

ГИДРОХИМИЯ, ГИДРОБИОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

УДК 581.526.322(470)

ПРОДУКТИВНОСТЬ РДЕСТОВ (POTAMOGETON, STUCKENIA,
POTAMOGETONACEAE) В РЕКАХ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ¹

© 2020 г. Е. В. Чемерис^а, *, А. А. Бобров^а, **

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
пос. Борок Ярославской обл., 152742 Россия

*e-mail: lechem@ibiw.yaroslavl.ru

**e-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 18.05.2018 г.

После доработки 10.04.2019 г.

Принята к публикации 11.04.2019 г.

Впервые приведены обобщенные данные по продукции девяти видов и десяти гибридов рдестов (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Potamogetonaceae*) в экосистемах малых и средних рек севера европейской России. Показано, что рдесты — важные продуценты первичного органического вещества. Значимый вклад в первичную продукцию рек региона вносят крупные рдесты и их гибриды, образующие плотные монодоминантные заросли: *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. × angustifolius*, *P. × nitens*, *P. × salicifolius*, *P. × sparganiifolius*. Продукционные показатели для широко распространенных видов (*P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*) в реках региона в >1.5 раза выше, чем в водохранилищах. Большинство видов и гибридов рдестов характеризуются как среднепродуктивные, дающие < 1 кг/м² органического вещества в год, к высокопродуктивным относятся лишь *P. lucens*, *P. × versicus*, *S. × fenica*.

Ключевые слова: *Potamogeton*, *Stuckenia*, продукция, реки, север европейской России.

DOI: 10.31857/S0321059620010198

ВВЕДЕНИЕ

Крупные водные сосудистые растения играют важную роль в пресноводных экосистемах как продуценты органического вещества и основа пищевых цепей [9, 17, 27, 28, 39, 50]. В реках в различных географических условиях рдесты (*Potamogeton* L., *Stuckenia* Börner, *Potamogetonaceae* Dumort.) широко распространены и обильны [11, 18, 27, 28, 34, 44, 45, 48, 51, 52, 56]. Они максимально приспособлены к существованию в нестабильных речных условиях (течение, паводки, межень), способны к активному росту, быстрому наращиванию и восстановлению фитомассы. В малых и средних реках севера европейской части России (ЕЧР) рдесты во многом определяют характер растительного покрова водотоков [4]. В ходе многолетних исследований в бассейнах Северной Двины, Пинеги, Мезени, Кулоя, Онеги, Усы, Онежского и Ладожского озер, Верхней Волги, Вятки изучен растительный покров ~350 водотоков, большинство из них (~250) от-

носится к категории малых рек (до 100 км длины), примерно по 50 — к категориям ручьев (до 10 км длины) и средних рек (до 300 км длины). Все реки равнинные со смешанным питанием и преобладанием атмосферного, их воды преимущественно гидрокарбонатные, нейтральные, мало- и среднеминерализованные [5, 25]. Однако различия рельефа, геологического строения и характер четвертичных отложений определяют некоторые отличия водотоков низин и равнин, возвышенностей, карстовых районов [5]. Виды рдестов обычны на участках рек со слабым течением (0–0.2 м/с) и заиленными грунтами (плесы), где чаще образуют прибрежные заросли, а гибриды — в местах с более сильным течением (0.3–0.8 м/с) и песчаными, песчано-каменистыми грунтами (перекаты и стремнины), где представлены пятнами или сплошными зарослями [2, 4–6, 40–42]. Практически во всех изученных ручьях и реках встречаются виды рдестов, а гибриды отмечены в ~2/3 исследованных малых и средних реках.

Рдесты, в отличие от других водных сосудистых растений, имеют рыхлую структуру тканей, слабое развитие механических волокон, хороший макроэлементный состав, сбалансированное содержание углеводов, белков, липидов, биологи-

¹ Работа выполнена в рамках программы I.21П “Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга”, госзадания (тема АААА-А18-118012690095-4) и при поддержке РФФИ (проект № 19-04-01090-а).

чески активных веществ [9, 32, 33], что делает их важным пищевым ресурсом для животных разных систематических групп — от беспозвоночных до млекопитающих [9, 10, 51, 53]. Таким образом, производимая рдестами фитомасса эффективно включена в круговорот органического вещества.

Публикаций, посвященных продукционным характеристикам видов рдестов в малых и средних реках, в отечественной и мировой литературе немного. Отечественные публикации содержат сведения по продуктивности рдестов преимущественно в крупных водных объектах: реках [11, 18, 34, 56], озерах [7, 12, 20, 24, 31] и водохранилищах [13–16, 29, 38]. О продуктивности рдестов в средних и малых реках имеются лишь данные в работах Папченкова [27, 28]. За рубежом подобные исследования для небольших рек также немногочисленны [23, 46, 48, 49] из-за ряда методических сложностей [55]. Специфика географического положения севера ЕЧР определяет ряд климатических особенностей: относительно небольшую продолжительность вегетационного сезона (<100–150 дней), среднюю теплообеспеченность территории (суммы активных температур >10°C составляют 850–1700°C в год), продолжительный световой день в летний период (в июне до 21 ч) и пр. [1, 25, 43]. Это определяет различия условий обитания в реках региона и разницу продукционных характеристик одинаковых видов рдестов в разных широтах [37]. Данные по продукционным характеристикам гибридных рдестов в литературе практически отсутствуют, за исключением сведений о фитомассе *P. × nitens* и *P. × salicifolius* [18, 56]. Несмотря на то, что в работах [2, 6, 37, 40] имеются сведения о продуктивности некоторых рдестов и их гибридов для отдельных рек, они далеко не полны. Цель данной работы — обобщение и анализ данных по продукционным показателям видов и гибридов рдестов в малых и средних реках севера ЕЧР.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основу работы составили 128 укосных проб девяти видов и десяти гибридов рдестов, собранных на 102 участках 45 малых и средних рек севера ЕЧР (Архангельская обл., западные районы Республики Коми, Вологодская обл., северные районы Тверской и Ярославской обл., Костромская и Кировская обл.) в период 2001–2010 гг.

Укосы отбирали в монодоминантных зарослях с высоким проективным покрытием (60–100%) на площади 0.25 м² в 1–3-кратной повторности, что оправдано в условиях мозаичности и небольших размеров речных сообществ [26, 28, 55]. Определение продукции проводили традиционным методом [19, 21]. После взятия укоса определяли фитомассу в сыром веществе, после высушивания — в воздушно-сухом. Для анализа брали

усредненные величины массы в воздушно-сухом веществе, пересчитанные на 1 м². Для определения годовой продукции рдестов по максимальной фитомассе в воздушно-сухом веществе использовали формулу: $P = k B_{\max}$, где k — поправочный коэффициент, $B_{\max}$ — максимальная надземная фитомасса в воздушно-сухом веществе. При расчетах использовали значение коэффициента 2.5, рекомендованного для погруженных макрофитов Папченковым [27, 28], что подтверждено данными авторов настоящей статьи в [37]. При пересчете продукции в углерод считали, что 1 г воздушно-сухого вещества соответствует 0.4 г углерода [31]. Несмотря на статистически неоднородную выборку из-за малого числа укосов для некоторых редких рдестов, а также таксонов, редко формирующих монодоминантные заросли, приведены все фактические данные, что позволяет оценить амплитуду значений. Обобщенные данные по продукции для всех таксонов рдестов приведены впервые.

Гибридные формы идентифицированы морфологическими и молекулярно-генетическими методами [2, 6, 40–42, 47].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Продукционные показатели (фитомасса в сыром и воздушно-сухом веществе, валовая первичная продукция в органическом веществе и углеводе) для девяти видов и десяти гибридов рдестов сведены в таблицу. Продуктивность исследованных рдестов сильно варьирует как между разными таксонами, так и в пределах отдельных видов и гибридов. Соотношения максимальных и минимальных величин фитомассы для исследованных видов и гибридов рдестов в реках различаются в 1.3–10 раз. Для верхневолжских водохранилищ — в 2–3 раза [13]. Это закономерно при неоднородности и мозаичности условий обитания в неглубоких реках и связано с неодинаковой продуктивностью рдестов для разных типов рек (болотные, лесные, задровые и др.) и местообитаний (плессы, перекаты, затоны, стремнины), в отличие от водохранилищ, где условия среды более монотонны [30]. В среднем продукционные показатели рдестов и других водных растений в реках региона выше, чем в водохранилищах [37]. Закономерность возрастания первичной продуктивности в малых реках имеет универсальный характер, что отмечено в разных географических регионах как для сосудистых растений [28, 43, 45], так и для водорослей [22, 23], что связано с положительным влиянием течения, приносящего минеральные вещества и уносящего продукты жизнедеятельности растений, улучшающего у них обмен кислорода и углекислого газа [28, 49, 54]. По Средней Волге показано, что в речных экосистемах продукция макрофитов, в том числе и рдестов, на 25

и 27% выше, чем в водохранилищах и озерах соответственно [27]. Сходные тенденции наблюдаются и для рдестов в исследованных реках. При этом вклад рдестов в общую продукцию макрофитов на отдельных участках может составлять от 30 до 100% [2–4, 6, 7, 40, 42].

Наибольшие продукционные показатели имеют *P. lucens*, *P. natans* и *P. perfoliatus* (таблица), широко распространенные и экологически пластичные виды [4]. Продуктивность этих видов в малых и средних реках региона заметно выше, чем в волжских водохранилищах [13, 15]: фитомасса в воздушно-сухом веществе *P. lucens* и *P. perfoliatus* выше в 1.7–3, *P. natans* в 1.7–5 раз. Эти 3 вида имеют крупные размеры, часто доминируют в растительном покрове небольших рек региона и формируют плотные монодоминантные заросли со 100%-м покрытием.

Обычные в регионе *P. gramineus* и *S. pectinata* имеют несколько меньшую продуктивность (таблица), так как мельче по размеру, крайне редко формируют чистые заросли, проективное покрытие которых никогда не достигает 100%. Последний вид, вероятно, в силу своих биологических особенностей имеет показатели фитомассы в сухом веществе, сходные с приводимыми для волжских водохранилищ [13] и для крупных рек Сибири [18, 34]. Редко выступает в качестве доминанта в реках и *P. alpinus*, его ценозы характеризуются невысоким проективным покрытием — редко >50%.

В исследованных реках, кроме широко распространенных видов рдестов, значительную долю органического вещества могут производить гибриды (таблица). Многие из них (*P. × nitens*, *P. × salicifolius*, *P. × vepiscus*, *S. × fennica*, *S. × suecica*) формируют заросли со 100%-м проективным покрытием. Продукция гибридов не уступает таковой родительских видов, а может и превосходить ее (таблица). Особенно это проявляется у гибридов *S. pectinata* (*S. × bottnica*, *S. × fennica*, *S. × suecica*), которые в среднем в 1.5–2 раза продуктивнее этого родительского вида (табл. 1). Гибриды *Potamogeton* также могут превосходить по продуктивности родительские виды. Так, средняя продукция *P. × nitens* заметно больше, чем у *P. gramineus* и *P. perfoliatus* (табл. 1). Интересно, что средние величины фитомассы этого гибрида весьма близки таковым для Енисея [18]. В реках эти гибриды заметно крупнее родительских видов.

Продуктивность гибридов может быть близкой по величине к таковой одного из родительских видов, например у *P. × vepiscus* и *P. natans*. Средняя продукция может быть промежуточной по величине — она меньше у *P. × salicifolius*, чем у *P. lucens*, но больше, чем у *P. perfoliatus* (таблица). Подобное прослеживается у *P. × angustifolius* и *P. × fluitans*. Очевидно, это прямое следствие

сходного или промежуточного морфологического строения гибридов и родительских видов.

Гибриды в подавляющем большинстве случаев стерильны, способны занимать свободные эко ниши и практически не испытывают конкуренции с родительскими видами [2, 4, 6, 40, 41] и другими макрофитами [42]. В реках региона это позволяет им доминировать во многих речных экотопах, формировать значительные по площади плотные заросли с 100%-м проективным покрытием и производить значительную массу первичного органического вещества. В этом качестве выделяются: *P. × nitens*, *P. × salicifolius*, *P. × sparganiifolius*, *S. × fennica*, *S. × suecica* [2, 4, 6, 40]. В момент массового развития эти рдесты способны забивать все сечение русла и образовывать всплывшие маты, которые выдерживают вес мелких птиц (трясогузок, куликов), кормящихся на их поверхности. Однако большинство рдестов в реках региона характеризуются, согласно классификации Р. Уиттекера [35], как среднепродуктивные (производящие 0.25–1.0 кг/м² органического вещества в год). К высокопродуктивным (1–2 кг/м² в год) можно отнести заросли *P. lucens* и гибридов *P. × vepiscus*, *S. × fennica* (таблица).

На севере ЕЧР развитию рдестов в малых и средних реках способствуют невысокие скорости течения и преобладание мелких фракций в составе грунтов из-за равнинного рельефа. Небольшие глубины (до 2 м) позволяют солнечному свету проникать до дна. Вследствие северного положения территории длина светового дня в разных частях района исследований в июне–июле составляет от 18 до 21 ч [43], что в условиях непродолжительного и часто прохладного лета увеличивает период фотосинтетической активности и роста водных растений. В реках исследованной территории в зависимости от сезона наблюдается два и более пиков фитомассы рдестов, совпадающих с образованием новых генераций побегов, — в конце августа, в сентябре, иногда в начале октября. При этом фитомасса не достигает максимальных летних величин, но бывает весьма существенной [37]. По наблюдениям авторов настоящей статьи [4, 40], многие виды и гибриды рдестов при благоприятных условиях способны вегетировать практически до ледостава.

Значимые показатели фитомассы в речных экосистемах региона у большинства видов и гибридов *Potamogeton* и *Stuckenia* также связаны с преобладанием вегетативного размножения, что позволяет растениям использовать ресурсы только на рост, не растрачиваясь на семенную продукцию.

Усиление хозяйственной деятельности на водораздельных и водосборных территориях на фоне потепления климата приводит к ухудшению качества воды и возрастанию трофности рек и

Фитомасса и продукция основных видов и гибридов рдестов в реках на севере европейской России (регионы: А – Архангельская обл., В – Вологодская обл., Ки – Кировская обл., Ко – Костромская обл., РК – Республика Коми, Т – Тверская обл., Я – Ярославская обл.; мин. – минимальная величина, макс. – максимальная величина, сред. – среднее арифметическое; СВ – сырое вещество, ВСВ – сырое вещество, ВСВ – воздушно-сухое вещество)

Виды, гибриды	Число проб	Регионы	СВ, г/м ²				ВСВ, г/м ²			Продукция органического вещества в год, г/м ²	Углерод в год, г/м ²
			мин.	макс.	сред.	мин.	макс.	сред.			
Potamogeton alpinus Balb. P. crispus L. P. gramineus L. P. lucens L. P. natans L. P. perfoliatus L. P. × angustifolius J. Presl (P. gramineus × P. lucens) P. × clandestinus A. A. Bobrov et al. (P. crispus × P. natans) P. × fluitans Roth (P. lucens × P. natans) P. × nitens Web. (P. gramineus × P. perfoliatus) P. × salicifolius Wolff. (P. lucens × P. perfoliatus) P. × sparganiifolius Laest. ex Fries (P. gramineus × P. natans) P. × vepsicus A.A. Bobrov et Chemeris (P. natans × P. praelongus Wulf.) Stuckenia filiformis (Pers.) Börner S. pectinata (L.) Börner S. subretusa (Hagstr.) Holub S. × bottnica (Hagstr.) Holub (S. pectinata × S. vaginata (Turez.) Holub.) S. × fennica (Hagstr.) Holub (S. filiformis × S. vaginata) S. × suecica (K. Richt.) Holub (S. filiformis × S. pectinata)	3	В, Я	1400	4800	2600 ± 1101.5	164.4	520	307.1 ± 108.5	767.75	307.1	
	1	Ко	4000	4000	4000	280	280	280	700	280	
	5	А, Ки	600	3200	1480 ± 496.4	34.4	220.4	122.08 ± 30.3	305.2	122.08	
	8	В, Ки, Я	1600	6000	4025 ± 407.8	168.8	762	428.65 ± 65.5	1071.625	428.65	
	12	В, Я	900	8000	3428.89 ± 627.7	78.3	1040	398.38 ± 80	995.95	398.38	
	25	В, Ки, Ко, Т, Я	600	6000	2785.87 ± 326	92.4	672	298.46 ± 37.1	746.15	298.46	
	2	А, Я	1000	3200	2100 ± 1100	102.4	320	211.2 ± 108.8	528	211.2	
	1	В	4000	4000	4000	346.8	346.8	346.8	867	346.8	
	4	А, В, Я	800	3200	2640 ± 545.5	90.8	341.6	246.56 ± 46.4	616.4	246.56	
	11	В, Я	1600	8000	3345.46 ± 573.5	120	944	391.85 ± 71.4	979.625	391.85	
	10	А, В, Я	800	9200	4163.64 ± 766.4	60	651.6	362.1 ± 55.8	905.25	362.1	
	9	А, В, Ки	600	7200	3600 ± 599	74.4	375.2	279.11 ± 39.3	697.78	279.11	
	4	В	2400	5200	4300 ± 640.3	234	560	458.5 ± 75.4	1146.25	458.5	
	1	А	3400	3400	3400	413.2	413.2	413.2	1033	413.2	
	7	В, Я	2200	3200	2857.14 ± 342.9	80	360	171.71 ± 35.1	429.275	171.71	
2	РК	1600	4000	2800 ± 1200	141.6	409.2	275.4 ± 133.8	688.5	275.4		
4	А	1400	3000	2500 ± 378.6	158.2	353.6	278.16 ± 45.7	695.4	278.16		
11	А, Ко, Т	1000	6800	3509.1 ± 679.2	90	1080	427.2 ± 99.5	1068	427.2		
8	А, В, Ки	1200	5600	3025 ± 961.7	160	588	305.9 ± 49.5	764.75	305.9		

озер во всех регионах страны [8]. В крупных озерах на севере ЕЧР за последние 60 лет наблюдается увеличение продолжительности “биологического лета” на 10–24 сут в разных частях региона, что неизбежно влияет на биоту [36]. Реки, протекающие здесь, также находятся под влиянием этих процессов. Рдесты как обитатели преимущественно мезотрофных вод в таких условиях получают дополнительные преимущества для роста и развития. В обозримом будущем это может преобразовать сложившиеся экологические связи между продуцентами и консументами за счет изменений видового состава и продукционных характеристик растительных сообществ и пищевого поведения связанных с ними организмов [39].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рдесты в малых и средних реках на севере ЕЧР имеют важнейшее значение как первичные продуценты. Для исследованных водотоков характерно заметное участие в формировании растительного покрова гибридных рдестов, которые по продуктивности могут превосходить родительские виды и составлять основу первичной продукции на отдельных участках рек. Наибольшее значение как продуценты имеют широко распространенные в реках региона крупные виды и гибриды, формирующие плотные монодоминантные заросли: *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. × angustifolius*, *P. × nitens*, *P. × salicifolius*, *P. × sparganiiifolius*. Остальные либо реже встречаются (*P. crispus*, *P. × clandestinus*, *P. × fluitans*, *P. × vepsicus*, *S. filiformis*, *S. × bottnica*, *S. × fennica*, *S. × suecica*), либо имеют не крупные размеры и редко образуют чистые заросли (*P. alpinus*, *P. gramineus*, *S. pectinata*). Большинство видов и гибридов рдестов характеризуются как среднепродуктивные, производящие 0.25–1.0 кг/м² органического вещества в год.

Возрастание антропогенной нагрузки на водораздельные и водосборные территории северных регионов ЕЧР на фоне потепления климата приводит к ухудшению качества воды и возрастанию трофности в водотоках, что для рдестов как обитателей преимущественно мезотрофных вод в целом благоприятно. При сохранении этих тенденций вклад рдестов в общую первичную продукцию малых и средних рек региона будет возрастать.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения / Под ред. Афонина А.Н., Грин С.Л., Дзюбенко Н.И., Фролова А.Н. 2008. <http://www.agroatlas.ru> (Дата обращения 05.09.2018).

2. Бобров А.А., Чемерис Е.В. Заметки о речных рдестах (*Potamogeton*, *Potamogetonaceae*) Верхнего Поволжья // Новости системат. высш. растений. 2006. Т. 38. С. 23–65.
3. Бобров А.А., Чемерис Е.В. Растительный покров малой южнотаежной реки и его изменение при регулировании стока (на примере реки Куекша, Костромская область) // Тр. КарНЦ РАН. Биогеография. Вып. 13. 2012. № 1. С. 33–47.
4. Бобров А.А., Чемерис Е.В. Рдесты (*Potamogeton*, *Potamogetonaceae*) в речных экосистемах на севере европейской России // Докл. РАН. 2009. Т. 425. № 5. С. 705–708.
5. Бобров А.А., Чемерис Е.В. Речная растительность на севере европейской России: предварительные результаты // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докл. Всерос. шк.-конф. Борок: Принтхаус, 2008. С. 76–79.
6. Бобров А.А., Чемерис Е.В. *Potamogeton × vepsicus* (*Potamogetonaceae*) – новый гибридный рдест из Верхнего Поволжья // Ботан. журн. 2006. Т. 91. № 1. С. 71–84.
7. Боруцкий Е.В. Материалы по динамике биомассы макрофитов озер // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. М., Л., 1950. Т. 2. С. 43–68.
8. Водные ресурсы России и их использование / Под ред. Шикломанова И.А. СПб.: ГГИ, 2008. 600 с.
9. Гаевская Н.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.: Наука, 1966. 327 с.
10. Генерозов В.Я. Культура кормовых и защитных растений для водоплавающей дичи. М.: Всесоюз. кооператив. объединен. изд-во, 1934. 127 с.
11. Грезе И.И. Гидробиология низовьев реки Ангары // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. М.: АН СССР, 1953. Т. 5. С. 203–223.
12. Довбня И.В. Высшая водная растительность озер Верхнего Поволжья // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1984. № 63. С. 50–53.
13. Довбня И.В. Продукция высшей растительности волжских водохранилищ // Пресноводные гидробионты и их биология. Тр. ИБВВ АН СССР. Л.: Наука, 1983. Вып. 48(51). С. 71–84.
14. Довбня И.В. Фитомасса гидрофильной растительности волжских водохранилищ // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 140–154.
15. Довбня И.В., Экзерцев В.А. Продукция растительности мелководий Ивановского водохранилища и ее изменения в последнее десятилетие // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1979. № 41. С. 35–39.
16. Зарубина Е.Ю. Флористическое разнообразие, особенности зарастания и продукция фитоценозов Кара-Чумышского водохранилища (Кемеровская обл.) // Успехи соврем. естествознания. 2014. № 12. С. 209–215.
17. Зимбалева Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк). Киев: Наук. думка, 1981. 215 с.
18. Зотина Т.А. Фитомасса и видовое разнообразие макрофитной растительности в среднем течении

- р. Енисей // Журн. СВУ. Биология. 2014. Т. 7. № 1. С. 73–86.
19. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
 20. Катанская В.М. Сезонное развитие водной растительности в озерах Карельского перешейка // Озера центральной части Карельского перешейка. Лимнология и методика исследований: Тр. лаб. озероведения. М.; Л.: АН СССР, 1960. Т. 11. С. 115–150.
 21. Катанская В.М., Распопов И.М. Методы изучения высшей водной растительности // Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 129–176.
 22. Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых реках Восточной Финляндии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 181 с.
 23. Макаревич Т.А. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем (обзор) // Вестн. ТюмГУ. 2005. № 5. С. 77–86.
 24. Мухин В.А., Вейсберг Е.И., Куянцева Н.Б., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Роль водных макрофитов в круговороте органического вещества в предгорном озере Большое Миассово (Южный Урал) // Изв. СамНЦ РАН. 2013. Т. 15. Вып. 2(3). С. 758–761.
 25. Национальный атлас Российской Федерации 2006–2018. <http://национальныйатлас.рф/cd2/territory.html> (Дата обращения 04.09.2018).
 26. Папченко В.Г. К методике изучения продуктивности водной растительности в средних и малых реках // Растит. ресурсы. 1979. Т. 15. Вып. 3. С. 454–459.
 27. Папченко В.Г. Надземная биомасса макрофитов водоемов и водотоков Среднего Поволжья // Биол. внутр. вод. 2003. № 1. С. 40–48.
 28. Папченко В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 213 с.
 29. Папченко В.Г. Степень зарастания Рыбинского водохранилища и продуктивность его растительного покрова // Биология внутр. вод. 2013. № 1. С. 24–31.
 30. Поддубный С.А., Папченко В.Г., Чемерис Е.В., Бобров А.А. Зарастание защищенных мелководий верхневолжских водохранилищ в связи с их морфометрией // Биология внутр. вод. 2017. № 1. С. 65–73.
 31. Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 197 с.
 32. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 6. Сем. Butomaceae–Typhaceae / Отв. ред. Буданцев А.Л. СПб.; М.: КМК, 2014. С. 19–23.
 33. Растительные ресурсы России и сопредельных государств: Цветковые растения, их химический состав, использование. Т. 8. Сем. Butomaceae–Typhaceae / Отв. ред. Соколов П.Д. СПб.: Наука, 1994. С. 12–14.
 34. Токарь О.Е. Фитомасса и продуктивность макрофитов реки Ишим на тюменском участке // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2004. № 5. С. 125–130.
 35. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
 36. Филатов Н.Н., Руховец Л.А., Назарова Л.Е., Георгиев А.П., Ефремова Т.В., Пальшин Н.И. Влияние изменений климата на экосистемы озер севера Европейской территории России // Уч. зап. РГГМУ. 2014. № 34. С. 48–55.
 37. Шаранов А.В., Чемерис Е.В., Бобров А.А. Запасы надземной фитомассы речных макрофитов Верхнего Поволжья и ее сезонная динамика // Растит. ресурсы. 2013. Т. 49. Вып. 1. С. 48–56.
 38. Экзерцев В.А. Изменения в зарастании и продукции водной растительности Угличского водохранилища // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1973. № 18. С. 24–28.
 39. Bakker E.S., Wood K.A., Pagès J.F., Veen G.F., Christensen M.J.A., Santamaría L., Nolet B.A., Hilt S. Herbivory on freshwater and marine macrophytes: A review and perspective // Aquat. Bot. 2016. V. 135. P. 18–36.
 40. Bobrov A.A. Potamogeton × fennicus (P. filiformis × P. vaginatus, Potamogetonaceae) in East Europe // Komarovia. 2007. V. 5. № 1. P. 1–23.
 41. Bobrov A.A., Sinjushin A.A. Morphological and molecular confirmation of the hybrid Potamogeton × salicifolius (P. lucens × P. perfoliatus, Potamogetonaceae) in Upper Volga region (Russia) // Komarovia. 2008. V. 6. № 2. P. 71–79.
 42. Bobrov A.A., Zalewska-Gałosz J., Chemeris E.V. Potamogeton × clandestinus (P. crispus × P. natans, Potamogetonaceae), a new natural pondweed hybrid discovered in Europe // Phytotaxa. 2013. V. 149. № 1. P. 31–49.
 43. Dateandtime.info 2011–2017. <http://dateandtime.info/ru/> (Дата обращения 10.10.2017).
 44. Fischer S.G., Carpenter S.R. Ecosystem and macrophyte primary production of the Fort River, Massachusetts // Hydrobiol. 1976. V. 49. № 2. P. 175–187.
 45. Haslam S.M. River Plants. The macrophytic vegetation of watercourses. 2nd revised ed. Swn y Nant: Forrest Text, 2006. 438 p.
 46. Haury J., Aidara L.G. Macrophyte cover and standing crop in the River Scorff and its tributaries (Brittany, northwestern France): scale, patterns and process // Hydrobiol. 1999. V. 415. № 1. P. 109–115.
 47. Kaplan Z., Fehrer J. Erroneous identities of Potamogeton hybrids corrected by molecular analysis of plants from type clones // Taxon. 2011. V. 60. № 3. P. 758–766.
 48. Madsen J.D., Adams M.S. The distribution of submerged aquatic macrophyte biomass in a eutrophic stream, Badfish Creek: the effect of environment // Hydrobiol. 1989. V. 171. № 2. P. 111–119.
 49. Odum T.H. Primary production of flowing water // Limnol. Oceanogr. 1956. V. 1. P. 102–117.
 50. Porter K.G. The plant-animal interface in freshwater ecosystems // Am. Sci. 1977. V. 65. P. 159–170.

51. *Preston C.D.* Pondweeds of Great Britain and Ireland // BSBI Handbook № 8. London: BSBI, 1995. 350 p.
52. *Preston C.D., Croft J. M.* Aquatic plants in Britain and Ireland. Martins: Harley Books, 1997. 365 p.
53. *van Donk E., de Deckere E., Klein Breteler J.G.P., Meulemans J.T.* Herbivory by waterfowl and fish on macrophytes in a manipulated lake: effects on long-term recovery // Verh. Int. Verein. Limnol. 1994. V. 25. P. 2139–2143.
54. *Westlake D.F.* Macrophytes // River ecology / Ed. Whitton B. A. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1975. P. 106–128.
55. *Wood K.A., Stillman R.A., Clarke R.T., Daunt F., O'Hare M.T.* Measuring submerged macrophyte standing crop in shallow rivers: a test of methodology // Aquat. Bot. 2012. V. 102. P. 28–33.
56. *Zotina T.A.* The biomass of macrophytes at several sites of the upper reaches of the Yenisei River // J. Sib. Fed. Uni. Biol. 2008. V. 1. P. 102–108.