

ГИБРИДЫ ВО ФЛОРЕ ВОДНЫХ МАКРОФИТОВ ВЯТСКО-КАМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

О.А. Капитонова

Ключевые слова

гибриды
гибридогенные таксоны
флора макрофитов
водные и прибрежно-водные
растения
Вятско-Камское Предуралье

Аннотация. Приводятся данные по гибридной составляющей флоры макрофитов Вятско-Камского Предуралья, включающей 23 таксона видового ранга, что составляет 6,7% от всего состава флоры макрофитов региона. Среди гибридов наиболее многочисленны рдесты (16 видов), 3 гибридных вида известно среди рогозов, по 1 гибриду в родах *Nuphar*, *Nymphaea*, *Batrachium*, *Salix*. Процесс гибридогенеза протекает под влиянием как природных, так и разнообразных антропогенных факторов, причем в числе первых наиболее значимыми являются климатические условия, а ко вторым относятся регулярные или периодические нарушения мест обитания водных и прибрежно-водных растений хозяйственной деятельностью человека.

Поступила в редакцию 18.01.2014

Считается, что одними из наиболее информативных показателей экологического состояния водных экосистем являются структурно-динамические и функциональные характеристики сообществ макрофитов (Папченков, 2003). Известно, что обилие гибридных растений в водоемах и водотоках может свидетельствовать о воздействии на них, в прошлом или в настоящем, хозяйственной деятельности человека (Краснова, Кузьмичёв, 1990; Бобров, 1997, 1999; Папченков, 2007; Папченков и др., 1998). Наши данные, полученные в ходе гидробиологических исследований на территории Вятско-Камского Предуралья (ВКП), в целом согласуются с мнением указанных выше авторов. В настоящей работе представлены материалы по гибридным видам флоры водных и прибрежно-водных растений (макрофитов) ВКП.

ВКП охватывает территорию Удмуртской Республики (УР) и сопредельные районы Пермского края (ПК), Кировской области (КО), республик Татарстан (РТ) и Башкортостан (РБ) (рис. 1). В гидрографическом плане ВКП относится к бассейну р. Волга. Регион имеет удобное экономико-географическое положение: наличие двух крупных судоходных рек – Камы и Вятки, пе-

ресечение региона на севере и юге в широтном направлении двумя железнодорожными ветками с крупными транспортными узлами, густая сеть автодорог, в т.ч. федерального значения, благоприятствуют экономическим связям с другими регионами страны. Эти же условия являются основной причиной высокой степени антропогенного преобразования территории, включая трансформацию растительного покрова, в том числе водных и прибрежно-водных местообитаний.

Согласно полученным нами данным флора макрофитов ВКП включает 23 вида гибридного происхождения (6,7% от всего видового состава). Это не столь высокий показатель, если сравнивать его, к примеру, с флорой водоемов и водотоков Среднего Поволжья, где гибридная составляющая равна 10,78% и представлена 51 гибридом из 473 видов, встречающихся в условиях водной среды (Папченков, 2001), или водным компонентом флоры Восточной Европы, в котором на долю гибридов приходится 15,56%, что соответствует 47 видам гибридного происхождения из 302 видов водных (гидрофитов) и прибрежно-водных (гелофитов и гигрогелофитов) видов (Папченков, 2005). Высокий уровень



Рис. 1. Вятско-Камское Предуралье. Заливкой выделена территория исследований в пределах региона

гибридного компонента указан также для флоры водных объектов Верхнего Поволжья – 20,2% (Папченков, 2007), а также для водотоков этого региона – 9,2% (Бобров, 1999). Тем не менее, наличие видов гибридного происхождения в рассматриваемой нами флоре свидетельствует о процессах видообразования, протекающих под влиянием как природных, так и весьма разнообразных антропогенных факторов.

К числу первых, прежде всего, следует отнести климатические условия последних геологических этапов в развитии планеты и рассматриваемого региона в частности. Колебания климата и связанная с ними нестабильность гидрорежима мест обитания макрофитов, вероятно, уже в плейстоцене, а может быть и раньше, приводили к перекрыванию ареалов разных видов гидрофильного комплекса, результатом чего могла быть спонтанная гибридизация ранее географически разобщенных таксонов, весьма характерная для многих видов и в настоящее время. По мнению Н.Н. Цвелёва (2000), массовое формирование гибридов чаще всего происходит в критических ситуациях, например, во время направленных климатических изменений, ко-

гда один из видов, более приспособленный к новым условиям, наступает на позиции менее приспособленного вида. Этому мнению придерживается и М.Г. Попов, который пишет: «Для того чтобы породить новый вид, нужно, чтобы в данный район направился миграционный поток извне, а таковой может наблюдаться, если только произойдут крупные геологические изменения в стране <...> При наличии миграций и условий совмещения различных, до того разобщенных, флористических комплексов гибридационные явления неизбежны...» (Попов, 1963: 29). М.Г. Попов считает, что «...наверное, нет в природе ни одного вида покрытосеменных, который не имел бы даже в настоящее время гибридов с другими...» (Попов, 1963: 27). При этом процесс гибридизации рассматривается как возможный путь деспециализации таксонов гибридного происхождения (Грант, 1980; Цвелёв, 1992, 2000), позволяющий изменить пределы толерантности гибридов, что представляется чрезвычайно важным для гидрофильных видов – растений, достигших определенного уровня структурной специализации своих органов. В результате гибридные особи получают новые возможности для захвата экологического пространства, в том числе в направлении освоения местообитаний с экстремальными условиями, зачастую проявляя агрессивные характеристики, свойственные многим гибридогенным таксонам, как это показано специальными исследованиями (Юрцева, 2006; Schierenbeck, Ellstrand, 2009). Дальнейшая эволюция гибридов может быть отличной от исторического развития родительских видов, что, в конце концов, может привести к формированию новых гибридогенных таксонов (Цвелёв, 1972).

Критические ситуации в условиях влияния экологических факторов, приближающихся к крайним значениям толерантности организма по отношению к данным факторам, могут возникать как в природных условиях (например, в горах, во время плейстоцена – в перигляциальной зоне), так и в антропогенно измененных местообитаниях. В последнем слу-

чае, помимо влияния комплекса специфических экологических факторов, имеет место еще и регулярное нарушение местообитаний хозяйственной деятельностью человека, что влечет за собой появление свободных экологических ниш, неизбежно заполняющихся эксплорентами (Миркин, Наумова, 1998), согласно правилу обязательности заполнения экологических ниш (Реймерс, 1994). Этим можно объяснить обильное произрастание на вторичных водных и прибрежно-водных местообитаниях многих гибридогенных макрофитов (например, видов из родов *Typha* и *Potamogeton*), генетически адаптированных к периодически нарушаемым экотопам.

Из гибридогенных видов макрофитов на территории ВКП наиболее многочисленны рдестовые гибриды, которых на настоящий момент насчитывается 16 видов. Среди них наиболее обычными являются реофильные виды *Potamogeton* × *salicifolius* Wulfg. и *P.* × *nerviger* Wulfg., встречающиеся в основном в средних, реже – в малых реках региона. Из других гибридогенных гидрофитов в рассматриваемой флоре представлены *Nuphar* × *spenneriana* Gaudin, *Nymphaea* × *borealis* E. Camus, *Batrachium* × *felixii* Sob., а в прибрежно-водном компоненте – *Typha* × *glauca* Godron, *T.* × *smirnovii* E. Mavrodiev, *T.* × *argoviensis* Haussknecht ex Ascherson et Graebner, *Salix* × *rubens* Schrank.

Potamogeton × *salicifolius* (*P. lucens* L. × *P. perfoliatus* L.) является, пожалуй, самым обычным из гибридов типовой секции рода. Это один из наиболее распространенных рдестовых гибридов, имеющий евроазиатский борео-субмеридиональный ареал. Широко распространен в реках Верхнего (Бобров, Чемерис, 2006) и Среднего Поволжья (Папченков, 2001, 2007), на севере Европейской России (Бобров, Чемерис, 2009), указывается как обычный для зарубежной Европы (Fant, Preston, 2004). Является нередким таксоном в водотоках ВКП, в некоторых реках, например, Чепца и Кильмезь, относится к главным ценозообразователям, формируя обширные одно- или маловидовые сообщества. Очень полиморфный гибрид, морфологи-

ческие характеристики которого усложняются возвратными скрещиваниями, приближающими его габитуально то к одному, то к другому из пары родительских видов.

Довольно обычен для ВКП также *P.* × *nerviger* (*P. lucens* × *P. alpinus* Balb.), указываемый для многих регионов России (Папченков, 2007), хотя существует мнение об отсутствии этого гибрида на территории страны (Бобров, Чемерис, 2006). Нами к данному таксону отнесены растения, собранные на р. Чепца и ее притоках, а также в некоторых других водных объектах, в том числе на Ижевском водохранилище. На р. Чепца этот рдест относится к одним из основных ценозообразователей, формирующим обширные одновидовые заросли, заполняя на некоторых участках почти все русло. Предпочтительными местообитаниями для этого гибрида являются реки. Растения этого вида цветут, образуют некоторое количество плодов, фертильность которых требует специального изучения. Распространение гибрида на территории ВКП нуждается в дальнейшем изучении.

Остальные гибридные рдесты встречаются в регионе довольно редко.

P. × *nitens* Web. (*P. gramineus* L. × *P. perfoliatus*) – один из наиболее широко распространенных гибридных рдестов (Бобров, Чемерис, 2006; Папченков, 2007) с голарктическим плюризональным ареалом, однако на территории рассматриваемого региона известен лишь по нескольким находкам – с Воткинского пруда (г. Воткинск, УР) (Капитонова, Папченков, 2003) и р. Кама (Сарапульский район УР). Ближайшими местонахождениями этого гибрида являются сборы с Гайнского (окр. п. Гайны) и Красновишерского (р. Вишера у д. Акчим) районов ПК. Преимущественно речной вид.

P. × *angustifolius* J. Presl (*P. gramineus* × *P. lucens*) = *P.* × *zizii* Mert. et Koch. – таксон с евроазиатским плюризональным распространением, чаще всего встречающийся в реках, водохранилищах и озерах. Относится к числу наиболее обычных гибридных рдестов (Папченков, 2007). В ВКП известен пока по пяти находкам: в литературе имеются сведения о

произрастании его в Нагорском районе КО (Тарасова, 2007), нами собирался в Унинском районе КО, согласно гербарным материалам вид встречается в реках Чепца (г. Глазов), Кама (г. Сарапул) и Нязь (Игринский район УР).

P. × babingtonii A. Benn. (*P. lucens* × *P. praelongus* Wulf.) – очень редкий в регионе вид. Показано (Бобров, Чемерис, 2006), что название этого гибрида следует рассматривать в качестве синонима *P. × angustifolius*, а бинарное название для растений, имеющих промежуточные между *P. lucens* и *P. praelongus* признаки, пока не существует. В ВКП подобные растения собирались на р. Чепца в г. Глазове (Баранова и др., 1992). На территории РТ этот гибрид рассматривается как вероятно исчезнувший (Бакин и др., 2000).

P. × cognatus Aschers. et Graebn. (*P. perfoliatus* × *P. praelongus*) – таксон с европейско-сибирским бореально-неморальным типом ареала, встречающийся в основном в крупных реках, озерах и водохранилищах. Очень редкий в ВКП гибрид. Указывается для РТ (Папченков, 1993). Имеются гербарные материалы, свидетельствующие о его произрастании в городском пруду Сарапула (УР).

P. × fluitans Roth (*P. lucens* × *P. natans* L.) – широко распространенный в Европе в пределах борео-субмеридиональной зоны гибридогенный вид (Папченков, 2007), в рассматриваемом регионе известный пока по нескольким находкам – в Ижевском водохранилище и на мелководьях Нижнекамского водохранилища (Капитонова и др., 2006), где гибрид образует большие заросли, а также на р. Кырча в Селтинском районе УР.

P. × griffithii A. Benn. (*P. alpinus* × *P. praelongus*) – изредка встречающийся гибридогенный вид (Папченков, 2007). В ВКП достоверно известен по единственной находке в Увинском районе УР. Согласно имеющимся в литературе сведениям и характеру занимаемого им в рассматриваемом регионе биотопа, гибрид предпочитает озерные местообитания, но способен произрастать и в проточных холодных водах.

P. × sparganiiifolius Laest. ex Fr. (*P. gramineus* × *P. natans* L.) – широко распространенный в России и за рубежом гибридный рдест (Бобров, Чемерис, 2006; Папченков, 2007), но на территории ВКП относится к очень редким таксонам. В гербарии UDU имеются сборы с территории Алнашского района УР. Имеются указания о произрастании его в ПК (Иллюстрированный определитель..., 2007), однако, гербарный образец в PERM обнаружить нам не удалось.

P. × prussicus Hagstr. (*P. alpinus* × *P. perfoliatus*) – европейский бореальный вид, имеющий промежуточные между родительскими видами признаки: полустеблеобъемлющие удлинённые листья с красноватым оттенком. Наша находка этого гибрида с р. Чепца из Дебёсского района УР является пока единственной для территории ВКП.

P. × pseudolongifolius Papch. (*P. lucens* × *P. longifolius* Gay) – гибрид между типичной формой *P. lucens* и реофильным видом *P. longifolius*. Имеет крупные погруженные листья, наиболее широкие в средней части и постепенно суживающиеся к обоим концам, с короткими (0,5 см) либо длинными (1-1,5 см) черешками (Папченков, 2001, 2007). Растения с крупными листьями, соответствующие описанию *P. × pseudolongifolius*, собраны нами в Унинском районе КО (Капитонова и др., 2006).

P. × acutus (Fisch.) Papch. (*P. berchtoldii* Fieb. × *P. pusillus* L.) внешне напоминает *P. berchtoldii*, но у основания листьев гибридных растений нет железок, либо они едва заметны. В нижней части листа вдоль средней жилки иногда имеются очень узкие полоски лакун (Папченков, 2007). В регионе имеется несколько находок этого рдеста в пределах УР (города Ижевск и Глазов, Якшур-Бодьинский, Сюмсинский, Увинский районы). Все известные местонахождения представляют собой искусственные либо трансформированные биотопы. Вид образует густые заросли на небольших глубинах (как правило, до 50 см), часто является доминантом сообществ.

P. × franconicus Fisch. (*P. berchtoldii* × *P. trichoides* Cham. et Schlecht.) считается очень редким гибридогенным видом (Папченков, 2007). Габитуально растения, относимые к этому гибриду, напоминают *P. trichoides*, однако у основания листьев имеются отчетливые желваки, центральная жилка листа менее толстая, вдоль нее иногда имеются лакуны. В пределах ВКП имеются сборы этого рдеста с Увинского, Сарапульского и Камбарского районов УР, а также с Ижевского водохранилища.

P. × undulatus Wulfen. (*P. crispus* L. × *P. praelongus*) – очень редкий межсекционный гибрид. Это средней величины растения со слабосплюснутым стеблем и довольно крупными сидячими полустеблеобъемлющими листьями ярко-зеленого, оливково- или темно-зеленого цвета (Папченков, 2007). На территории ВКП известен с единственной точки – из Увинского района УР.

P. × suecicus R. Richt. (*P. pectinatus* L. × *P. filiformis* Pers.) гибрид, известный лишь с Восточной Европы (Бобров, Чемерис, 2006). На территории ВКП вид отмечен лишь для ПК, где собирался в Куединском (р. Буй и его притоки) и Октябрьском (р. Ирень) районах.

P. × fennicus Hagstr. (*P. filiformis* × *P. vaginatus* Turcz.) = *P. × meinshausenii* Juz. – редкий таксон с восточноевропейским бореальным ареалом (Бобров, Чемерис, 2006). В ВКП известен лишь с Октябрьского района ПК.

Nuphar × spenneriana (*N. lutea* (L.) Smith × *N. pumila* (Timm.) DC.) – гибридогенный вид, широко распространенный в Верхнем Поволжье, реже встречается в Среднем Поволжье (Папченков, 2007). В пределах ВКП не редок, образует большие заросли на р. Чепца, в ряде других рек и прудов.

Nymphaea × borealis (*N. alba* L. × *N. candida* J. Presl.) – гибрид, возникший в послеледниковье, широко распространенный в средней и северной частях Европейской России (Папченков, 2007). В ВКП изредка встречается преимущественно в водохранилищах и прудах.

Batrachium × felixii (*B. circinatum* (Sibth.) Spach × *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch) –

очень редкий гибридный вид (Мовергоз и др., 2011), лишь недавно обнаруженный нами на территории ВКП, где собирался на мелководьях пруда в Глазовском районе УР.

Среди рогозов наиболее известным и широко распространенным гибридогенным видом является *Typha × glauca* (*T. angustifolia* L. × *T. latifolia* L.), произрастающий в Европе, Северной и Южной Америке, причем на американском континенте он считается инвазивным видом, завезенным из Европы (Kuehn et al., 1999). Показано, что наиболее вероятным механизмом образования гибридных растений является опыление женских цветков *T. angustifolia* пыльцой *T. latifolia*, но поскольку периоды цветения этих видов слабо перекрываются, к тому же имеется еще ряд морфологических ограничений успешного осуществления межвидового скрещивания, возможность образования устойчивых популяций гибридных растений не высока (Selbo, Snow, 2004). Если гибриды все же образуются, они обычно оказываются стерильными, что значительно снижает возможность возвратного скрещивания (Kuehn et al., 1999). Согласно данным других авторов (Мавродиев, Алексеев, 1998), интрогрессивная гибридизация *T. × glauca* с родительскими видами – явление весьма распространенное, гибридные особи способны образовывать определенное количество жизнеспособных семян, поэтому, наряду с вегетативным размножением, для рогоза сизого характерно и семенное воспроизводство. Свидетельством того, что *T. × glauca* – вполне устоявшийся гибридогенный вид, могут служить стабильные анатомические и морфологические признаки, хорошо отличающие его от родительских видов (Kuehn, White, 1999; McManus et al., 2002). *T. × glauca* может формировать собственные монодоминантные заросли, способен произрастать и совместно с родительскими видами, однако при этом угнетает их (Мавродиев, Алексеев, 1998). Анализ молекулярных данных рогозов, формирующих крупные заросли на Великих озерах Северной Америки, показал, что наиболее обычными растениями в пределах исследованных участков оказались гибриды ме-

жду аборигенным *T. latifolia* и инвазионным *T. angustifolia*: гибриды F1 составляли до 90 % генет и до 99 % рамет, а возвратные скрещивания с одним или другим из родительских видов составляли 5-38 % генетт. Чистый *T. latifolia* был редок и никогда не составлял больше 12 % генетт (Travis et al., 2010). Показано, что *T. × glauca* предпочитает расти на искусственных и антропогенно нарушенных местообитаниях, включая сильно нарушенные придорожные экотопы, показывая признаки агрессивного инвазионного вида (Olson et al., 2009). Он является мощным эдификатором, в местах своего произрастания изменяет физические, химические и биологические характеристики биотопа (Angeloni et al., 2006; Tuchman et al., 2009).

На территории ВКП *T. × glauca* встречается спорадически, его произрастание отмечено в ряде городов и административных районов УР, на территории РБ (Кармановское водохранилище), в г. Сосновка и Унинском районе КО. Наиболее предпочтительными местами обитания этого вида на территории ВКП являются нарушенные берега ручьев и небольших рек, мелководья водохранилищ, эфемерные водоемы и зарастающие мелководья прудов (Капитонова и др., 2012).

Из других гибридогенных видов рогозов следует назвать *T. × smirnovii* (*T. latifolia* × *T. laxmannii* Lerechin). Этот нотовид встречается по разнообразным, как правило, антропогенно нарушенным местообитаниям, нередко в смеси с родительскими видами. Вид описан из окрестностей Волгограда, известен из Казахстана (Мавродиев, 2000), однако, по видимому, имеет более широкое распространение. В ВКП этот гибрид, как и *T. × glauca*, способен образовывать монодоминантные заросли, размножаясь преимущественно вегетативным способом (Капитонова, Папченков, 2003; Капитонова и др., 2006). Появление и дальнейшее распространение *T. × smirnovii* в пределах умеренной зоны европейской части России, возможно, следует рассматривать как одно из следствий общепланетарного процесса изменения климата, одним из проявлений которого в рассматриваемом регио-

не является смещение к северу зональных и подзональных границ (Коломыц, Розенберг, 2004), что приводит к изменению ареалов и экспансии на север видов южного распространения, в частности, *T. laxmannii*. Последний является на территории ВКП адвентивным видом (Капитонова, 2011; Капитонова, 2011), который, скрещиваясь с местным видом *T. latifolia*, образует гибридные растения, эколого-ценотический потенциал которых оказывается достаточно широким, чтобы освоить разнообразные антропогенно нарушенные биотопы.

T. × argoviensis (*T. latifolia* × *T. shuttleworthii* Koch et Sonder) – очень редкий гибрид, достоверно известный из Западной Европы (Cook, 1980), а для флоры бывшего СССР впервые указанный в 2000 г. по находкам на территории Ставропольского края (Зернов и др., 2000). Рогоз Арговский на территории ВКП известен пока из двух пунктов в пределах г. Ижевска (УР): в сыром понижении в пойме р. Позимь и на мелководье Ижевского водохранилища (Капитонова и др., 2014).

Salix × rubens Schrank (*S. alba* L. × *S. fragilis* L.) – хорошо известный и широко распространенный в Европейской части России гибридогенный вид (Лисицына и др., 2009), довольно обычный и в пойменных экотопах ВКП.

Таким образом, гибридная составляющая флоры макрофитов ВКП значительна и разнообразна, однако, очевидно одно: подавляющее большинство гибридных растений отдают явное предпочтение экотопам, испытывающим регулярное или периодическое нарушение под действием природных или антропогенных факторов, между которыми, впрочем, не всегда удается провести четкую грань. Из известных к настоящему времени на территории региона гибридогенных видов нет ни одного, распространение которого было бы ограничено исключительно рассматриваемой территорией, хотя ареалы многих из них не выходят за пределы Европы. При дальнейшем изучении макрофитов в пределах ВКП возможны находки и других гибридных видов, например, из родов *Salix*, *Carex*, *Bidens*,

Batrachium, *Persicaria*, хорошо известных из других регионов Волжского бассейна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 496 с.
- Баранова О.Г., Ильминских Н.Г., Пузырев А.Н., Туганаев В.В. Конспект флоры Удмуртии / Под ред. Туганаева В.В. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1992. 141 с.
- Бобров А.А. О гибридах флоры рек Верхнего Поволжья. Проблемы экологии, биоразнообразия и охраны прибрежно-водных и водных экосистем: Сб. тез. X Всеросс. конф. молодых ученых / Под ред. В.П. Семерного. Борок, 1997. С. 3-5.
- Бобров А.А. Флора водотоков Верхнего Поволжья. Бот. журн., 1999, Т. 84, № 1, с. 93-104.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В. Заметки о речных рдестах (*Potamogeton* L., *Potamogetonaceae*) Верхнего Поволжья. Новости сист. высш. раст., Т. 38. М.-СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 23-65.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В. Рдесты (*Potamogeton*, *Potamogetonaceae*) в речных экосистемах на севере Европейской России. Докл. АН. Общая биол., 2009, Т. 425, № 5, с. 705-708.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 253 с.
- Зернов А.С., Костылева Н.В., Мавродиев Е.В., Сухоруков А.П. Флористические исследования в Ростовской обл., Краснодарском и Ставропольском краях. Бюл. МОИП. Отд. Биол., 2000, Т. 105, вып. 2, с. 53-54.
- Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С.А. Овеснов, Е.Г. Ефимик, Т.В. Козьминых [и др.]; под ред. С.А. Овеснова; Пермский гос. ун-т. Пермь: Кн. мир, 2007. 742 с.
- Капитонова О.А. Чужеродные виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья. Росс. Журн. Биол. Инвазий, 2011, № 1, с. 34-43.
- Капитонова О.А., Папченков В.Г. Новые флористические находки в Удмуртской Республике. Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2003, Т. 108, вып. 6, с. 64-65.
- Капитонова О.А. Тукманова С.Р., Дюкина Г.Р. О новых и редких для Вятско-Камского края видах растений. Бюл. МОИП. Отд. Биол., 2006, Т. 111, вып. 6, с. 74-75.
- Капитонова О.А., Платунова Г.Р., Капитонов В.И. Рогозы Вятско-Камского края. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2012. 190 с.
- Капитонова О.А., Калентьева Е.С., Алтынцев А.В. Новые данные по флоре водных макрофитов Удмуртской Республики. Бюл. МОИП. Отд. Биол., 2014, Т. 119, вып. 1, с. 72-73.
- Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С. Палеопрогнозная концепция в региональной экологии (на примере Волжского бассейна). Успехи совр. биологии, 2004, Т. 124, № 5, с. 403-418.
- Краснова А.Н., Кузьмичев А.И. Флора озер Северо-

REFERENCES

- Angeloni N.L., Jankowski K.J., Tuchman N.C., Kelly J.J. Effects of an invasive cattail species (*Typha* × *glauca*) on sediment nitrogen and microbial community composition in a freshwater wetland. *FEMS Microbiol. Lett.* 2006, vol. 263, pp. 86-92.
- Bakin O.V., Rogova T.V., Sitnikov A.P. Vascular plants of Tatarstan. Kazan, 2000, 496 p. (in Russian)
- Baranova O.G., Il'minskikh N.G., Puzyrev A.N., Tuganaev V.V. Synopsis of the flora of Udmurtia. Izhevsk, 1992. 141 p. (in Russian)
- Bobrov A.A. About hybrids of the flora of the rivers of Upper Volga Area. *Problems of ecology, biodiversity and protection of semi-aquatic and aquatic ecosystems: Book of abstracts of X All-Russian conf. young scientists.* Borok, 1997. P. 3-5. (in Russian)
- Bobrov A.A. Flora of running waters in the Upper Volga region. *Botanical Journ.*, 1999, Vol. 84, no. 1, pp. 93-104. (in Russian)
- Bobrov A.A., Chemeris E.V. Notes on the river pondweeds (*Potamogeton* L., *Potamogetonaceae*) in the Upper Volga region. *Novosti sistematiki vysshih rastenij*, 2006, Vol. 38, Moscow; St. Petersburg: KMK Scientific Press, pp. 23-65. (in Russian)
- Bobrov A.A., Chemeris E.V. Pondweeds (*Potamogeton*, *Potamogetonaceae*) in river ecosystems on the north of European Russia. *Doklady AN. Obshhaja biologija.* 2009, Vol. 425, no. 5, pp. 705-708. (in Russian)
- Cook C.D.K. *Typha* L. *Flora Europaea.* Vol. 5. Alismataceae to Orchidaceae. S.M. Walters (ed.). Cambridge: Cambridge University Press, 1980, pp. 275-276.
- Fant J.B., Preston C.D. Genetic structure and morphological variation of British populations of the hybrid *Potamogeton* × *salicifolius*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2004, Vol. 144, pp. 99-111.
- Grant V. Organismic evolution. Moscow, 1980. 253 p. (in Russian)
- Illustrated keys to the plants of Perm Krai. Ovesnov S.A. (ed.). Perm, 2007, 742 p. (in Russian)
- Kapitonova O.A. Alien species of plants in aquatic ecosystems of Vjatka-Kama region. *Russian Journ. of Biological Invasions*, 2011, no. 1, pp. 34-43. (in Russian)
- Kapitonova O.A. Alien species of plants in aquatic and semiaquatic ecosystems of Vyatka-Kama Cis-Urals. *Russian Journ. of Biological Invasions*, 2011, Vol. 2, no. 2-3, pp. 93-98.
- Kapitonova O.A., Papchenkov V.G. New floristic records from Udmurt Republic. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 2003, Vol. 108, no. 6, pp. 64-65. (in Russian)
- Kapitonova O.A., Tukmanova S.R., Dyukina G.R. About new and rare species for Vyatka-Kama region. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 2006, Vol. 111, no. 6, pp. 74-75. (in Russian)

- Двинской водной системы. *Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги*. Л.: Наука, 1990. С. 95-109.
- Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 219 с.
- Мавродиев Е.В. *Typha* × *smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* L. s. str. × *T. laxmannii* Lepechin) и некоторые другие гибридные рогозы территории юго-востока России. *Бюл. МОИП. Отд. Биол.*, 2000. Т. 105, вып. 4, с. 65-69.
- Мавродиев Е.В., Алексеев Ю.Е. О диагностике и систематическом положении *Typha* × *glauca* Godron (*Typha angustifolia* L. × *T. latifolia* L.). *Бюл. МОИП. Отд. Биол.*, 1998, Т. 103, вып. 6, с. 51-54.
- Миркин В.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Моввергоз Е.А., Синюшин А.А., Зайцева А.Я., Лапиров А.Г. О гибридной природе *Ranunculus* × *glueckii* A. Félix ex C.D.K. Cook (*Ranunculaceae*). *Turczaninowia*, 2011, № 14(4), с. 29-40.
- Папченков В.Г. О новых и редких видах флоры Татарстана. *Бот. журн.*, 1993, Т. 78, № 9, с. 73-79.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУ-БиНТ, 2001. 214 с.
- Папченков В.Г. Динамика и индикаторные свойства растительного покрова вод. *Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья*. М.: Наука, 2003. С. 187-211.
- Папченков В.Г. Водный компонент флоры Восточной Европы. *Изучение флоры Вост. Европы: достижения и перспективы*: Тез. докл. международ. конф. / Под ред. А.Н. Сенникова и Д.В. Гельтмана. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 63-64.
- Папченков В.Г. Гибриды и малоизвестные виды водных растений. Ярославль, 2007. 72 с.
- 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.
- Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 136 с.
- Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Журнал «Россия Молодая», 1994. 367 с.
- Тарасова Е.М. Флора Вятского края. Часть 1. Сосудистые растения. Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2007. 440 с.
- Цвелёв Н.Н. О значении гибридационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*). *История флоры и растительности Евразии*. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1972. С. 5-16.
- Цвелёв Н.Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений. *Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению*. Kapitonova O.A., Platunova G.R., Kapitonov V.I. The cattails of the Vyatka-Kama region. Izhevsk, 2012, 190 p. (in Russian)
- Kapitonova O.A., Kalentyeva E.S., Altyntsev A.V. New data on aquatic flora of Udmurt Republic. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2014, Vol. 119, no. 1, pp. 72-73. (in Russian)
- Kolomyts E.G., Rozenberg G.S. Paleoprognostic concept in regional ecology (on the example of the Volga Basin). *Uspehi sovremennoj biologii*, 2004, Vol. 124, no. 5, pp. 403-418. (in Russian)
- Krasnova A.N., Kuz'michev A.I. Flora of the lakes of the Northern Dvina aquatic system. *Flora and productivity of pelagic and littoral phytocenoses of reservoirs of the Volga Basin*. Leningrad: Nauka, 1990, pp. 95-109. (in Russian)
- Kuehn M.M., Minor J.E., White B.N. An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA and chloroplast DNA markers. *Molecular Ecology*. 1999, Vol. 8 (12), pp. 1981-1990.
- Kuehn M.M., White B.N. Morphological analysis of genetically identified cattails *Typha latifolia*, *Typha angustifolia* and *Typha* × *glauca*. *Canadian Journ. Bot.*, 1999, Vol. 77, no. 6, pp. 906-912.
- Lisicyna L.I., Papchenkov V.G., Artemenko V.I. Flora of the reservoirs of the Volga Basin. Determinant of vascular plants. Moscow, 2009, 219 p. (in Russian)
- Mavrodiev E.V. *Typha* × *smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* L. s. str. × *T. laxmannii* Lepechin) and some other cattails from Russian southeast. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 2000, Vol. 105, no. 4, pp. 65-69. (in Russian)
- Mavrodiev E.V., Alexeev Yu.E. The diagnosis and systematic position of *Typha* × *glauca* Godron (*Typha angustifolia* L. × *T. latifolia* L.). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 1998, Vol. 103, no. 6, pp. 51-54. (in Russian)
- McManus H.A., Seago Jr. J.L., Marsh L.C. Epifluorescent and Histochemical Aspects of Shoot Anatomy of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L. and *Typha glauca* Godr. *Annals of Botany*, 2002, Vol. 90, pp. 489-493.
- Mirkin V.M., Naumova L.G. Vegetation Science (history and current status of the basic concepts). Ufa: Gilem, 1998, 413 p. (in Russian)
- Movergoz E.A., Sinjushin A.A., Zaytseva A.Ya., Lapirov A.G. On the hybrid nature of *Ranunculus* × *glueckii* A. Félix ex C.D.K. Cook (*Ranunculaceae*). *Turczaninowia*, 2011, Vol. 14, no. 4, pp. 29-40. (in Russian)
- Olson A, Paul J, Freeland J.R. Habitat preferences of cattail species and hybrids (*Typha* spp.) in eastern Canada. *Aquatic Botany*, 2009, Vol. 91, no. 2, pp. 67-70.
- Papchenkov V.G. On the new and rare species of the Tatarstan flora. *Botanical Journ.* 1993, Vol. 78, no. 9, pp. 73-79. (in Russian)
- Papchenkov V.G. Vegetation cover of the water bodies and rivers of the Middle Volga. Yaroslavl, 2001, 214 p. (in Russian)

- СПб., 1992. С. 193-201.
- Цвелёв Н.Н. О значении гибридизации в эволюции высших растений. *Эмбриология цветковых растений (терминология и концепции)*. СПб., 2000. Т. 3. С. 137-141.
- Юрцева О.В. Роль гибридизации в эволюции растений. *Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидрботаника 2005»*. Рыбинск, 2006. С. 58-70.
- Angeloni N.L., Jankowski K.J., Tuchman N.C., Kelly J.J. Effects of an invasive cattail species (*Typha × glauca*) on sediment nitrogen and microbial community composition in a freshwater wetland. *FEMS Microbiol Lett.*, 2006, Vol. 263, pp. 86-92.
- Cook C.D.K. *Typha L. Flora Europaea. Vol. 5. Alismataceae to Orchidaceae* / Ed. S.M. Walters. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. P. 275-276.
- Fant J.B., Preston C.D. Genetic structure and morphological variation of British populations of the hybrid *Potamogeton × salicifolius*. *Botanical Journ. of the Linnean Society*, 2004, 144, pp. 99-111.
- Kapitonova O.A. Alien species of plants in aquatic and semiaquatic ecosystems of Vjatka-Kama Cis-Urals. *Russian Journ. of Biological Invasions*, 2011, Vol. 2, no. 2-3, pp. 93-98.
- Kuehn M.M., Minor J.E., White B.N. An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA and chloroplast DNA markers. *Molecular Ecology*, 1999, Vol. 8 (12), pp. 1981-1990.
- Kuehn M.M., White B.N. Morphological analysis of genetically identified cattails *Typha latifolia*, *Typha angustifolia* and *Typha × glauca*. *Canadian Journ. Bot.*, 1999, Vol. 77 (6), pp. 906-912.
- McManus H.A., Seago Jr. J.L., Marsh L.C. Epifluorescent and Histochemical Aspects of Shoot Anatomy of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L. and *Typha glauca* Godr. *Annals of Botany*, 2002, Vol. 90, pp. 489-493.
- Olson A, Paul J., Freeland J.R. Habitat preferences of cattail species and hybrids (*Typha* spp.) in eastern Canada. *Aquatic Botany*, 2009, Vol. 91 (2), pp. 67-70.
- Schierenbeck K.A., Ellstrand N.C. Hybridization and the evolution of invasiveness in plants and other organisms. *Biol. Invasions*, 2009, Vol. 11, pp. 1093-1105.
- Selbo S.M., Snow A.A. The potential for hybridization between *Typha angustifolia* and *Typha latifolia* in a constructed wetland. *Aquatic Botany*, 2004, Vol. 78 (4), pp. 361-369.
- Travis S.E., Marburger J.E., Windels S., Kubatova B. Hybridization dynamics of invasive cattail (*Typhaceae*) stands in the Western Great Lakes Region of North America: a molecular analysis. *Journ. of Ecology*, 2010, Vol. 98, pp. 7-16.
- Tuchman N.C., Larkin D.J., Geddes P., Wildova R., Jankowski K., Goldberg D.E. Patterns of environmental change associated with *Typha × glauca* invasion in a Great Lakes Coastal wetland. *Wetlands*, 2009, Vol. 29, No. 3, pp. 964-975.
- Papchenkov V.G. Dynamics and indicative properties of the vegetation of waters. *Ecological condition of the small rivers of the Upper Volga*. Moscow: Nauka, 2003, pp. 187-211. (in Russian)
- Papchenkov V.G. Water component of the flora of Eastern Europe. *Study of the flora of Eastern Europe: Achievements and Prospects. Abstracts of the International Conference*. Sennikov A.N. and Geltman D.V. (eds.). Moscow; St. Petersburg: KMK Scientific Press, 2005, pp. 63-64. (in Russian)
- Papchenkov V.G. Hybrids and little known species of aquatic plants. Yaroslavl, 2007, 72 p. (in Russian)
- Papchenkov V.G., Bobrov A.A., Garin E.V. Some floristic findings in Tver and Yaroslavl regions. *Botanical Journ.* 1998, Vol. 83, no. 7, pp. 140-143. (in Russian)
- Popov M.G. Basics of the florogenetik. Moscow, 1963, 136 p. (in Russian)
- Reimers N.F. Ecology (theories, laws, rules, principles and hypotheses. Moscow, 1994, 367 p. (in Russian)
- Schierenbeck K.A., Ellstrand N.C. Hybridization and the evolution of invasiveness in plants and other organisms. *Biol. Invasions*, 2009, vol. 11, pp. 1093-1105.
- Selbo S.M., Snow A.A. The potential for hybridization between *Typha angustifolia* and *Typha latifolia* in a constructed wetland. *Aquatic Botany*, 2004, vol. 78, no. 4, pp. 361-369.
- Tarasova E.M. Flora of the Vyatka region. Part 1. Vascular Plants. Kirov, 2007, 440 p. (in Russian)
- Travis S.E., Marburger J.E., Windels S., Kubatova B. Hybridization dynamics of invasive cattail (*Typhaceae*) stands in the Western Great Lakes Region of North America: a molecular analysis. *Journal of Ecology*, 2010, vol. 98, pp. 7-16.
- Tuchman N.C., Larkin D.J., Geddes P., Wildova R., Jankowski K., Goldberg D.E. Patterns of environmental change associated with *Typha × glauca* invasion in a Great Lakes Coastal wetland. *Wetlands*, 2009, Vol. 29, no. 3, pp. 964-975.
- Tzvelev N.N. On the significance of hybridization processes in the evolution of grasses (*Poaceae*). *History of the flora and vegetation of Eurasia*. Leningrad: Nauka, 1972, pp. 5-6. (in Russian)
- Tzvelev N.N. Hybridization as one of the factors that increase the biological diversity and genomic criterion of genera in higher plants. *Biodiversity: Approaches to the study and conservation*. St. Petersburg., 1992, pp. 193-201. (in Russian)
- Tzvelev N.N. On the significance of hybridization in the evolution of higher plants. *Embryology of flowering plants (the terminology and concepts)*. St. Petersburg, 2000, Vol. 3, pp. 137-141. (in Russian)
- Yurtseva O.V. The role of the hybridization in plant evolution. *Materials of the VI All-Russian School-Conference on aquatic macrophytes "Hydrobotany 2005"*. Rybinsk, 2006, pp. 58-70. (in Russian)
- Zernov A.S., Kostyleva N.V., Mavrodiev E.V., Sukhorukov A.P. Floristic research in Rostov province, Krasnodar and Stavropol' regions. *Bulletin of Moscow Society of*

HYBRIDS IN THE FLORA OF AQUATIC MACROPHYTES OF VYATKA-KAMA CIS-URALS

Капитонова Ольга Анатольевна

Cand. Biol. sci., associate professor, the chief of the department of the general ecology,
Udmurt State University; 1 (1), Universitetskaja street, Izhevsk, 426034 Russia; kapoa@uni.udm.ru

Key words

hybrids
hybridogeneous taxon
flora of macrophytes
aquatic and semi-aquatic plants
Vyatka-Kama Cis-Urals

Abstract. The data on hybrid component in the flora of aquatic macrophytes of Vyatka-Kama Cis-Urals (VKCU), which includes 23 species (6.7% of the total flora of macrophytes VKCU), are presented. Among the most numerous hybrids one finds pondweeds (16 species), three hybrid species among cattails, 1 hybrid in genera *Nuphar*, *Nymphaea*, *Batrachium*, *Salix*. It is assumed that the process of inter-specific hybridization proceeds under the influence of both natural and anthropogenic factors. Climate conditions are the most significant among the first ones, regular or periodic violations of habitats of aquatic and semi-aquatic plants by human activities rank the second.

Received for publication 18.01.2014