассматриваться в ранге разновидности или формы этого вида (var. *longifolius* DC. f. *longifolius* (J. Gay) Cham. et Schlecht.). Такие растения встречены, например, в рр. Согожа, Устье (Ярославская обл.) и Андоба (Костромская обл.).

3) *P.* × *nerviger* Wolfg. (*P. alpinus* × *P. lucens*). Большинство указаний этого вида для рек Верхнего Поволжья, по нашему мнению, относятся к *P.* × *salicifolius*, отдельные экземпляры — к *P. lucens*. Один из редчайших гибридов в роде. Известен пока только из 2 точек в Литве и Ирландии (Hagström, 1916; Preston, 1995; Kaplan, Zalewska-Gałosz, 2004). В России отсутствует.

4) *P.* × *prussicus* Hagstr. (*P. alpinus* × *P. perfoliatus*). На наш взгляд, все указания *P.* × *prussicus* для рек региона относятся к реофильной форме *P. perfoliatus* (f. *cordatolanceolatus*). Этот очень редкий гибрид известен из типовых местонахождений (Пруссия, Darkehmen и Pelplin) и из нескольких пунктов в Великобритании (Шотландия), Ирландии и Норвегии (Hagström, 1916; Preston, 1995). С территории России соответственно пока известен только по типовому сбору из р. Анграпа в Калининградской обл. («in der Angerapp bei Darkehmen»).

5) *P.* × *pseudolongifolius* Papch. (*P. longifolius* × *P. lucens*?!). Растения из водотоков региона с таким названием мы относим к типичному *P. lucens*. Исходя из сказанного выше про *P. longifolius*, существование такого гибрида в принципе невозможно. Более того, с формальной точки зрения этот таксон представляет собой nom. illeg. Он был предложен (Папченков, 2001) как заменяющее название для «*P. longifolium* Kupf. (*P. longifolius* × *P. lucens*), 1906, Korresp. Bl. Nat. Ver. Riga 49 : 161, 162». Однако, в своей работе K. R. Kupffer привел собственно *P. longifolius* J. Gay (и в правильной орфографии!),

а гибрид *P. longifolius* × *P. lucens* (loc. cit.: 162) лишь предположил для одного из экземпляров. Таким образом, название *P.* × *pseudolongifolius* Papch. фактически предложено в качестве нового для *P. longifolius* J. Gay и поэтому представляет собой излишнее название и согласно ст. 52.1 Международного кодекса ботанической номенклатуры (Greuter et al., 2000) оно должно быть отвергнуто.

6) «*P.* × *serrulatus* Opiz (или Schrad. ex Opiz) (*P. crispus* × *P. gramineus*)». Единственный такой экземпляр из рек Верхнего Поволжья предсталяет собой *P. crispus*. Вообще, это странная трактовка названия *P. serrulatus* Schrad. ex Opiz, под которым были описаны молодые растения *P. crispus* с плоскими листьями (Kaplan, 1997). Да и гибрид между *P. crispus* и *P. gramineus* до сих пор не описывался.

7) В настоящее время вызывает у нас сомнение самостоятельность *P. lacunatus* Hagstr., приводившегося для рек (Папченков и др., 1996; Бобров, 1999, 2000, 2001б) и других водных объектов (Папченков и др., 1997; Папченков, 2004) Верхнего Поволжья, а также ряда других регионов (Цвелёв, 2000; Папченков, 2001; Папченков, Щербаков, 2003, 2006). Скорее всего это экологический вариант *P. berchtoldii*, свойственный болотным водам, который может быть выделен как *P. berchtoldii* var. *lacunatus* (Hagstr.) Fernald.

Можно констатировать, что на настоящий момент в ручьях и реках Верхнего Поволжья род *Potamogeton* представлен 13 видами:

P. alpinus Balb.,
P. gramineus L.,
P. lucens L.,
P. natans L.,
P. perfoliatus L.,
P. praelongus Wulf.,
P. crispus L.,
P. berchtoldii Fieb.,
P. friesii Rupr.,
P. obtusifolius Mert. et W. D. J. Koch,
P. pusillus L.,
P. trichoides Cham. et Schlecht.,
P pectinatus L.,

а также 10 гибридами:

P. × *angustifolius* J. Presl (*P. gramineus* × *P. lucens*),
P. × *cognatus* Asch. et Graebn. (*P. perfoliatus* × *P. praelongus*),
P. × *cooperi* (Fryer) Fryer (*P. crispus* × *P. perfoliatus*),
P. × *fluitans* Roth (*P. lucens* × *P. natans*),
P. × *nitens* Web. (*P. gramineus* × *P. perfoliatus*),
P. × *salicifolius* Wolfg. (*P. lucens* × *P. perfoliatus*),

P. × *sparganiifolius* Laest. ex Fries (*P. gramineus* × *P. natans*),
P. × *vepsicus* A. A. Bobrov et Chemeris (*P. alpinus* × *P. natans*),
P. × *fennicus* Hagstr. (*P. filiformis* × *P. vaginatus*),
P. × *suecicus* K. Richt. (*P. filiformis* × *P. pectinatus*).

Некоторые из ранее приводившихся таксонов переопределены и сведены в синонимы (*P.* × *babingtonii*), другие переведены из видового ранга в ранг разновидности (*P. lacunatus* в *P. berchtoldii* var. *lacunatus*, *P. interruptus* в *P. pectinatus* var. *interruptus*). Для ряда таксонов использованы современные приоритетные названия (*P.* × *angustifolius* вместо *P.* × *zizii*, *P.* × *salicifolius* взамен *P.* × *decipiens* и *P.* × *fennicus* вместо *P.* × *meinshausenii*). Найден и описан новый гибридный рдест — *P.* × *vepsicus* (Бобров, Чемерис, 2006).

Обращает на себя внимание высокое разнообразие гибридных рдестов на исследованных водотоках, их широкое распространение и значительное обилие в местонахождениях. Так, из более чем 215 обследованных нами ручьев и рек рдесты встречаются в 137 водотоках, их гибриды отмечены в 66 реках, т. е. почти в половине (~48%) водотоков с рдестами (!). Гибриды распространены почти исключительно в малых и средних реках (водотоки более 10 и 100 км длины, соответственно), в ручьях (водотоки менее 10 км длины) они практически не обнаружены (см. табл.). Во многих реках гибриды явно доминируют, родительские виды встречаются лишь в незначительном количестве, часто в угнетенном состоянии. Гибриды форми-

Таблица

Встречаемость гибридов *Potamogeton* в водотоках Верхнего Поволжья

Таксоны	Число водотоков			
	Ручьи	Малые реки	Средние реки	Все реки
P. × *angustifolius*	—	13	12	25
P. × *cognatus*	—	1	—	1
P. × *cooperi*	—	—	1	1
P. × *fennicus*	—	3	1	4
P. × *fluitans*	—	3	3	6
P. × *nitens*	—	13	14	27
P. × *salicifolius*	1	14	20	35
P. × *sparganiifolius*	—	9	8	17
P. × *suecicus*	—	3	5	8
P. × *vepsicus*	—	1	—	1
Все гибриды	1	37	28	66

руют как монодоминантные заросли (сообщества), так и смешанные, с участием 3–4 (!) гибридных таксонов. Интересно, что в большинстве случаев в верхневолжских реках гибриды произрастают на течении (на перекатах и стремнинах).

Заметим, что широкое распространение гибридных рдестов — ситуация во многом уникальная. Сходные примеры немногочисленны, массовая гибридизация представителей рода *Potamogeton* и «активность» гибридов отмечены на Британских о-вах (Wiegleb, 1988; Preston, 1995), в Дании и Швеции (Hagström, 1916; Wiegleb, 1988), в реках Японии (Wiegleb, 1988; Wiegleb, Kadono, 1988). G. Wiegleb (1988) отмечает, что в японских реках из 180 обследованных популяций рдестов примерно 60 — это гибридные клоны, и многие из гибридов доминируют в растительном покрове. Ситуация весьма близкая к нашей.

Объяснений описанного явления может быть несколько, по крайней мере, для Верхнего Поволжья. Это может быть связано с ботанико-географическими (границы ареалов многих видов растений как в широтном, так и долготном направлениях) и историческими (оледенения плейстоцена) особенностями региона, свойствами самих водотоков (подвижность и неустойчивость среды), а также с различного рода антропогенными нарушениями (сплав леса, спрямление русел, строительство плотин и мостов).

P. × *fennicus* представляет собой реликтовый таксон, возникший в результате гибридизации в послеледниковое время широко распространенного в Европе в период плейстоцена *P. vaginatus* с *P. filiformis*. Сходный пример представляет *P.* × *bottnicus*. Оба гибрида сохранились до наших дней. В то время как характерный для ледниковых флор *P. vaginatus* с изменением климата постепенно исчезает после московского ледника, как бы отступая вслед за ним (Дорофеев, 1986). Он вымер на большей части былого ареала после последнего валдайского оледенения (как минимум 10–12 тыс. лет назад), сохранившись лишь в Ботническом заливе и южной Сибири. В Верхнем Поволжье реликтовый характер имеет и *P.* × *suecicus.* Он произрастает в пределах доледникового ареала одного из родительских видов (*P. filiformis*). В рассматриваемом регионе данный гибрид встречается южнее современного ареала *P. filiformis*. Подобная картина для *P.* × *suecicus* приводилась и на Британских о-вах (Dandy, Taylor, 1946; Preston et al., 1999). *P.* × *fennicus* и *P.* × *suecicus* отмечены в быстрых и чистых реках региона, протекающих в постледниковых зандровых

ландшафтах с выходящими на поверхность карбонатными породами. Эти 2 гибрида, а также близкий *P.* × *bottnicus* спорадически встречаются в сходных условиях на северо-западе и севере Восточной Европы, их местонахождения как бы очерчивают краевую зону последнего, а на востоке предпоследнего ледника. Здесь эти рдесты произрастают в отсутствии одного или даже обоих родительских видов, представляя собой интереснейший факт послеледниковой гибридизации и истории флоры. Характер распространения и особенности местообитаний рассматриваемых рдестов позволяют нам предположить, что они ценотически неустойчивы и могут сохраняться только в открытых экосистемах, где нет сильного давления конкуренции, таких как реки или опресненные морские мелководья, имея оптимум в весьма узком экологическом диапазоне.

Остальные гибридные рдесты произрастают в ареале родительских видов, а в изученном регионе в основном и вместе с ними. Находки многих из них связаны с речными местообитаниями, нарушенными человеком. В первую очередь — это последствия лесосплава, а местами также и строительства плотин, и влияния подпоров водохранилищ. По-видимому, именно нарушения способствовали возникновению, а главное, сохранению и активности на реках Верхнего Поволжья *P.* × *angustifolius*, *P.* × *cognatus*, *P.* × *cooperi*, *P.* × *fluitans*, *P.* × *nitens*, *P.* × *salicifolius*, *P.* × *sparganiifolius* и *P.* × *vepsicus*. В зоне влияния подпора водохранилища, где создаются сложные условия обитания, связанные с колебаниями уровня воды и скорости течения (растения живут в условиях, характерных то для водотока, то для водоема), отмечены *P.* × *cognatus* (р. Чеснава (Ярославская обл.)) и *P.* × *salicifolius* (рр. Суножка, Корожечна (Ярославская обл.), Нерль (Тверская обл.)). Многие из остальных находок гибридных рдестов локализованы на водотоках, на которых в то или иное время проводились лесосплавные работы (очень многие реки региона), а также ставились плотины мельниц и миниГЭС, создавались различного назначения пруды (Сердитов, 1957; Крайнер, Студенов, 1959; Ресурсы..., 1972; Рохмистров, 1976; и др.), коренным образом изменяющие растительный покров и экосистему в целом. В таких местах гибридные рдесты обильны, разнообразны, часто доминируют среди других видов рода, что свидетельствует об их фитоценотической активности в нарушенных экотопах. Наиболее ярко подобные свойства проявляют *P.* × *angustifolius*, *P.* × *nitens*, *P.* × *salicifolius* и *P.* × *sparganiifolius*.

В нарушенном и таким образом «открытом» местообитании изоляция, обычно подавляющая гибридизацию между совместимыми друг с другом видами в стабильном замкнутом сообществе, по-видимому, частично утрачивает свою эффективность.

Наше мнение основывается на том, что именно в нарушенных реках сосредоточены наиболее обширные заросли (клоны) гибридных рдестов, причем популяции родительских видов часто находятся в очень подавленом состоянии, либо вовсе отсутствуют, а на б. м. благополучных реках гибридные растения обычно немногочисленны, единичны, или просто не встречаются. Все же необходимо отметить, что подвижные речные условия (течение, русловые процессы, колебания уровня воды) сами по себе стимулируют гибридизацию и способствуют выживанию гибридов. Вероятно, времени существования или степени изолированности новых экониш, неизбежно образующихся и в естественных речных местообитаниях, явно недостаточно для более широкого распространения в них гибридных рдестов, в особенности, если учесть нерегулярность полового размножения рдестов (см. например, Цвелёв, 1982) на наших относительно северных реках. Следовательно, только значительные неблагоприятные воздействия смогли вызвать активный гибридизационный процесс и расселение. Популяции рдестовых гибридов оказались достаточно долговечны после прекращения активных воздействий, так как восстановление речных экосистем, особенно после лесосплавных мероприятий, очень долговременный процесс. Нам кажется, что даже после стабилизации исходных местообитаний коренные виды не смогут очень быстро вытеснить гибридные формы, если вообще смогут, по причине стерильности большинства последних и в связи с преобладанием вегетативного размножения и у родительских видов, т. е. они вряд ли быстро поглотят гибридные популяции в результате повторных скрещиваний, а будут вынуждены непосредственно конкурировать с гибридами, и результат этой конкуренции может показать только время. Более того, гибридный геном обеспечивает большую пластичность растений и в конечном итоге их лучшую приспособленность к изменчивым речным условиям. Так, гибрид способен расти на сильном и более спокойном течении, в обводненном состоянии и может переживать обсыхание, что в сравнении с родительскими видами обеспечивает их экологические и биологические преимущества, в частности, в водотоках Верхнего Поволжья.

В заключение отметим, что при определении гибридных рдестов надо быть крайне внимательным, поскольку они внешне могут быть похожи как на родительские или близкие виды, так и на другие гибриды. Помимо детального морфологического анализа стоит привлекать анатомические признаки, что позволит получить более надежные результаты. В ряде случаев (например, *P. alpinus* или *P. nodosus*, гибриды с их участием и похожие гибриды) изучение анатомического строения — единственный более или менее достоверный способ идентификации, позволяющий не прибегать к современным изоферментному или молекулярному методам.

Для определения гибридов можем порекомендовать ключи из работы Престона (Preston, 1995) и, отчасти, Н. Н. Цвелёва (2000). Описание анатомичеких признаков видов и гибридов даны в ряде литературных источников (Hagström, 1916; Wiegleb, 1990; Wiegleb, Kaplan, 1998; Kaplan, 2001; Kaplan, Wolff, 2004).

Все цитированные в статье собранные нами образцы хранятся в IBIW (Борок), дублеты в той или иной степени полноты переданы в KPABG (Кировск), KRA (Krakow, Poland), LE (С.-Петербург), MW (Москва), PRA (Průhonice, Czech Republic) и SYKO (Сыктывкар).

Выражаем искреннюю признательность Z. Kaplan (Institute of Botany, Průhonice, Czech Republic) за проверку определений целого ряда рдестов, полезное обсуждение работы и за предоставление некоторых литературных источников, Б. Ю. Тетерюку (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) за предоставление для изучения своих сборов и коллекций из фондов SYKO, R. J. Gornall (University of Leicester, Leicester, Great Britain) за молекулярный анализ некоторых наших образцов, В. А. Бубыревой (СПбГУ, С.-Петербург) за оказанную помощь при работе с материалами LECB. Отдельная благодарность Т. В. Егоровой (БИН РАН, С.-Петербург) за критический просмотр рукописи и ценные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 01-04-49524, 04-04-49814) и Фонда содействия отечественной науке.

Литература

Берлина И. Г. Сосудистые растения Лапландского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1997. Вып. 64. 56 с.

Бобров А. А. Флора водотоков Верхнего Поволжья // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 93–104.

Бобров А. А. Конспект и общая характеристика флоры ручьев и рек бассейна Верхней Волги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 3. С. 37–44.

Бобров А. А. Растительные сообщества речных перекатов и стремнин Верхнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001а. Т. 106. Вып. 1. С. 18–28.

Бобров А. А. Рдесты (*Potamogeton* L., *Potamogetonaceae*) ручьев и рек Верхнего Поволжья // Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков: Матер. науч. совещ. (Рязань, 29–31 января 2001 г.). М., 2001б. С. 23–25.

Бобров А. А. *Potamogeton natans* L. и его гибриды (*Potamogetonaceae*) в реках Восточной Европы // Междунар. науч. конф. по сист. высш. раст., посвящ. 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН, проф. В. Н. Тихомирова (Москва, 28–31 января 2002 г.): Тез. докл. М., 2002. С. 20–21.

Бобров А. А., Чемерис Е. В. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Ярославской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 11. С. 151–153.

Бобров А. А., Чемерис Е. В. *Potamogeton* × *vepsicus* (*Potamogetonaceae*) — новый гибридный рдест из Верхнего Поволжья // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 1. С. 71–84.

Бузунова И. О., Конечная Г. Ю., Цвелёв Н. Н. Дополнение к флоре Смоленской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 3. С. 74–75.

Варгот Е. В., Силаева Т. Б., Петрова Е. А. Находки редких водных растений в Мордовском Присурье // Флористические исследования в Средней России: Матер. VI научн. совещ. по флоре Средней России (Тверь, 15–16 апреля 2006 г.). М., 2006. С. 32–34.

Губарева И. Ю., Дедков В. П., Напреенко М. Г., Петрова Н. Г., Соколов А. А. Конспект сосудистых растений Калининградской области: Справочное пособие / Под ред. В. П. Дедкова. Калининград, 1999. 106 с.

Дорофеев П. И. Ископаемые *Potamogeton*. Пособие для определения ископаемых плодов. Л., 1986. 134 с.

Капитонова О. А. О факторах флорогенеза на аквальных местообитаниях в условиях урбаносреды // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2005» (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск, 2006. С. 261–263.

Капитонова О. А., Папченков В. Г. Новые флористические находки в Удмуртской Республике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 6. С. 64–65.

Крайнер Н. П., Студенов Н. С. Реки и озера // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль, 1959. С. 215–263.

Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Тихомиров А. А. Сосудистые растения заповедника «Кивач» (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников / Под ред. Н. Н. Цвелёва, Т. К. Юрковской. М., 2000. Вып. 84. 108 с.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб., 1993. 220 с.

Мяэметс А. А. Род рдест — *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 176–192.

Овеснов С. А. Флористические находки в Пермской области // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 91–97.

Орлова Н. И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения // Тр. С.-Петербург. общ. естествоисп. СПб., 1993. Т. 77. Вып. 3. 262 с.

Папченков В. Г. Заметки о *Potamogeton gramineus* s.l. (*Potamogetonaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 65–76.

Папченков В. Г. Список флоры сосудистых растений водоемов и водотоков бассейна Верхней и Средней Волги // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль, 2000. С. 134–165.

Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 213 с.

Папченков В. Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидроботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидроботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 82–91.

Папченков В. Г. Рдесты Ярославской области // Биоразнообразие Верхневолжья: современное состояние и проблемы сохранения: Матер. регион. науч.-практ. конф., посвящ. памяти А. С. Петровского (Ярославль, 13–14 октября 2004 г.). Ярославль, 2004. С. 57–62.

Папченков В. Г. Водная флора Восточной Европы // Флористические исследования в Средней России: Матер. VI научн. совещ. по флоре Средней России (Тверь, 15–16 апреля 2006 г.). М., 2006а. С. 107–110.

Папченков В. Г. Гибриды водных растений и особенности их определения // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2005» (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск, 2006б. С. 49–57.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Богачев В. В., Чемерис Е. В. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 109–118.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Гарин Э. В. О некоторых флористических находках в Тверской и Ярославской областях // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 140–143.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Чемерис Е. В., Борисова М. А., Гарин Э. В. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 153–157.

Папченков В. Г., Гарин Э. В. Флористические находки в бассейне Верхней Волги // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 97–101.

Папченков В. Г., Козловская О. И. Флористические находки в Вологодской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 122–124.

Папченков В. Г., Щербаков А. В. Ключ для определения рдестов (*Potamogeton* L., *Potamogetonaceae*) средней полосы европейской части России // Гидроботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидроботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 92–97.

Папченков В. Г., Щербаков А. В. Сем. *Potamogetonaceae* Dumort. — Рдестовые // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. Изд. 10. М., 2006. С. 53–58.

Попов М. Г. Сем. *Potamogetonaceae* — Рдестовые // Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. С. 52–60 с.

Прилепский Н. Г., Жмылёв П. Ю., Карпухина Е. А. К флоре Костромской области: интересные находки сосудистых растений в ее восточной части // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 1. С. 139–143.

Прилепский Н. Г., Карпухина Е. А. Флора северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохмы) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 77–95.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 10. Верхне-Волжский район. Описания отдельных рек и озер / Под ред. Ю. Е. Яблокова. Л., 1972. 248 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 10. Верхне-Волжский район. Кн. 1 / Под ред. Ю. Е. Яблокова. М., 1973. 476 с.

Решетникова Н. М. Материалы к флоре Смоленской области // Бюл. ГБС. 2004. Вып. 188. С. 70–102.

Решетникова Н. М., Майоров С. Р. Новые флористические находки в национальном парке Угра (Калужская область) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 3. С. 78–81.

Решетникова Н. М., Скворцов А. К., Майоров С. Р., Воронкина Н. В. Сосудистые растения национального парка «Угра» (аннотированный список видов) // Флора и фауна национальных парков / Под ред. В. С. Новикова. М., 2005. Вып. 6. 143 с.

Решетникова Н. М., Урбанавичуте С. П. Новые и редкие виды для флоры Нижегородской области, найденные на территории заповедника Керженский // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 3. С. 90–91.

Рохмистров В. Л. Водные ресурсы Ярославского Поволжья, их состояние и перспектива использования // Проблемы геоморфологии северной половины Русской равнины: Сб. науч. тр. ЯГПИ. Ярославль, 1976. С. 46–61.

Сердитов С. Н. Внутренние воды // Природа Вологодской области. Вологда, 1957. С. 136–179.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1957. 741 с.

Цвелёв Н. Н. Семейство рдестовые (*Potamogetonaceae*) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 30–34.

Цвелёв Н. Н. О видах подрода *Coleogeton* рода *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) в Северо-Западной России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 88–91.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Щербаков А. В., Девятов А. Г., Барзионова Т. В. Находки редких видов водных сосудистых растений на востоке Рязанской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 3. С. 77–78.

Юзепчук С. В. Род Рдест — *Potamogeton* L. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 230–261.

Aukštadvario apylinkiu augmenija / Red. V. Rašomavičius. Vilnius, 1994. 294 p.

Bobrov A. A. On two species of pondweeds of the subgenus *Coleogeton* in rivers of the Upper Volga Region // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Vol. 2. Diversity of the flora and vegetation of North Eurasia: Proc. 1st Int. Conf., Novosibirsk, Russia, 21–26 August 2000. Novosibirsk, 2000. P. 38–40.

Casper S. J., Krausch H. D. Pteridophyta und Anthophyta. 1. Teil // Süβwasserflora von Mitteleuropa / Hrsg.: H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig. Jena, 1980. Bd 23. S. 1–403.

Černohous F., Husák Š. Macrophyte vegetation of eastern and north-eastern Bohemia // Folia Geobot. Phytotax. 1986. Vol. 21. N 2. P. 113–161.

Dandy J. E. *Potamogeton* L. / C. A. Stace (ed.). Hybridization and the flora of the British Isles. London, 1975. P. 444–459.

Dandy J. E. V. *Potamogeton* L. / T. G. Tutin et al. (eds.). Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 7–11.

Dandy J. E., Taylor G. Studies of British Potamogetons. VI. The identity of *Potamogeton Babingtonii* // J. Bot. 1939. Vol. 77. P. 161–164.

Dandy J. E., Taylor G. An account of × *Potamogeton suecicus* Richt. in Yorkshire and the Tweed // Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. 1946. Vol. 34. Pt 3. P. 348–360.

Fant J. B., Preston C. D., Barrett J. A. Isozyme evidence of the parental origin and possible fertility of the hybrid *Potamogeton* × *fluitans* Roth // Pl. Syst. Evol. 2001. Vol. 229. P. 45–57.

Galinis V. Novae formae potamogetonum in flora RSS Lithuaniae // Lietuv. TSR Auk. Mok. Mokslo Darbai. Biologija. 1969. Vol. 9. P. 43–60.

Galinis V. Meinshauseno plûdė (*Potamogeton* × *meinshausenii* Juz.) Lietuvos TSR Floroje // Lietuv. TSR Auk. Mok. Mokslo Darbai. Biologija. 1977. Vol. 16. N 1. P. 107–109.

Greuter W. et al. International code of botanical nomenclature (Saint Louis code), adopted by the Sixteenth International Botanical Congress, St Louis, Missouri, July – August 1999. Königstein, Germany, 2000. xviii + 474 p. (Regn. Veg. Vol. 138).
Hagström J. O. Critical researches on the Potamogetons // Kungl. Sv. Vetenskapsakad. Handl. 1916. Vol. 55. N 5. P. 1–281.
Herr W., Wiegleb G. Die *Potamogetonaceae* niedersächsischer Fliessgewässer. Teil 2 // Gött. Flor. Rundbr. 1985. Bd 19. H. 1. S. 2–18.
Kaplan Z. Names of *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) proposed by Bohemian botanists in the period 1819–1902 // Preslia. 1997. Vol. 69. N 3. P. 193–240.
Kaplan Z. *Potamogeton* × *fluitans* (*P. natans* × *P. lucens*) in the Czech Republic. I. Morphology and anatomy // Preslia. 2001. Vol. 73. N 4. P. 333–340.
Kaplan Z. Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) // Folia Geobot. 2002. Vol. 37. P. 141–170.
Kaplan Z. Neotypification of *Potamogeton* × *fluitans* Roth and the distribution of this hybrid // Taxon. 2005. Vol. 54. N 3. P. 822–826.
Kaplan Z., Fehrer J. Evidence for the hybrid origin of *Potamogeton* × *cooperi* (*Potamogetonaceae*): traditional morphology-based taxonomy and molecular techniques in concert // Folia Geobot. 2004. Vol. 39. P. 431–453.
Kaplan Z., Wolff P. A morphological, anatomical and isozyme study of *Potamogeton* × *schreberi*: confirmation of its recent occurrence in Germany and first documented record in France // Preslia. 2004. Vol. 76. N 2. P. 141–161.
Kaplan Z., Zalewska-Gałosz J. *Potamogeton* taxa proposed by J. F. Wolfgang and his collaborators // Taxon. 2004. Vol. 53. N 4. P. 1033–1041.
King R. A., Gornall R. J., Preston C. D., Croft J. M. Molecular confirmation of *Potamogeton* × *bottnicus* (*P. pectinatus* × *P. vaginatus*, *Potamogetonaceae*) in Britain // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 135. P. 67–70.
Lang G. Die Ufervegetation des westlichen Bodensees // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1967. Bd 32. H. 4. S. 437–574. Taf. 8–17.
Mäemets A. 1. Perekond penikeel — *Potamogeton* L. // Eesti NSV floora. 9. Tallinn, 1984. P. 47–139.
Oberdorfer E. Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 6. Aufl. Stuttgart, 1990. 1050 S.
Preston C. D. Pondweeds of Great Britain and Ireland // BSBI Handbook N 8. London, 1995. 350 p.
Preston C. D., Hollingsworth P. M., Gornall R. J. The distribution and habitat of *Potamogeton* × *suecicus* K. Richt. (*P. filiformis* Pers. × *P. pectinatus* L.) in the British Isles // Watsonia. 1999. Vol. 22. P. 329–342.
Wiegleb G. Notes on pondweeds — outlines for a monographical treatment of the genus *Potamogeton* L. // Feddes Repert. 1988. Vol. 99. N 7–8. P. 249–266.
Wiegleb G. The importance of stem anatomical characters for the systematics of the genus *Potamogeton* L. // Flora. 1990. Vol. 184. N 3. P. 197–208.

Wiegleb G., Herr W. Die *Potamogetonaceae* niedersächsischer Fliessgewässer. Teil 1 // Gött. Flor. Rundbr. 1984. Bd 18. H. 3–4. S. 65–86.
Wiegleb G., Kadono Y. Composition, structure and distribution of plant communities in Japanese rivers // Bot. Jahrb. Syst. 1988. Bd 110. H. 1. S. 47–77.
Wiegleb G., Kaplan Z. An account of the species of *Potamogeton* L. (*Potamogetonaceae*) // Folia Geobot. 1998. Vol. 33. P. 241–316.
Wijk R. J., van. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions // Aquat. Bot. 1988. Vol. 31. N 3–4. P. 211–258.
Wijk R. J., van. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproduction strategies and germination ecology // Aquat. Bot. 1989. Vol. 33. N 3–4. P. 271–299.
Wijk R. J., van. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions // Aquat. Bot. 1988. Vol. 31. N 3–4. P. 211–258.
Wijk R. J., van. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproduction strategies and germination ecology // Aquat. Bot. 1989. Vol. 33. N 3–4. P. 271–299.
Zalewska-Gałosz J. Occurrence and distribution of *Potamogeton* hybrids (*Potamogetonaceae*) in Poland // Feddes Repert. 2002. Vol. 113. N 5–6. P. 380–393.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru