

## МАКРОФИТЫ ЗОНЫ ЛИТОРАЛИ ОЗЕР ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. Д. С. Мосеев<sup>1,\*</sup>, Т. А. Парина<sup>2,\*\*</sup>, А. Г. Волков<sup>2</sup>,  
А. В. Брагин<sup>3</sup>, Л. А. Сергиенко<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН  
Нахимовский пр., 36, Москва, 117997, Россия

<sup>2</sup>Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова  
наб. Северной Двины, 17, Архангельск, 163002, Россия

<sup>3</sup>ФГБУ “Национальный парк “Кенозерский”  
наб. Северной Двины, 78, Архангельск, 163001, Россия

<sup>4</sup>Петрозаводский государственный университет, Институт биологии, экологии и агротехнологий  
ул. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910, Россия

\*e-mail: viking029@yandex.ru

\*\*e-mail: t.parinova@narfu.ru

Поступила в редакцию 13.09.2022 г.

После доработки 02.06.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

В данной статье проанализировано распределение 94 видов водных растений в 18 различных по величине, происхождению, трофическому статусу и гидролого-гидрохимическому режиму озер Архангельской области. Наибольшим видовым богатством отличается эвтрофное оз. Порженское национального парка “Кенозерский”, где отмечено 52 вида. Меньше видов макрофитов отмечено в олиготрофных озерах. Больше всего видов сосудистых растений принадлежат к экотипу истинно-водных растений – гидрофитов – 37. Большинство водных растений исследованных озер обитают в условиях низкой и средней минерализации вод – 54 вида. Большое видовое разнообразие отмечено для эврибионтных видов, развитие которых протекает в широком диапазоне минерализации от 1 до 1020 мг/л, их 24 вида. Только 11 видов тяготеют к произрастанию в карстовых озерах с повышенной минерализацией вод от 500 до 1020 мг/л: высшие растения *Ranunculus kauffmannii*, *Eleocharis acicularis*, *E. quinqueflora*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton obtusifolius*, *Stuckenia pectinata*, *Sparganium hyperboreum*; мхи *Calliergon cordifolium*, *Scorpidium scorpioides*; водоросли *Chara aspera*, *C. subspinoso*. Большинство видов природоохранных территорий Архангельской области, обитают в узком диапазоне рН воды, являются нейтрофитами – 31 и нейтро-алкалофитами – 27. Отмечено 13 видов макрофитов, охраняемых на территории Архангельской области: *Chara aspera*, *C. strigosa*, *C. subspinoso*, *C. virgata*, *Fissidens fontanus*, *Fontinalis dalecarlica*, *F. hypnoides*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Sparganium gramineum*.

**Ключевые слова:** Архангельская область, водные растения, водородный показатель (рН), общая минерализация воды, озера, охраняемые виды

**DOI:** 10.31857/S0006813623060078, **EDN:** ZLPXBH

Неотъемлемой частью озерных экосистем являются водные растения-макрофиты, которые до сих пор остаются слабо изученной группой растений на территории Архангельской области. На особо охраняемых территориях области хорошо изучена водная флора в национальном парке “Кенозерский”, расположенном на юге области (Vekhov, 1994, 1998, 2000; Razumovskaya et al., 2011; Moseev, Drovnina, 2017). Некоторые публикации о пространственной структуре растительности и разнообразии водной флоры имеются для национального парка “Онежское Поморье” на

севере области (Glushenkov, 2015; Moseev et al., 2021a, b). Немного литературных сведений по изучению гидрофитов и для заповедника “Пинежский” на северо-востоке области (Churakova, 2007; Moseev, Vragin, 2018).

Вопрос об адаптациях макрофитов к факторам среды обитания изучался как отечественными (Vekhov, 1998; 2000; Papchenkov, 2001; Chemeris, Bobrov, 2020), так и зарубежными исследователями (Rørslett, 1991; Toivonen, Huttunen, 1995; Arts, 2002; Murphy, 2002). Но на территории Архангельской области, несмотря на накопленный

флористический материал, данных по экологическому разнообразию макрофитов немного (Vekhov, 1994, 1998). Влияние природных факторов на водные макрофиты, особенно общей минерализации воды и рН воды, на территории Архангельской области практически не изучено. Показатели рН воды и общей минерализации являются ограничивающими в развитии водных растений (Arts, 2002; Murphy, 2002). Зачастую с изменением рН связывают сукцессионные процессы в водных растительных сообществах, что доказано в исследованиях сообществ макрофитов озер в Шотландии, на юге Швеции, Западноевропейской низменности (Arts, 2002). Показано, что при развитии эвтрофикации с уменьшением рН в западноевропейских озерах наблюдается исчезновение многих погруженных укореняющихся растений (в частности, это род *Isoetes*) и происходит смена на сообщества с преобладанием растений, устойчивых к подкислению вод (Arts, 2002). Влияние подкисления также неблагоприятно сказывается на растительных сообществах истинноводных растений (эвгидрофитов) озер Скандинавии, Британских островов и Западноевропейской низменности (Murphy, 2002). Видовой состав и продуктивность макрофитов зависят от трофического статуса озер и повышаются от озер с ультраолиготрофным статусом к озерам с эвтрофным статусом (Murphy, 2002).

Численность и состояние популяций некоторых макрофитов ограничены воздействием не только природных, но и антропогенных факторов (Szmeja, 1987; Szankowski, Klosowski, 1996). К таким видам, в первую очередь, следует отнести стенобионтов, редких на территории области. Лишь 7 видов гидрофитов были внесены в Красную книгу Архангельской области (Red..., 2008), это *Fontinalis dalecarlica*, *F. hypnoides*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*, *Lobelia dortmanna*. В новом издании Красной книги Архангельской области (Red..., 2020) официально внесены для охраны пресноводные водоросли: *Sheathia boryana*, *Lemanea fluviatilis*, *L. rigida*, *Aegagropila linnaei*, *Chara papillosa*, *C. strigosa*, *C. subspinosa*, *Nitella wahlbergiana*, *Tolypella canadensis* и сосудистое растение *Nymphaoides peltata*. Этот список продолжает расти. Так, в 2021 г. под охрану внесены новые виды гидрофитов — *Sparganium gramineum*, *Chara tomentosa* (Protokol..., 2021). Наибольшее видовое разнообразие макрофитов и разнообразие их сообществ сосредоточены в зоне литорали озер (Rasporov, 1985; Rasporov et al., 1996).

Настоящая рукопись посвящена анализу распределения макрофитов в экотопах озер разной трофности природоохранных территорий Архангельской области.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе анализируются данные о биоразнообразии и экологии водных и прибрежно-водных сосудистых растений, водных мхов и харовых водорослей, отмеченных в ходе экспедиционных исследований, проведенных в период с 2013 по 2020 г. на 18 озерах трех особо охраняемых территорий Архангельской области: национальном парке “Кенозерский” (КНП), национальном парке “Онежское Поморье” и заповеднике “Пинежский” (ПГЗ). Национальный парк “Онежское Поморье” расположен вдоль берегов северной части Онежского полуострова в Онежском и Приморском районах на севере области, национальный парк “Кенозерский” находится в юго-западной части Плесецкого и северо-востоке Каргопольского района на юго-западе области на границе с Республикой Карелия. Озера заповедника “Пинежский” находятся в Пинежском районе на северо-востоке области. Полевые исследования выполнены маршрутным методом вдоль профилей, прокладываемых по направлению от берега к акватории озер в пределах зоны литорали<sup>31</sup>. Образцы водных растений собирались в гербарные коллекции, которые хранятся в Архангельском научном гербарии (AR), гербарных фондах национального парка “Кенозерский”, гербарных фондах заповедника “Пинежский”, гербарии кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ (PZV), гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

В данной работе использованы результаты измерений прозрачности воды согласно более ранним гидробиологическим исследованиям озер заповедника Пинежский (Bayanov, Kuznetsova, 1997). В озерах национальных парков Кенозерский и “Онежское Поморье” прозрачность воды измерена по диску Секи. Измерения рН воды проведены рН-метрами фирмы Hanna и Multi 3420 фирмы WTW, минерализацию измеряли по прибору Multi 3420 фирмы WTW.

Анализ видов растений всех систематических групп по фактору минерализации вод проведен согласно классификации О.А. Алекина (Alyokin, 1970) для речных и грунтовых вод: слабая минерализация < 200 мг/л, средняя — 200–500 мг/л, повышенная — 500–1000 мг/л, высокая > 1000 мг/л.

Анализ по фактору рН проведен на основе классификации, применяемой для речных и озерных экосистем (Salazkin, 1976; Sviridenko, 2000; Zinovieva, Durnikin, 2012). Выделены следующие группы видов: ацидофильные — развивают-

<sup>31</sup>Литораль озер — прибрежная зона водоема, простирающаяся от уреза воды до нижней границы распространения водных макрофитов и включающая в себя как дно водоема, так и водную массу, расположенную над ним (Rasporov, 1985).

ся при рН 6.1–6.9, нейтрофильные – рН 7.0–7.5, щелочные – рН 7.6–8.4.

Для анализа сходства видового состава озер рассчитывали матрицу различий с использованием расстояния Брея–Кертиса. Для ординации флористических описаний озер (единый флористический список для каждого озера) применяли неметрическое многомерное шкалирование. Расчеты проводили с помощью языка R (R Core Team, 2019) визуализацию данных – с помощью пакета *matplotlib* (Hunter, 2007).

В работе для анализа экотипов растений зоны литорали мы принимаем классификацию В.Г. Папченкова (Papchenkov, 2001).

Номенклатура видов сосудистых растений и мхов приведена в соответствии с базой данных The Plant List <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения 20.12.2022). Номенклатура видов водорослей приведена в соответствии с базой данных *AlgaeBase*: <http://www.algaebase.org/> (Guiry, Guiry, 2022).

Лимнологические особенности озер отражены в таблице 1. Все исследованные озера национальных парков “Онежское Поморье” и “Кенозерский” имеют ледниковое происхождение, но отличаются по трофическому статусу, размерам и гидрологическим особенностям. Большинство озер заповедника “Пинежский” являются карстовыми и лишь мелководное оз. Кумичево относят к ледниковым (Ваунов, 1998).

Трофические статусы озер национального парка “Кенозерский” установлены гидробиологическими и гидрохимическими методами согласно работам (Kokryatskaya et al., 2012; Dvoryankin, 2016). Трофические статусы озер заповедника Пинежский определены гидробиологическими методами согласно источникам (Ваунов, Kuznetsova, 1997). Для определения трофических статусов авторами статьи также использовались показатели глубин, преобладающих грунтов в зоне литорали и площадь зарастания водной растительностью, при этом авторами приняты следующие градации: <10% – олиготрофные, 10–15% – мезотрофные, > 15% – эвтрофные. Эти градации согласуются с гидробиологическими признаками выделения трофических статусов водоемов по видовому составу и численности зоопланктона и фитопланктона. Лишь для слабо заросшего водной растительностью оз. Кумичево мы принимаем трофический статус – эвтрофное на основании гидробиологических наблюдений и мелководности по всей акватории (Ваунов, Kuznetsova, 1997).

Низкая прозрачность в оз. Большое Выгозеро связана с притоком гумусовых болотных вод из р. Холки и многочисленных ручьев (Naumenko et al., 2017). Озеро Мураканское, несмотря на небольшую глубину, имеет высокую прозрачность, небольшую площадь зарастания и обогащено растворенным кислородом (Repkina et al., 2019), что

позволяет относить водоем к олиготрофному и также подтверждается произрастанием индикаторных видов олиготрофных озер – *Isoëtes echinospora*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum* (Moseev et al., 2021b).

Воды большинства озер имеют низкую минерализацию по классификации Алекина – до 200 мг/л. В эвтрофных озерах минерализация повышается до средней величины – 200–500 мг/л. В карстовых провальных озерах заповедника Пинежский – Ераськино и Перешковское и ледниковом оз. Кумичево общая минерализация изменяется от повышенной до высокой – 500–>1000 мг/л. Величина рН в большинстве озер изменяется от нейтральной до слабо-щелочной 7.0–8.0, а в оз. Большое Выгозеро воды имеют слабокислую реакцию среды – рН 6.1–6.7.

Озера национального парка “Онежское Поморье” и заповедника “Пинежский” расположены в подзоне северной тайги, озера национального парка “Кенозерский” – в подзоне средней тайги. Климат исследованного района умеренно-континентальный. Но ввиду большой территории области климатические условия обитания макрофитов в озерах изменяются с севера на юг. Средняя температура января по данным метеостанций: Архангельск –12.6°C, Конево Плесецкого района –13.1°C, Пинега –14.6°C, июля соответственно: +15.7°C, +16.8°C, +15.4°C. Период ледостава на озерах парка “Онежское Поморье” продолжается 6 месяцев, Пинежского заповедника – 6–6.5 месяца, Кенозерского парка – 5.5–6 месяцев (Nauchno..., 1989). Vegetация на озерах национального парка “Онежское Поморье” и Пинежского заповедника длится около 3 месяцев, в парке “Кенозерский” – 3.5 месяца.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Во флорах 18 озер природоохранных территорий Архангельской области отмечено 94 вида водных растений, относящихся к 52 родам и 39 семействам. По количеству видов самым богатым является семейство *Potamogetonaceae* – 12 видов (табл. 2).

Тридцать семь видов сосудистых растений принадлежат к экотипу истинно-водных растений – гидрофитов, 17 видов являются гелофитами, 11 гигрогелофитов, 1 вид относится к гигрофитам и 5 видов к гигромезофитам (рис. 1). Девять видов мхов являются гигрогелофитами, 4 вида – гидрофитами и 3 вида – гигрофитами. Все водоросли по экотипу относятся к гидрофитам.

Большинство анализируемых видов мхов являются гигрогелофитами (табл. 2), гидрофитами являются 4 вида – *Warnstorfia fluitans*, *Fissidens fontanus*, *Fontinalis dalecarlica*, *F. antipyretica*, 3 вида

**Таблица 1.** Гидрологическая характеристика озер особо охраняемых природных территорий Архангельской области  
**Table 1.** Hydrological characteristics of lakes in specially protected natural areas of the Arkhangelsk Region

Озеро Lake	Площадь водного зеркала, га Water-surface area, ha	Максимальная глубина, м Maximum depth, m	Прозрачность, м Water transparency, m	Грунты в зоне литорали Soils in littoral zone	TDS, мг/л TDS, mg/l	pH	Заращение, % Plant overgrowth, %	Трофический статус Trophic status	Тип Lake type
<b>Озера национального парка "Онежское Поморье"</b> Lakes of the Onezhskoye Pomorye National Park									
Мураканское Murakanskoye	1620	6	3.0	Песчаные Sandy	63–163	7.4–7.7	8.0	Олиготрофное Oligotrophic	Сточное Sewage
Большое Выгозеро Bolshoye Vygozero	660	13	1–1.5	Песчаные Sandy	26–56	6.1–6.7	9.8	Олиготрофное Oligotrophic	Проточное Flowing
<b>Озера национального парка "Кенозерский"</b> Lakes of the Kenozersky National Park									
Масельское Masel'skoye	360	18	2.5	Песчаные, илисто-песчаные Sandy, silty-sandy	62–162	7.4–7.7	11.0	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Наглимозеро Naglimozero	580	22	4.0	Каменисто-песча- ные, песчаные Rocky, sandy	32–87	7.0–7.3	7.9	Олиготрофное Oligotrophic	Проточное Flowing
Большое Лебяжье Bolshoye Lebyazhye	120	14	3.5	Каменисто-песча- ные, песчаные Rocky, sandy	50–120	7.3–7.9	10.0	Олиготрофное Oligotrophic	Бессточное Endorheic
Саргозеро Sargozero	120	8	2.5	Илисто-песчаные Silty-sandy	41–44	6.7–7.0	12.8	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Вендозеро Vendozero	65.2	.	.	Песчаные, илисто- песчаные Sandy, silty-sandy	51–89	7.4–7.7	11.3	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Торосозеро Torosozero	42.3	.	.	Торфянистые, или- сто-песчаные Peaty, silty-sandy	83–110	7.1–7.2	12.5	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Долгое Dolgoye	110	.	.	Торфянистые, или- сто-песчаные Peaty, silty-sandy	250–280	6.8–7.1	17.3	Эвтрофное Eutrophic	Проточное Flowing
Черное Chernoye	60	.	1.5–2.0	Торфянистые, песча- ные, илистые, песчаные Peaty, silty-sandy, sandy	200–232	6.9–7.4	16.5	Эвтрофное Eutrophic	Проточное Flowing

Таблица 1. Окончание

Озеро Lake	Площадь водного зеркала, га Water-surface area, ha	Максимальная глубина, м Maximum depth, m	Прозрачность, м Water transparency, m	Грунты в зоне литорали Soils in littoral zone	TDS, мг/л TDS, mg/l	pH	Зарастание, % Plant overgrowth, %	Трофический статус Trophic status	Тип Lake type
Порженское Porzhenskoye	68	3	1.5–2.0	Илистые Silty	320–378	7.1–7.5	44.7	Эвтрофное Eutrophic	Проточное Flowing
Большее Bolsheye	180	7.0	2.0	Илистые, илисто-песчаные Silty, silty-sandy	238–320	7.3–7.7	14.8	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Почозеро Pochozero	290	.	2.0	Торфянистые, или- стые, илисто-песча- ные Peaty, silty, silty-sandy	172–280	7.0–7.3	14.4	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Озера заповедника "Пинежский" Lakes of the Pinezhsky Nature Reserve									
Железное Zheleznoye	10.5	17.5	4.0	Торфянистые, или- стые Peaty, silty	20–20.2	6.5–6.7	4.3	Олиготроф- ное Oligotrophic	Сточное Sewage
Кумичево Kumichevo	16.0	1.8	До дна	Торфянистые Peaty	499–530	7.1–7.3	4.9	Эвтрофное Eutrophic	Проточное Flowing
Першков- ское Pershkovskoye	47.8	10.2	2.8	Илистые Silty	780–920	7.4–8.1	12.1	Мезотрофное Mesotrophic	Проточное Flowing
Восточное Паловое Eastern Palovoye	5.2	25.0	4.5	Торфянистые, илисто-песчаные Peaty, silty-sandy	33–43	7.3–7.4	6.1	Олиготроф- ное Oligotrophic	Проточное Flowing
Северное Паловое Northern Palovoye	8.7	16.0	2.2	Торфянистые, илисто-песчаные Peaty, silty-sandy	33–60	7.4	5.1	Олиготроф- ное Oligotrophic	Проточное Flowing
Южное Паловое Southern Palovoye	19.4	20.9	2.5	Торфянистые, илисто-песчаные Peaty, silty-sandy	33–69	7.3–7.4	5.9	Олиготроф- ное Oligotrophic	Проточное Flowing
Ераськино Eraskino	11.0	.	До дна	Илисто-песчаные Silty-sandy	1035	7.6–7.7	4.0	Олиготроф- ное Oligotrophic	Проточное Flowing

Примечание. Данные площади, глубины и прозрачности для озер Пинежского государственного заповедника приведены по Н.Г. Баянову (1998).  
Note. The data on the area, depth and transparency for the lakes of the Pinezhsky State Reserve are given according to N.G. Bayanov (1998).

Таблица 2. <sup>2</sup>Список флоры и условия обитания макрофитов в озерах Архангельской области  
Table 2. Checklist of flora and habitat conditions of macrophytes in the lakes of the Arkhangelsk Region

Таксоны Taxa	Экотип Ecotype	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by pH
		О	О	М	М	Э	Э	М	М	М	М	М	О	О	О	О	Э	М	О		
<i>Characeae</i>																					
<i>Chara aspera</i>	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	1	.	500—>1000	7.0—8.1
<i>Chara strigosa</i>	I	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	1	.	200—1000	7.0—8.1
<i>Chara subspinososa</i>	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	3	500—>1000	7.6—8.1
<i>Chara virgata</i>	I	.	.	.	1	3	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0—500	7.0—7.5
<i>Nitella flexilis</i>	I	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200—500	7.0—7.5
<i>Nitella opaca</i>	I	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200—500	7.0—7.5
<i>Batrachospermataceae</i>																					
<i>Batrachospermum</i> sp.	I	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0—200	7.0—7.5
<i>Sphagnaceae</i>																					
<i>Sphagnum centrale</i> C. E. O. Jansen	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	0—200	7.0—7.5
<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy & Molk.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	0—200	6.1—6.9
<i>Sphagnum riparium</i> Ångström	III	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	0—200	6.1—6.9
<i>Fontinaliaceae</i>																					
<i>Fontinalis antipiperitica</i> Hedw.	I	1	2	1	1	1	1	1	1	1	.	.	.	.	2	.	1	2	1	20—1035	6.1—8.1
<i>Fontinalis dalecarlica</i> Bruch & Schimp.	I	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0—200	6.1—6.9
<i>Fontinalis hypnoides</i> Hartm.	III	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	20—1035	6.1—8.1
<i>Amblistigiaceae</i>																					
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	7.6—8.1
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	III	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200—500	7.0—7.5
<i>Calliergon megalophyllum</i>	IV	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200—500	7.0—7.5

<sup>2</sup>Таблица 2 выполнена на основе таблицы 4 монографии В. Г. Папченко (2001).  
The Table 2 is based on the monograph of V.G. Papchenkov (2001).

Таблица 2. Продолжение

Таксоны Taxa	Экотип Ecotype	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН
		О	О	М	М	Э	Э	М	М	М	М	О	О	Э	Э	О	О	Э			
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	IV	.	.	1	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0–500	6.3–7.4
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp) Hedenäs	III	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	200–1000	7.0–7.5
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	500–1000	7.0–7.5
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	III	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	200–1000	7.0–7.5
<i>Warnstorfia fluitans</i> (Hedw.) Loeske	I	3	.	.	3	3	.	.	2	3	.	.	.	.	.	3	.	1	1	20–1035	6.1–8.1
<i>Warnstorfia trichophylla</i> (Warnst.) Tuom. & T. J. Kop.	III	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	3	3	.	.	.	0–500	6.3–7.4
<i>Fissidentaceae</i>																					
<i>Fissidens fontanus</i> (Bach. Pyl.) Steud.	I	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200–500	7.0–7.5
<i>Isoëtaceae</i>																					
<i>Isoëtes lacustris</i> L.	I	.	.	.	.	.	.	.	2	.	1	.	.	2	.	.	.	.	.	0–200	7.0–8.1
<i>Isoëtes echinospora</i> Durieu	I	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	0–200	7.0–8.1
<i>Equisetaceae</i>																					
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	II	.	5	5	5	5	5	5	4	3	5	5	5	3	3	.	.	.	.	0–500	6.3–7.4
<i>Equisetum palustre</i> L.	IV	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	0–200	6.3–7.4
<i>Nymphaeaceae</i>																					
<i>Nymphaea candida</i> C. Presl	I	.	2	4	5	3	5	5	3	1	4	3	1	1	.	.	.	.	.	0–500	6.1–8.1
<i>Nymphaea tetragona</i> Georgi	I	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	1	.	.	.	3	.	.	.	0–500	7.0–7.5
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	I	2	3	5	5	5	5	5	4	4	5	5	5	5	3	4	1	1	.	20–1035	6.1–8.1
<i>Nuphar pumila</i> (Timm.) DC.	I	.	.	.	.	2	3	3	.	.	.	1	.	.	.	.	.	1	.	20–1035	7.0–8.1
<i>Ceratophyllaceae</i>																					

Таблица 2. Продолжение

Таксоны Taxa	Экотип EcoType	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН
		О	О	М	М	Э	М	М	О	М	О	О	Э	М	О	О	Э	М			
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	I	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	0–500	7.0–7.5
<i>Ranunculaceae</i>																					
<i>Ranunculus eradicator</i> (Laest.) Johans.	I	.	.	1	1	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0–500	7.0–7.5
<i>Ranunculus kauffmannii</i> Clerc	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	3	1	500–1000	7.0–8.1
<i>Ranunculus lingua</i> L.	III	.	.	3	3	3	1	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0–500	7.0–7.5
<i>Caltha palustris</i> L.	III	.	2	3	2	3	.	.	2	3	.	.	.	1	.	.	.	.	20–1035	6.1–8.1	
<i>Polygonaceae</i>																					
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarbre	I	3	1	3	3	3	3	3	4	3	3	2	2	1	.	3	.	.	0–500	6.3–7.4	
<i>Lobeliaceae</i>																					
<i>Lobelia dortmanna</i> L.	I	3	.	.	.	.	.	.	2	.	1	3	2	5	.	.	.	.	0–200	7.0–8.1	
<i>Brassicaceae</i>																					
<i>Subularia aquatica</i> L.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200–500	7.0–7.5
<i>Rosaceae</i>																					
<i>Comarum palustre</i> L.	III	3	3	3	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	2	20–1035	6.3–7.4	
<i>Geum rivale</i> L.	V	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0–200	6.3–7.4
<i>Haloragaceae</i>																					
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	I	3	.	1	.	.	.	.	1	1	.	3	.	.	.	.	.	.	0–200	7.0–8.1	
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	I	.	.	1	2	5	2	3	.	.	2	1	3	1	.	1	3	3	20–1035	7.0–8.1	
<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	1	500–1000	7.0–8.1
<i>Primulaceae</i>																					
<i>Lisimachia thyrsiflora</i> L.	III	.	.	1	1	1	1	1	2	3	.	1	1	1	3	3	.	1	20–1035	6.3–7.4	
<i>Hippuridaceae</i>																					
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	II	.	.	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	2	3	200–1000	7.0–8.1
<i>Apiaceae</i>																					

Таблица 2. Продолжение

Таксоны Taxa	Экотип EcoType	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН
		О	О	М	М	Э	Э	Э	М	М	М	О	М	О	О	О	Э	М	О		
<i>Cicuta virosa</i> L.	III	.	1	3	3	3	1	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	2	2	20–1035	6.1–8.1
<i>Sium latifolium</i> L.	III	.	1	.	3	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0–500	6.3–7.4
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	III	.	1	1	2	3	1	1	2	1	2	2	.	1	3	4	.	1	.	20–1035	6.3–7.4
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	0–200	7.0–7.5
<i>Utricularia minor</i> L.	I	.	.	.	1	1	.	.	1	1	.	.	.	.	.	2	.	.	.	0–500	7.0–8.1
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	I	.	.	1	1	2	.	.	1	.	.	.	.	.	.	2	1	1	1	20–1035	7.0–8.1
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	I	.	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0–200	6.3–7.4
<i>Butomus umbellatus</i> L.	II	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200–500	7.0–7.5
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	II	.	.	3	.	2	.	.	1	3	1	.	.	.	.	.	.	.	.	0–500	7.0–7.5
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	II	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200–500	7.0–7.5
<i>Sagittaria natans</i> Pall.	II	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200–500	7.0–7.5
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	I	.	.	.	.	.	3	3	2	1	.	1	5	1	.	.	.	.	2	20–1035	7.0–8.1
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	I	.	.	1	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200–500	7.0–8.1
<i>Stratiotes aloides</i> L.	I	.	.	.	1	3	1	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0–500	7.0–7.5
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	I	1	.	.	1	1	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	20–1035	7.0–8.1
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieber	I	.	.	3	1	3	3	3	2	1	.	.	.	.	.	1	1	1	.	20–1035	7.0–8.1
<i>Potamogeton compressus</i> L.	I	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	0–500	7.0–8.1

Таблица 2. Продолжение

Таксоны Taxa	Экотип EcoType	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	БЛ	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН	
		О	О	М	М	Э	Э	М	М	О	О	Э	О	О	О	О	Э	М				О
<i>Potamogeton friesii</i> Rupr.	I	.	.	2	.	2	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	2	20–1035	7.0–8.1
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	I	1	.	3	4	4	.	1	3	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	0–500	6.2–8.1
<i>Potamogeton lucens</i> L.	I	.	.	3	4	3	5	5	.	.	3	1	2	1	.	.	.	.	.	.	0–500	7.0–8.1
<i>Potamogeton natans</i> L.	I	.	.	4	3	5	3	4	4	3	3	3	1	.	2	2	.	.	.	.	0–500	6.1–8.1
<i>Potamogeton obtusifolius</i> Mert. & W.D.J. Koch	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	2	2	500–1000	7.0–8.1
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	I	.	.	3	3	3	3	4	.	3	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	0–500	7.0–8.1
<i>Potamogeton praelongus</i> Wulfen	I	1	.	3	1	1	5	5	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	0–500	7.0–8.1
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers) & Börner	I	.	.	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200–500	7.0–7.5
<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	3	3	3	500–1000	7.0–8.1
<i>Cyperaceae</i>																						
<i>Carex acuta</i> L.	III	.	1	3	2	.	5	5	3	3	3	1	.	5	3	3	3	4	2	20–1035	6.1–8.1	
<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.	III	1	5	.	1	2	4	5	3	.	2	4	5	1	.	.	.	4	2	20–1035	6.1–8.1	
<i>Carex limosa</i> L.	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	0–200	6.1–6.9
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	1	.	.	0–200	7.0–7.5
<i>Carex rostrata</i> Stokes	III	.	1	3	5	5	.	.	4	3	1	.	.	.	3	4	3	1	2	20–1035	6.1–8.1	
<i>Carex vesicaria</i> L.	III	.	.	.	2	5	.	.	3	3	.	.	.	.	3	3	3	1	.	20–1035	6.3–7.4	
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	II	3	1	4	5	4	5	5	4	.	5	5	5	.	.	1	.	.	.	0–500	6.3–7.4	
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C.C. Gmel.) Palla	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	.	.	500–1000	7.0–8.1
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	500–1000	7.6–8.1
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	II	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200–500	7.0–7.5
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (Hartmann) O. Schwarts	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	500–1000	7.0–7.5
<i>Poaceae</i>																						

Таблица 2. Окончание

Таксоны Taxa	Экотип Ecotype	Мр	БВ	Пч	Бш	Пж	Дл	Чр	Вд	Тр	Мс	Нг	Сг	Бл	Жл	Пл	Км	Пш	Ер	Группа по TDS Group by TDS	Группа рН Group by рН	
		О	О	М	М	Э	М	М	М	О	О	О	О	М	О	О	О	Э	М			О
<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.	V	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	0–200	7.0–7.5
<i>Phalaroides arundinaceus</i> (L.) Rauschert.	V	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	2	.	.	20–1035	6.3–7.4
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	II	4	5	5	5	5	5	4	4	4	5	5	5	3	.	.	2	3	.	.	20–1035	6.3–7.4
<i>Araceae</i>																						
<i>Calla palustris</i> L.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	0–200	7.0–7.5
<i>Lemnaceae</i>																						
<i>Lemna minor</i> L.	I	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	200–1000	7.0–7.5
<i>Lemna trisulca</i> L.	I	.	.	1	1	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	3	1	.	200–1000	7.0–8.1
<i>Typhaceae</i>																						
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	II	.	1	2	1	3	1	3	3	2	5	4	1	2	.	3	.	.	.	.	0–500	6.1–8.1
<i>Sparganium emersum</i> Rehmann	II	.	1	1	1	.	.	.	.	.	1	.	.	1	.	2	.	.	.	.	0–500	6.1–8.1
<i>Sparganium gramineum</i> Georgi	II	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	0–200	7.0–8.1
<i>Sparganium hyperboreum</i> Laest. ex Beurl.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	500–1000	7.6–8.1
<i>Sparganium natans</i> L.	II	.	.	1	1	.	.	.	4	1	.	1	.	.	.	1	3	.	.	.	20–1035	7.0–7.5
<i>Typha latifolia</i> L.	II	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	200–500	7.0–7.5
<b>Всего видов</b>	<b>94</b>	<b>14</b>	<b>24</b>	<b>34</b>	<b>43</b>	<b>52</b>	<b>27</b>	<b>24</b>	<b>39</b>	<b>28</b>	<b>20</b>	<b>26</b>	<b>16</b>	<b>19</b>	<b>14</b>	<b>27</b>	<b>26</b>	<b>30</b>	<b>24</b>	.	.	.
<b>Total species</b>																						

Сокращения. Экотипы: I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гигрогелофиты, IV – гигрофиты, V – гигромезофиты. Названия озер: Мр – Мураканское, БВ – Большое Выгозеро, Пч – Почозеро, Бш – Большое, Пж – Порженское, Дл – Долгое, Чр – Черное, Вд – Вендозеро, Тр – Торосозеро, Мс – Масельское, Нг – Наглимозеро, Сг – Саргозеро, Бл – Большое Лебяжье, Жл – Железное, Пл – система Паловых озер, Км – Кумичево, Пш – Першковское, Ер – Ераськино. Трофический статус: О – олиготрофные, М – мезотрофные, Э – эвтрофные. TDS – общая минерализация воды. Классы частоты встречаемости видов: 1 – редко (1–5%), 2 – изредка (спорадично) (6–15%), 3 – умеренно (16–30%), 4 – часто (31–50%), 5 – очень часто > 50%.

Abbreviations. Ecotypes: I – hydrophytes, II – helophytes, III – hygrophelophytes, IV – hygrophytes, V – hygromesophytes. Abbreviations of lake names: Мр – Murakanskoye, БВ – Bolshoye Vygozero, Пч – Pochozero, Бш – Bolshoye, Пж – Porzhenskoye, Дл – Dolgoye, Чр – Chernoye, Вд – Vendozero, Тр – Torosozero, Мс – Maselskoye, Нг – Naglimozero, Сг – Sargozero, Бл – Bolshoye Lebyazhnye, Жл – Zheleznoye, Пл – system of Palovye Lakes, Км – Kumichevo, Пш – Peshkovskoye, Ер – Eraskino. Trophic status: О – oligotrophic, М – mesotrophic, E – eutrophic. TDS – total mineralization of water. Species frequency classes: 1 – rarely (1–5%), 2 – occasionally (sporadically) (6–15%), 3 – moderately (16–30%), 4 – frequently (31–50%), 5 – very frequently > 50%.

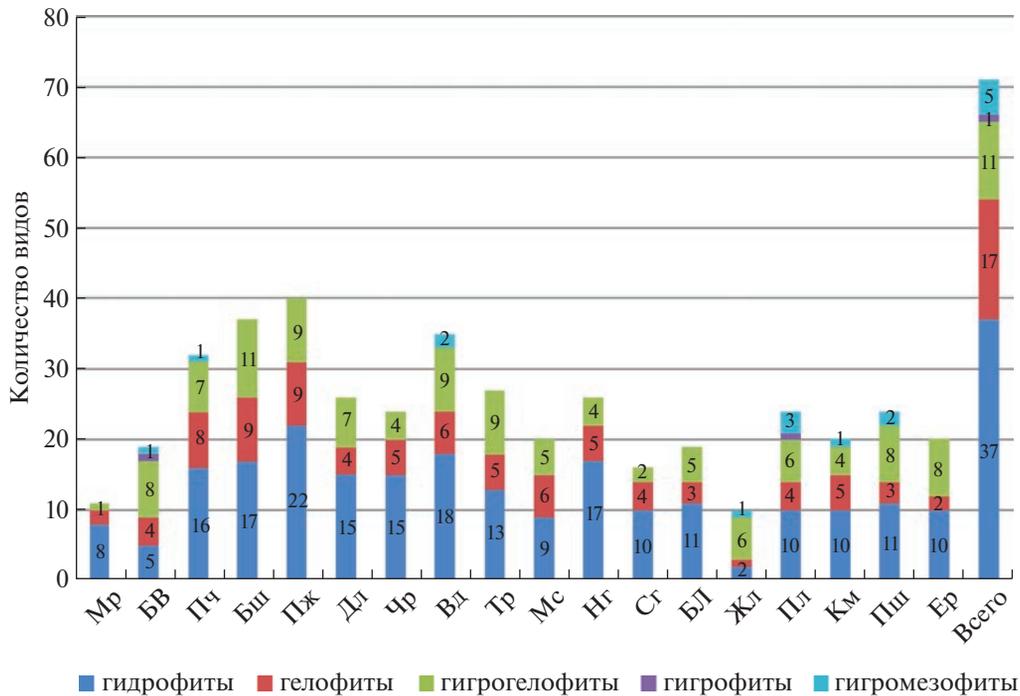


Рис. 1. Число видов сосудистых растений разных экотипов в озерах Архангельской области.  
 Fig. 1. The number of vascular plant species of different ecological groups in the lakes of the Arkhangelsk Region.

мхов относятся к экотипу гиgroфитов по отношению к водной среде обитания – *Drepanocladus aduncus*, *Calliergon megalophyllum*, *C. cordifolium*.

Большим видовым богатством отличаются эвтрофные озера с хорошо выраженной литоралью. Так, в эвтрофном оз. Порженское на территории национального парка “Кенозерский” отмечено 52 вида макрофитов из разных систематических групп, из них 40 – сосудистые растения. Меньше видов отмечено в озерах олиготрофного трофического статуса. Из них в крупном оз. Мураканское и небольшом оз. Железное отмечено по 14, в крупном оз. Большое Выгозеро – 23 вида (табл. 2).

Видовой состав и количество видов гидрофитов слабо зависит от трофического статуса озер. Так в эвтрофном озере Порженское их насчитывается 22 вида, в олиготрофном оз. Наглимозере – 17, мезотрофном Вендозере – 18 видов. Однако погруженные в воду гидрофиты отсутствуют в озерах с низкой прозрачностью воды. Они не обнаружены в Большом Выгозере с прозрачностью воды 1 м, где произрастает лишь 4 вида растений с плавающими листьями – *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia*, *Sparganium angustifolium*.

В крупном олиготрофном оз. Мураканское только 6 видов погруженных в воду растений – гидатофитов, немного растений в нем приходится и на другие экотипы. Несмотря на большую прозрачность озера, почти по всей его акватории

преобладают песчаные и каменисто-песчаные грунты, озеро открыто для ветров северных направлений, часты волнения, что неблагоприятно сказывается на развитии макрофитов, те же факторы ограничивают развитие сообществ гидрофитов с плавающими листьями в оз. Большое Выгозеро (Moseev et al., 2021a). На воздушно-водные растения – гелофиты приходится 17 видов, во всех озерах – 1–9 видов. Меньше всего гелофитов – 2 вида: *Phragmites australis* и *Schoenoplectus lacustris* – в олиготрофном оз. Мураканском с его открытыми для ветров пространствами и прибрежным положением вдоль берега Белого моря. Больше гелофитов насчитывается в эвтрофном оз. Порженское – 9, а также в мезотрофных озерах Большое и Почозеро, соответственно – 8 и 9 видов. Общее количество гигрогелофитов составляет 11 видов, во всех озерах – 1–11. Как показывают наблюдения, меньше всего гигрогелофитов в олиготрофных озерах с прозрачной водой, в оз. Мураканское – 1 вид: *Carex aquatilis*, в оз. Наглимозере – 4: *Carex aquatilis*, *C. acuta*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*. Больше всего видов растений этой группы в мезотрофном оз. Большое – 11. Но в целом число видов и видовой состав гигрогелофитов слабо изменяется в озерах, разных по трофическому статусу, происхождению и степени минерализации вод. В литоральную зону озер проникают немногие виды гигромезофитов – *Carex nigra*, *C. limosa*, *Geum rivale*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Phalaris arundinacea*, во всех озерах в зо-

не литорали насчитывается по 1–3 вида гигромезофитов.

Анализ списка видов растений всех систематических групп по фактору минерализации показал, что большое количество видов макрофитов (19) обитают в озерах с низкой минерализацией вод, это – сосудистые растения: *Ranunculus trichophyllum*, *Calla palustris*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Carex limosa*, *C. nigra*, *Callitriche hermaphroditica*, *Equisetum palustre*, *Geum rivale*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Sparganium gramineum*, *Utricularia intermedia*; мхи: *Fontinalis dalecarlica*, *Sphagnum centrale*, *S. flexuosum*, *S. riparium*; водоросли: *Batrachospermum* sp. Это в основном виды олиготрофных озер. Из них некоторые являются индикаторами чистых и мягких вод: *Calla palustris*, *Geum rivale*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Ranunculus trichophyllus*, *Sparganium gramineum* (Szankowski, Klosowski, 1996; Hellsten, 2002). Из них – *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum* тяготеют к произрастанию в озерах с высокой прозрачностью воды – Мураканское, Большое Лебяжье, Наглимозеро, Саргозеро, Масельское, напротив *Fontinalis dalecarlica* является доминирующим видом оз. Большое Выгозеро с низкой прозрачностью.

Всего 22 вида относятся к переходной группе макрофитов и обитают в водах ледниковых озер разных трофических статусов с низкой и средней минерализацией (до 500 мг/л) – сосудистые растения: *Alisma plantago-aquatica*, *Ceratophyllum demersum*, *Equisetum fluviatile*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton compressus*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *Ranunculus lingua*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sium latifolium*, *Sparganium angustifolium*, *S. emersum*, *Stratiotes aloides*, *Utricularia minor*; мхи: *Drepanocladus aduncus*, *Warnstorfia trichophylla*; водоросли: *Chara virgata*.

Для эвтрофных и мезотрофных озер со средней минерализацией больше характерны – сосудистые растения: *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Potamogeton filiformis*, *Ranunculus eradicated*, *Sagittaria natans*, *S. sagittifolia*, *Subularia aquatica*, *Typha latifolia*; мхи: *Calliergon giganteum*, *C. megalophyllum*, *Fissidens fontanus*; водоросли: *Nitella flexilis*, *N. opaca*.

Большая доля макрофитов приходится на эврибионты, обитающие как в ледниковых, так и в карстовых озерах с существенно отличающейся минерализацией вод от 20 до 1035 мг/л – высшие сосудистые растения: *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *Cicuta virosa*, *Cotmarum palustre*, *Elodea canadensis*, *Lemna minor*, *Menyanthes trifoliata*, *Myriophyllum sibiricum*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites*

*australis*, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. friesii*, *Sparganium natans*, *Utricularia vulgaris*; мхи: *Fontinalis antipyretica*, *F. hypnoides*, *Warnstorfia fluitans*. Это виды с широкой экологической валентностью, произрастание которых практически не зависит от трофического статуса озер. Многие, из них, являясь гигрогеллофитами и гелофитами, не зависят от прозрачности вод.

Небольшое количество видов (всего 6) – обитатели озер со средней и повышенной минерализацией вод, но встречаются как в эвтрофных ледниковых озерах, так и в карстовых озерах разных трофических статусов – высшие растения: *Hippuris vulgaris*, *Lemna minor*, *L. trisulca*; мхи: *Scorpidium cossonii*, *Warnstorfia exannulata*; водоросли: *Chara strigosa*.

Ряд видов отмечен только в карстовых озерах Пинежского заповедника, с высокой и повышенной минерализацией вод. Это – высшие сосудистые растения: *Eleocharis acicularis*, *E. quinqueflora*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton obtusifolius*, *Ranunculus kauffmannii*, *Sparganium hyperboreum*, *Stuckenia pectinata*; мхи: *Calliergon cordifolium*, *Scorpidium scorpioides*; водоросли: *Chara aspera*, *C. subspinosa*. Такие макрофиты могут служить индикаторами озер с повышенной минерализацией вод, что также показано в работе (Moseev, Vragin, 2018).

Распределение видового состава макрофитов по фактору pH показывает, что большинство видов следует отнести к группам растений нейтрофилов и нейтро-алкалифилов, обитающих соответственно при pH воды от 7.0 до 7.5 и 7.0–8.0. Такой размах pH свойственен водам северных озер (Kokryatskaya et al., 2012; Shirokova et al., 2020). Нейтрофилы представлены следующими сосудистыми растениями: *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Calla palustris*, *Carex nigra*, *Ceratophyllum demersum*, *Eleocharis palustris*, *E. quinqueflora*, *Lemna minor*, *Nymphaea tetragona*, *Potamogeton filiformis*, *Ranunculus eradicated*, *R. lingua*, *Sagittaria sagittifolia*, *S. natans*, *Sparganium natans*, *Stratiotes aloides*, *Subularia aquatica*, *Typha latifolia*, *Utricularia intermedia*; водными мхами: *Calliergon giganteum*, *C. megalophyllum*, *Fissidens fontanus*, *Scorpidium cossonii*, *S. scorpioides*, *Sphagnum centrale*, *Warnstorfia exannulata*; водорослями: *Batrachospermum* sp., *Chara virgata*, *Nitella flexilis*, *N. opaca*. Нейтро-алкалифильные виды обитают в водах с более широкой изменчивостью pH воды от 7.0 и до 8.1. К ним относятся следующие высшие растения: *Elodea canadensis*, *Hippuris vulgaris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lemna trisulca*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, *M. sibiricum*, *M. verticillatum*, *Nuphar pumila*, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. compressus*, *P. friesii*, *P. lucens*, *P. obtusifolius*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *Ranunculus kauffmannii*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Sparganium gramineum*, *Stuckenia pectinata*,

*Utricularia minor*, *U. vulgaris*; водоросли: *Chara aspera*, *C. strigosa*. К ним принадлежит большинство видов группы гидатофитов, причем почти все представители рода *Potamogeton*. Ацидофильных видов в исследованных озерах немного. Это водно-болотные мхи гигрогелофиты: *Sphagnum flexuosum* и *S. riparium*, осока — *Carex limosa*, больше приуроченная к слабокислым водам низинных болот (Egorova, 1999), и единственный истинно-водный мох *Fontinalis dalecarlica*, который, как показывают некоторые исследования, способен выдерживать также экстремальные условия обитания при pH = 5.2 (Chemersis, 2004). По сравнению с ацидофилами в озерах возрастает количество представителей переходной группы ацидо-нейтрофилов, обитающих при pH от 6.3 до 7.4 — это высшие сосудистые растения: *Callitriche hermaphroditica*, *Carex vesicaria*, *Equisetum fluviatile*, *E. palustris*, *Geum rivale*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyr-siflora*, *Persicaria amphibia*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sium latifolium*; мхи: *Drepanocladus aduncus*, *Warnstorfia trichophylla*.

Небольшое количество макрофитов является представителями группы алкалофильных видов, это — *Calliergon cordifolium*, *Chara subspinoso*, *Eleocharis acicularis*, *Sparganium hyperboreum*. Всего 15 видов имеют широкий экологический оптимум по фактору pH от 6.2 до 8.1: сосудистые растения — *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustris*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton gramineus*, *P. natans*, *Sparganium angustifolium*, *S. emersum*; мхи — *Fontinalis antipyretica*, *F. hypnoides*, *Warnstorfia fluitans*.

В составе водной флоры озер отмечено 10 охраняемых видов макрофитов, внесенных в Красную книгу Архангельской области (Red..., 2020), — сосудистые растения: *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Sparganium gramineum*; водные мхи — *Fissidens fontanus*, *Fontinalis hypnoides*, *F. dalecarlica*; харовые водоросли — *Chara aspera*, *C. strigosa*, *C. subspinoso*, *C. virgata*. Из них 4 вида макрофитов внесены в Красную книгу России (Red... Russian Federation..., 2008), это — *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Chara strigosa*.

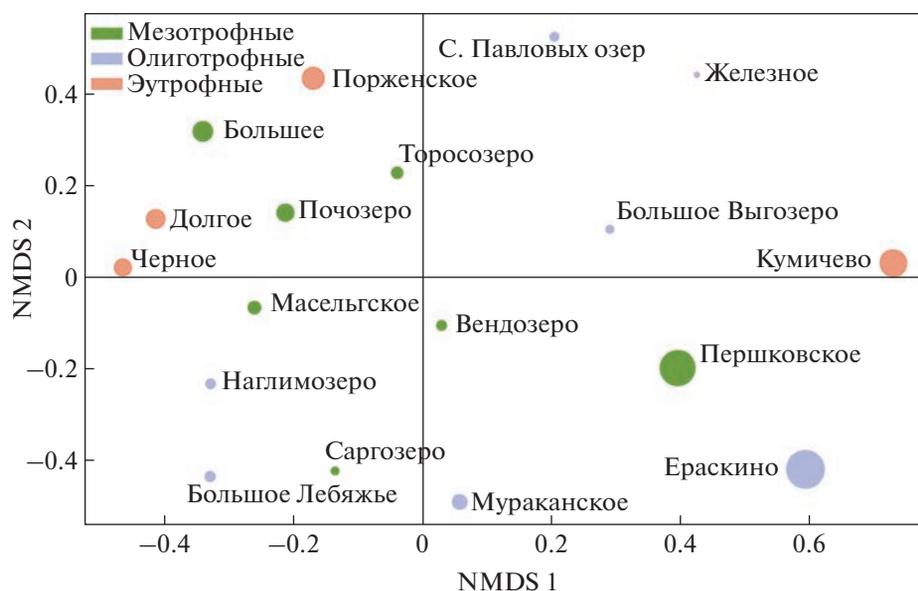
Большинство охраняемых макрофитов являются стенобионтными видами, уязвимыми к изменениям в окружающей среде, в том числе к антропогенному воздействию, о чем можно судить по их исчезновению в пригородных водоемах Архангельской агломерации, где проявляется повышенная антропогенная нагрузка (Moseev, 2020). Виды *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum* — это индикаторы слабоминерализованных вод олиготрофных озер с почти нейтральной pH, а водный мох *Fontinalis dalecarlica* можно признать индикатором слабокислых вод с низкой минерализацией.

Графическая интерпретация результатов упорядочивания флористических описаний неметрическим многомерным шкалированием отображает взаимное расположение описаний озер на основе флористического сходства—различия по коэффициенту Брея—Кертиса (рис. 2). Нахождение реальных экологических факторов, максимально приближенных к построенным гипотетическим осям, оказалось невозможным в анализируемом массиве данных. Характерные, хорошо отличимые группы озер, сходные по флористическому составу, на рисунке в виде кластеров не выделяются, однако, прослеживается постепенный переход во взаимном расположении точек описаний: эвтрофные озера → мезотрофные озера → олиготрофные озера. И соответствующая степень их минерализации. На фоне закономерного перехода выделяется Першковское озеро — сильно минерализованное мезотрофное, с довольно богатым видовым составом, эвтрофное озеро Кумичево и олиготрофное озеро Ераськино, где видовой состав беднее, но повышенная минерализация. Некоторые отличия в видовом составе отмечаются также у глубоких олиготрофных карстовых озер заповедника “Пинежский” — Железное и Паловые, которые отделяются от массива ледниковых озер. Наибольшее флористическое сходство у озер Долгое и Черное (средне минерализованные, эвтрофные), наименьшее у Большого (средне минерализованное, мезотрофное) и Кумичево (сильно минерализованное, эвтрофное).

## ОБСУЖДЕНИЕ

На особо охраняемых территориях Архангельской области повышенным видовым богатством отличаются малые эвтрофные озера — 34 вида в среднем: оз. Порженское — 52 вида и мезотрофные озера — 30 видов: Большое — 43, Почозеро — 34 вида, Вендозеро — 39 видов, меньше видов обитает в олиготрофных озерах — 22. Такие данные по числу видов в озерах разных трофических статусов согласуются с данными для озер стран Северной Европы — Норвегии, Дании, Швеции и Финляндии (Rørslett, 1991).

В составе экотипов большинство видов водных сосудистых растений озер ООПТ Архангельской области — 37 (57%) являются гидрофитами — истинно водными растениями, погруженными в воду, 17 (25%) видов приходится на гелофиты, 11 (16%) на гигрогелофиты и 1 вид отнесен к гидрофитам. Такое соотношение экотипов сближает флоры озер Архангельской области с другими озерами таежной зоны Восточно-Европейской равнины, находящимися в Республиках Карелия (Kravchenko, 2007; Teteryuk, 2008, 2012) и Коми, на юге Финляндии (Toivonen, Huttonen, 1995) и близко к озерам средней полосы России (Borisova



**Рис. 2.** Графическая интерпретация результатов упорядочивания флористических описаний озер неметрическим многомерным шкалированием (с использованием расстояния Брея–Кёртиса).

Обозначения: Размер точки – степень минерализации озера: чем больше точка, тем больше минерализация.

**Fig. 2.** Graphical interpretation of the results of ordering the floristic descriptions of lakes by non-metric multidimensional scaling (using the Bray–Curtis distance).

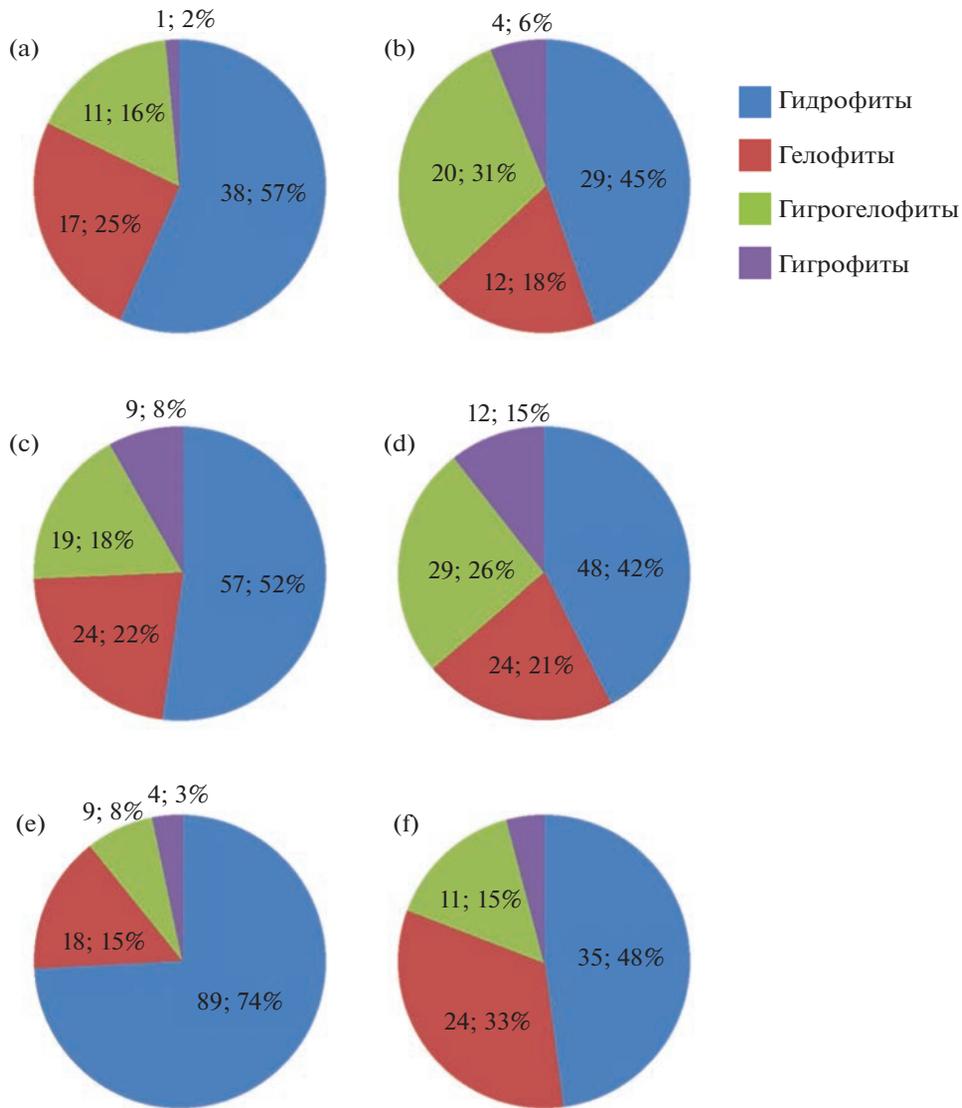
Legend: The dot sizes reflect the degree of the lake mineralization: the larger the dot, the greater the mineralization.

et al., 2013; Shcherbakov et al., 2015, 2018) (рис. 3). Повышенное количество гидрофитов – 83 вида, отмечено в озерах Северной Европы (Rørslett, 1991; Murphy, 2002), но здесь авторами охвачена заметно большая территория исследований. В олиготрофных озерах Северной Европы с темной водой отмечено небольшое число видов гидрофитов (Murphy, 2002), что согласуется с нашими исследованиями в оз. Большое Выгозеро с заболоченным водосбором на Онежском полуострове. В Финляндии такие виды как *Alisma plantago-aquatica*, *Hippuris vulgaris*, *Potamogeton gramineus*, *P. berchtoldii*, *P. perfoliatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Typha latifolia* являются обитателями эвтрофных и мезотрофных озер (Nurminen, 1979; Rørslett, 1991), что согласуется с нашими данными для озер Порженское, Большое, Вендозеро, Масельгское национального парка “Кенозерский”. Гелофиты – *Butomus umbellatus*, *Sparganium erectum* отмечены в эвтрофных озерах, что также согласуется с нашими данными для оз. Порженское. Гидрофит – *Myriophyllum alterniflorum* в Северной Европе обитает в олиготрофных водоемах, что характерно и для оз. Мураканское, где он расселяется с обилием 15–20% в зоне литорали. Гидрофиты – *Hydrocharis morsus-ranae* и *Lemna minor* тяготеют к эвтрофным водам и больше характерны для оз. Порженское и эвтрофируемых мелководий озер Почозеро и Большое Кенозерского парка. К эвтрофным озерам Северной Европы тяготеют *Callitriche hermaphroditica*, *Elodea canadensis*, *Myrio-*

*phyllum verticillatum*, *Ceratophyllum demersum* (Nurminen, 1979; Rørslett, 1991). Однако, как показывают наши исследования на ООПТ Архангельской области, они встречаются в озерах разных трофических статусов. Индифферентны к обитанию в озерах разных трофических статусов *Carex rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Phragmites australis*, *Utricularia vulgaris* (Nurminen, 1979; Rørslett, 1991), что подтверждается нашими исследованиями для озер Архангельской области.

В озерах Северной Европы большинство макрофитов предпочитает воды низкой и средней минерализации от 200 до 500 мг/л (Murphy, 2002). В наших исследованиях выявлено, что многие макрофиты могут обитать в водах повышенной минерализации до 1000 и даже более мг/л, что характерно для карстовых озер заповедника Пинежский. Но большое число видов макрофитов эврибионтны к фактору минерализации, что особенно касается гелофита – *Phragmites australis*, проективное покрытие которого и встречаемость остаются высокими при любой минерализации вод.

К растениям мягких вод можно отнести виды, обитающие в водах озер с общей минерализацией от 0–200 мг/л: *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*, образующих сообщества в озерах Скандинавии (Murphy, 2002). В Северной Европе к озерам с мягкой водой тяготеют нимфейные – *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Nuphar lutea*, *N. pumila*. Однако, как показы-



**Рис. 3.** Соотношение числа видов разных экологических групп из озер Архангельской области с озерами других регионов: а) Архангельская область, б) Республика Коми, в) Республика Карелия, д) Смоленская область (средняя полоса России), е) Северная Европа (лесная зона), ф) юг Финляндии.

**Fig. 3.** The ratio of the number of species of different ecological groups in the lakes of the Arkhangelsk Region to the lakes of other regions: a) Arkhangelsk Region, b) Komi Republic, c) Republic of Karelia, d) Smolensk Region (Central Russia), e) North Europe (forest zone), f) South Finland.

вают наши исследования, представители рода *Nuphar* обычны на мелководьях карстовых озер Пинежского заповедника с повышенной минерализацией вод – Першковское, Кумичево, т.е. по сути, являются эврибионтными к фактору минерализации. В эвтрофных озерах с повышением минерализации увеличивается покрытие рясковых, а также *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides* (Rørslett, 1991; Murphy, 2002), что наблюдалось в Порженском и Долгом озерах. Однако наибольшее разнообразие макрофитов наблюдалось в широких диапазонах минерализации озерных вод – 1–500 мг/л – 22 вида и 1–1020 мг/л – 24, что также согласуется с данными для озер Швеции,

где наибольшее разнообразие макрофитов наблюдалось в озерах с величиной электропроводности<sup>3</sup> – 34–1103  $\mu\text{Scm}^{-1}$ .

Одним из основных факторов, влияющих на видовое богатство озер, является pH (Iversen, 1929; Rørslett, 1991). Среднее число видов в олиготрофных озерах с заболоченным водосбором: Большое Выгозеро, Саргозеро и Железное с pH воды ниже 7.0 ед., оказалось равно 18, но в озерах с pH 7.0 и выше достигает 30. Предполагается, что в кислых озерах флора, как правило, бедна

<sup>3</sup>Электропроводность воды – величина, очень тесно связанная с общей минерализацией, с понижением минерализации электропроводность также уменьшается.

(Rørslett, 1991), но закисление среды само по себе не может являться фактором, полностью угнетающим все макрофиты, так как существуют индифферентные виды, которые хорошо развиваются при низкой рН, в наших исследованиях это многие гигрогелофиты — *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustris*, ряд гигрофитов — *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton gramineus*, *P. natans* и некоторые гелофиты — *Sparganium angustifolium*, *S. emersum*. Хорошо переносят кислую среду такие мхи как *Fontinalis antipyretica*, *F. dalecarlica*, *F. hypnoides*, *Sphagnum flexuosum*, *S. riparium*, *Warnstorfia fluitans*.

Все виды харовых водорослей отмечены только в водах с рН не ниже 7.0, т.е. являются нейтрофильными — *Chara virgata*, *Nitella flexilis*, *N. opaca*, нейтро-алкалофильными — *Chara strigosa*, *C. aspera* и алкалофильными, как *C. subspinosa*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Озера особо охраняемых природных территорий Архангельской области отличаются по происхождению, минерализации вод, величине рН, что способствует различию видового состава их растительности. Нами проанализировано распределение 94 видов макрофитов в 18 озерах заповедных территорий Архангельской области. Из них 72 вида сосудистых растений, 16 видов мхов и 7 видов водорослей. Видовое богатство озер соответствует закономерности, отраженной во введении данной статьи — “Видовой состав макрофитов зависит от трофического статуса озер и повышается от озер с ультраолиготрофным статусом к озерам с эвтрофным статусом”.

Из проанализированных экологических групп макрофитов зоны литорали озер на “ядро” водной флоры озер, в которое объединены истинно водные растения — гидрофиты, приходится 37 видов сосудистых растений. Из них чаще встречаются: *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia*, *Sparganium angustifolium*, *Potamogeton natans*, *Potamogeton lucens*, *Myriophyllum sibiricum*.

По фактору общей минерализации воды большинство видов макрофитов (54) тяготеют к водам с низкой и средней минерализацией. Лишь 12 видов отмечены только в карстовых озерах с повышенной и высокой минерализацией вод, а наиболее специфичны для вод с такой минерализацией: *Ranunculus kauffmannii*, *Eleocharis quinqueflora*, *Stuckenia pectinata*, *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Chara aspera*, обнаруженные и в прибрежных водах Белого моря (Moseev, Sergienko, 2016; Nurminen, 1979; Rørslett, 1991). Эти виды можно принять как индикаторы высокоминерализованных водоемов для севера Восточно-Европейской равнины.

Изменчивость рН в водах озер обычно небольшая, в среднем от 7.0 до 8.0. Анализ по фактору рН показывает, что большинство макрофитов являются обитателями вод с реакцией среды, близкой к нейтральной, от 7.0 до 7.5 или нейтрофилами — 31 вид и нейтро-алкалифилами — 27 видов, обитающими в условиях с рН от 7.0 до 8.0. Индифферентны по отношению к рН 12 видов сосудистых растений из разных экологических групп по отношению к водной среде обитания и 2 вида водных мхов.

Меньше других видов зависят от общей минерализации вод и рН: *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Eloдея canadensis*, *Fontinalis antipyretica*, *F. hypnoides*, *Lemna minor*, *Menyanthes trifoliata*, *Myriophyllum sibiricum*, *Nuphar lutea*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. friesii*, *Utricularia vulgaris*, *Warnstorfia fluitans*, на что указывает их широкий спектр обитания в озерах разного происхождения, трофического статуса и степени минерализации на территории Архангельской области.

Для видов олиготрофных озер, тяготеющих к мягким водам с минерализацией от 0 до 200 мг/л, эвтрофикация, ведущая к повышению минерализации, может представлять угрозу для развития. К ним относятся и охраняемые в России — *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Lobelia dortmanna*, поэтому показатели общей минерализации и рН воды должны быть приоритетными при наблюдении за качеством вод в озерах, где они обитают.

В настоящее время степень изученности растений-макрофитов и их сообществ в озерах Архангельской области невелика и включает в основном природоохранные территории. Только дальнейшее изучение водной флоры области позволит детально оценить влияние экологических факторов среды на макрофиты, дать более широкие обоснования для внесения видов водных растений под охрану и определения их охранных статусов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alyokin] Алейкин О.А. 1970. Основы гидрохимии. Л. 444 с.
- Arts H.P.G. 2002. Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. — *Aquatic Botany*. 73: 373–393. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00031-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00031-1)
- [Bayanov] Баянов Н.Г. 1998. Озера Пинежского заповедника. — Изв. РАН. Серия географическая. 2: 113–120.
- [Bayanov, Kuznetsova] Баянов Н.Г., Кузнецова М.А. 1997. Гидробиологическая характеристика озер Пинежского заповедника. — Наземные и водные экосистемы. Сб. научных трудов. Нижний Новгород. С. 64–73.

- [Borisova et al.] Борисова Е.А., Шилов М.П., Щербачев А.В., Курганов А.А. 2013. Флора озер Савинского района Ярославской области. — Бюллетень Брянского отделения РБО. 2 (2): 20–27.
- [Chemeris] Чемерис Е.В. 2004. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск. 158 с.
- [Chemeris, Bobrov] Чемерис Е.В., Бобров А.А. 2020. Продуктивность рдестов (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Potamogetonaceae*) в реках севера Европейской России. — Водные ресурсы. 47 (1): 114–120. <https://doi.org/10.31857/S0321059620010198>
- [Chupakova] Чупакова А.В. 2007. По заповедным озерам (Гидробиотические исследования в Пинежском государственном заповеднике). — В сб.: Биоразнообразие, охрана и рациональное использование ресурсов севера. Матер. XI Перфильевских научн. чтений. Архангельск. С. 183–188.
- [Dvoryankin] Дворянкин Г.А. 2016. Рыбы Кенозерского национального парка. Архангельск. 100 с.
- [Egorova] Егорова Т.В. 1999. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб, Сент-Луис. 772 с.
- [Glushenkov] Глушенков О.В. 2015. Водная флора и синтаксономический состав водной растительности некоторых озер Национального парка “Онежское Поморье”. — Научные труды Государственного природного заповедника “Присурский”. Чебоксары. 3: 102–112.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 10 March 2022.
- Hellsten S.K. 2002. Aquatic macrophytes as indicators of water-level regulation in Northern Finland. — Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen. 28 (2): 601–606. <https://doi.org/10.1080/03680770.2001.11901786>
- Hunter J.D. 2007. Matplotlib: A 2D Graphics Environment. — Computing in Science and Engineering. 9 (3): 90–95. <https://doi.org/>. 55 <https://doi.org/10.1109/MCSE.2007>
- Iversen J. 1929. Studien über die pH-Verhältnisse dänischer Gewässer und ihren Einfluss auf die Hydrophyten-Vegetation — Bot. Tidsskr. 40 (4): 277–333.
- [Kokryatskaya et al.] Кокрятская Н.М., Забелина С.А., Саввичев А.С., Морева О.Ю., Воробьева Т.Я. 2012. Сезонные биогеохимические и микробиологические исследования малых озер таежной зоны северо-запада России (Архангельская область). — Водные ресурсы. Сер. Качество и охрана вод, экологические аспекты. 39 (1): 78–91.
- [Kravchenko] Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. 2007. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН Редакционно-издательский отдел. 404 с.
- [Moseev] Мосеев Д.С. 2020. Распространение высших макрофитов антропогенных местообитаний в естественных водоемах Архангельской области. — В. сб.: Гидробиотика — 2020. Материалы IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам. Борок. С. 119–120.
- [Moseev, Bragin] Мосеев Д.С., Брагин А.В. 2018. Макрофиты зоны литорали озер в карстовых ландшафтах Пинежского заповедника и их роль в жизни водоплавающих птиц. — В сб.: Труды Архангельского центра РГО. Вып. 6: сборник научных статей. Архангельск. С. 295–304.
- [Moseev, Drovkina] Мосеев Д.С., Дровкина С.И. 2017. К водной флоре сосудистых растений озер национального парка “Кенозерский” (Архангельская область). — Бот. журн. 102 (12): 1633–1649. <https://doi.org/10.1134/S0006813617120043>
- [Moseev, Sergienko] Мосеев Д.С., Сергиенко Л.А. 2016. Растительный покров осолоняемых приливных устьев малых рек юго-востока Двинского залива Белого моря. — Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. Серия Биологические науки. 155 (2): 25–38.
- [Moseev et al.] Мосеев Д.С., Крашенинников А.В., Брагин А.В., Лохов А.С. 2021a. Пространственная структура растительности крупных озер Онежского полуострова (на примере озер Мураканское и Большое Выгозеро). — Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 95 (98): 41–51. <https://doi.org/10.47021/0320-3557-2021-41-5>
- [Moseev et al.] Мосеев Д.С., Сергиенко Л.А., Лещев А.В., Брагин А.В., Романов Р.Е., Чуракова Е.Ю. 2021b. Редкие растительные сообщества озер и эстуариев рек Архангельской области. — *Turczaninowia*. 24 (3): 138–162. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.11>
- Murphy K.J. 2002. Plant communities and plant diversities in soft — water lakes of northern Europe. — *Aquatic Botany*. 73: 325–350. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00028-1)
- [Nauchno...] Научно-прикладной справочник по климату СССР. Архангельская и Вологодская области, Коми АССР. Кн. 1. Многолетние данные. Серия 3. Ч. 1–6. 1989. Вып. 1. Л. 484 с.
- [Naumenko et al.] Науменко М.А., Севастьянов Д.В., Дудакова Д.С., Дудаков М.О., Родионова Н.В., Протопопова Е.В. 2017. Озеро Большое Выгозеро: первые ландшафтно-лимнологические исследования на Онежском полуострове Белого моря. — Географический вестник. Серия: Гидрология. 41 (2): 43–57. <https://doi.org/10.17072/2079-7877-2017-2-43-57>
- Nurminen L. 1979. Macrophyte species composition reflecting water quality changes in adjacent water bodies of lake Hiidenvesi, SW Finland. — *Ann. Not. Fennici*. 40: 199–208.
- [Papchenkov] Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль. 200 с.
- [Protokol...] Протокол заседания совета по редким и находящимся под угрозой исчезновения животным, растениям и иным организмам на территории Архангельской области. Архангельск. № 8. От 20 апреля 2021 г.
- [Rasporov] Распопов И.М. 1985. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л. 200 с.

- Raspopov I.M., Andronikova I.N., Dotsenko O.N., Kurashov E.A., Letanskaya G.I., Rychkova M.A., Tchernykh O.A., Vorontsov F.F., Panov V.E., Teshlsh I.V. 1996. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation. — *Hydrobiologia*. 322 (1–3): 39–47. <https://doi.org/10.1007/BF00031803>
- [Razumovskaya et al.] Разумовская А.В., Кучеров И.Б., Пучнина Л.В. 2011. Сосудистые растения национального парка “Кенозерский” (Аннотированный список видов). Северодвинск. 162 с.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for Statistical.
- [Red...] Красная книга Архангельской области. 2008. Архангельск. 351 с.
- [Red...] Красная книга Архангельской области. 2020. Архангельск. 478 с.
- [Red... Russian Federation...] Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Repkina et al.] Репкина Т.Ю., Кублицкий Ю.А., Леонтьев П.А., Зарецкая Н.Е., Беличенко А.Е., Романенко Ф.А., Шилова О.С., Перетрухина А.О., Щербаков Д.А., Яковлева А.П. 2019. Озера Летнего берега Белого моря: механизмы и хронология изоляции. — В кн.: География: развитие науки и образования. Т. I. Коллективная монография по материалам ежегодной Всероссийской с междунар. участием науч.-практ. конф. LXXII Герценовские чтения. СПб. С. 337–342.
- Rørslett B. 1991. Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes. — *Aquatic Botany*. 39 (1–2): 173–193. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90031-Y](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90031-Y)
- [Salazkin] Салазкин А.А. 1976. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биопродуктивная характеристика. Известия ГосНИОРХ. Т. 108. 191 с.
- [Shcherbakov] Щербаков А.В., Панасенко Н.Н., Любезнова Н.В. 2018. Список сосудистых растений Брянской области — Фиторазнообразии Восточной Европы. XII (2): 128–137. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10015>
- [Shcherbakov et al.] Щербаков А.В., Решетникова Н.М., Нестерова Н.И. 2015. Конспект флоры сосудистых растений Северо-запада Смоленской области. — Фиторазнообразии Восточной Европы. IX (2): 4–31.
- [Shirokova et al.] Широкова Л.С., Чупаков А.В., Кокрятская Н.М., Титова К.В., Климов С.И., Забелина С.А., Морева О.Ю., Воробьева Т.Я., Покровский О.С. 2020. Многолетняя изменчивость малых озер юга Архангельской области под влиянием природных и антропогенных факторов (на примере Ротковецких озер). — В сб.: Глобальные проблемы Арктики и Антарктики. Сб. научных материалов Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 90-летию со дня рождения акад. Николая Павловича Лаверова. С. 614–619.
- [Sviridenko] Свириденко Б.Ф. 2000. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск. 196 с.
- Szankowski M., Klosowski S. 1996. Habitat variability of the phytocoenoses of Isoeto-Lobelietum in Poland. — *Fragmenta Floristica et Geobotanica*. 41: 255–267.
- Szmeja J. 1987. The structure of a population of *Lobelia dortmanna* L. along gradient of increasing depth in an oligotrophic lake. — *Aquatic Botany*. 28: 1–13. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(87\)90052-0](https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90052-0)
- [Tetryuk] Тетерюк Б.Ю. 2008. Водная и прибрежно-водная растительность озера Донты (Республика Коми). — *Раст. России*. 4: 76–96. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2008.12.76>
- [Tetryuk] Тетерюк Б.Ю. 2012. Редкие растительные сообщества древних озер европейского северо-востока России. — *Теоретическая и прикладная экология*. 2: 105–111.
- The Plant List. [2022]. URL: [www.theplantlist.org/](http://www.theplantlist.org/) (Дата обращения 20.12.2022)
- Toivonen H., Huttunen P. 1995. Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland. — *Aquatic Botany*. 51 (3–4): 197–221. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00458-C](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00458-C)
- [Vekhov] Вехов Н.В. 1994. Макрофиты озер северной части национального парка “Кенозерский” и прилегающих территорий. — *География и природные ресурсы*. 4: 95–103.
- [Vekhov] Вехов Н.В. 1998. Флора озер Кенозерского национального парка и их переувлажненных побережий (Архангельская область). — *Бот. журн.* 83 (11): 93–106.
- [Vekhov] Вехов Н.В. 2000. Гидрофильные растения южной части Кенозерского национального парка (Архангельская обл.). — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 4: 69–74.
- [Zinovieva, Durnikin] Зиновьева А.Е., Дурникин Д.А. 2012. Влияние активной реакции воды pH на распределение водных и прибрежно-водных растений в водоемах юга Обь-Иртышского междуречья. — *Известия Алтайского гос. ун-та*. 3–2 (75): 21–24.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при материальной поддержке со стороны администраций ФГБУ “Национальный парк “Кенозерский” и ФГБУ заповедник “Пинежский”, а также при поддержке гранта № 02/2021-Р ВОО “Русское географическое общество” “Белое море – Ворота в Арктику. Загадки пернатых мигрантов”. Авторы благодарят за помощь в определении видов водных сосудистых растений к.б.н., ведущего научного сотрудника лаборатории ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем Института леса КарНЦ РАН Алексея Васильевича Кравченко, за помощь в определении водных мхов к.б.н., старшего научного сотрудника лаборатории биоресурсов и этнографии Института биогеографии и генетических ресурсов ФИЦКИА им. Н.П. Лаверова РАН Елену Юрьевну Чуракову, за помощь в определении водорослей к.б.н., старшего научного сотрудника лаборатории альгологии БИН РАН им. В.Л. Комарова Романова Романа Евгеньевича.

## MACROPHYTES OF THE LITTORAL ZONE IN LAKES OF SPECIALLY PROTECTED NATURAL AREAS OF THE ARKHANGELSK REGION

D. S. Moseev<sup>a,#</sup>, T. A. Parinova<sup>b,##</sup>, A. G. Volkov<sup>b</sup>,  
A. V. Bragin<sup>c</sup>, and L. A. Sergienko<sup>d</sup>

<sup>a</sup>*Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences  
Nachimovsky Ave., 36, Moscow, 117997, Russia*

<sup>b</sup>*Lomonosov Northern (Arctic) Federal University  
Severnaya Dvina Emb., 17, Arkhangelsk, 163002, Russia*

<sup>c</sup>*FSBI "National Park "Kenozersky"  
Severnaya Dvina Emb., 78, Arkhangelsk, 163001, Russia*

<sup>d</sup>*Petrozavodsk State University, Institute of Biology, Ecology of Agricultural Technologies  
Lenin Str., 33, Petrozavodsk, 185910, Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: viking029@yandex.ru*

<sup>##</sup>*e-mail: t.parinova@narfu.ru*

The article analyzes distribution of 94 species of aquatic plants in 18 lakes, different in size, origin, trophic status, hydrological and hydrochemical conditions. Macrophytes and their communities were studied in 11 large and small lakes in the Kenozersky National Park, in 2 large lakes in the Onezhskoye Pomorye National Park, and in 5 small lakes in the Pinezhsky State Nature Reserve. The eutrophic lake Porzhenskoye in the Kenozersky National Park stands out with the greatest species number, 52 species. Fewer species of macrophytes were identified in oligotrophic lakes. It is shown that the majority of aquatic plants of the Arkhangelsk Region inhabit narrow range from low to medium total dissolved solids – 54 species. Eurybiont species, occurring in a large range of total dissolved solids from 1 to 1020 mg/l, show a great species diversity – 24 species. Only 11 species tend to grow in karst lakes with elevated level of total dissolved solids from 500 to 1020 mg/l – vascular plants: *Ranunculus kauffmannii*, *Eleocharis acicularis*, *E. quinqueflora*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton obtusifolius*, *Stuckenia pectinata*, *Sparganium hyperboreum*; mosses: *Calliergon cordifolium*, *Scorpidium scorpioides*; algae: *Chara aspera*, *C. subspinoso*. The majority of species in the lakes of specially protected natural areas of the Arkhangelsk Region, growing in a narrow water pH range, are neutrophytes – 31 and neutro-alkalophytes – 27. Thirteen protected species of macrophytes were discovered in the flora of lakes in the Arkhangelsk Region – *Chara aspera*, *C. strigosa*, *C. subspinoso*, *C. virgata*, *Fissidens fontanus*, *Fontinalis dalecarlica*, *F. hypnoides*, *Isoetes echinospora*, *I. lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Sparganium gramineum*.

**Keywords:** Arkhangelsk Region, aquatic plants, pH, lakes, total dissolved solids, protected species

### ACKNOWLEDGEMENTS

The work was supported financially by the administrations of the Federal State Budget Institution "Kenozero National Park" and the Federal State Budgetary Institution "Pinezhsky Nature Reserve", as well as the grant No. 02/2021-R "The White Sea – Gateway to the Arctic. Mysteries of feathered migrants" from the All-Russian Public Organization "Russian Geographical Society".

The authors thank Aleksey Vasilyevich Kravchenko, Candidate of Biological Sciences, leading researcher at the Laboratory of Landscape Ecology and Protection of Forest Ecosystems of the Forest Institute of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, for help in identifying aquatic vascular plant species; Elena Yurievna Churakova, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher at the Laboratory of Bio-Resources and Ethnography of the Institute of Biogeography and Genetic Resources of the N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, for help in identifying aquatic mosses; Roman Evgenievich Romanov, Senior Researcher at the Laboratory of

Algology of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, for assistance in identifying algae.

### REFERENCES

- Alyokin O.A. 1970. Fundamentals of hydrochemistry. Leningrad. 444 p. (In Russ.).
- Arts H.P.G. 2002. Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. – *Aquatic Botany*. 73: 373–393. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00031-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00031-1)
- Bayanov N.G. 1998. Lakes of the Pinezhsky Nature Reserve. – *Izvestiya of the Russian Academy of Sciences. Geographical Series*. 2: 113–120 (In Russ.).
- Bayanov N.G., Kuznetsova M.A. 1997. Hydrobiological characteristics of the lakes of the Pinezhsky Reserve. – *Terrestrial and water ecosystems. Collection of scientific works. Nizhny Novgorod*. P. 64–73 (In Russ.).
- Borisova E.A., Shilov M.P., Shcherbakov A.V., Kurganov A.A. 2013. Lake flora of the Savino District of the Ivanovo Region. – *Bulletin of Bryansk dpt. of RBS*. 2 (2): 20–27 (In Russ.).

- Chemeris E.V. 2004. Vegetation cover of the source wetlands of the Upper Volga Region. Rybinsk. 158 p. (In Russ.).
- Chemeris E.V., Bobrov A.A. 2020. Production of pondweeds (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Potamogetonaceae*) in rivers in the North of European Russia. — *Water Resources*. 47 (1): 171–177 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0321059620010198>
- Chupakova A.V. 2007. On protected lakes (Hydrobotanical research in the Pinezhsky State Reserve). — Biodiversity, protection and rational use of northern resources. Proceedings XI Perilyev scientific readings. Arkhangelsk. P. 183–188 (In Russ.).
- Dvoryankin G.A. 2016. Fishes of the Kenozersky National Park. Arkhangelsk. 100 p. (In Russ.).
- Egorova T.V. 1999. Sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the former USSR). SPb, Saint Louis. 772 p. (In Russ.).
- Gigevich G.S., Vlasov B.P., Vynaev G.V. 2001. Recommendations for the protection and rational use of higher aquatic plants. Recommendations 0212.4-99. — Collection of regulatory documents on environmental issues. Minsk. 31: 18–78 (In Russ.).
- Glushenkov O.V. 2015. Aquatic flora and syntaxonomic composition of aquatic vegetation of some lakes of the Onega Pomorie National Park. — Scientific works of the Prisursky State Natural Reserve. 3 (1): 102–112 (In Russ.).
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 10 March 2022.
- Hellsten S.K. 2002. Aquatic macrophytes as indicators of water-level regulation in Northern Finland. — Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen. 28 (2): 601–606.  
<https://doi.org/10.1080/03680770.2001.11901786>
- Hunter J.D. 2007. Matplotlib: A 2D Graphics Environment. — *Computing in Science and Engineering*. 9 (3): 90–95.  
<https://doi.org/10.1109/MCSE.2007.55>
- Iversen J. 1929. Studien über die pH-Verhältnisse dänischer Gewässer und ihren Einfluss auf die Hydrophyten-Vegetation. — *Bot. Tidsskr.* 40 (4): 277–333.
- Kokryatskaya N.M., Zabelina S.A., Savvichev A.S., Moreva O.Yu., Vorobyova T.Ya. 2012. Seasonal biogeochemical and microbiological studies of small lakes in the taiga zone of northwestern Russia (Arkhangelsk Region). — *Water resources. Series "Water quality and protection, environmental aspects"*. 39 (1): 78–91 (In Russ.).
- Kravchenko A.V. 2007. A compendium of Karelian flora (vascular plant). Petrozavodsk. 404 p. (In Russ.).
- Moseev D.S. Distribution of higher macrophytes of anthropogenic habitats in natural water bodies of the Arkhangelsk Region. — Proceedings of IX International scientific conference on aquatic macrophytes Hydrobotany 2020, Borok, Russia, 17–21 October, 2020. P. 119–120 (In Russ.).
- Moseev D.S., Bragin A.V. 2018. Macrophytes of the littoral zone of lakes in the karst landscapes of the Pinezhsky Nature Reserve, and their role in the life of waterfowl. — Proceedings of the Arkhangelsk Center of the Russian Geographical Society: collection of scientific articles. Iss. 6. Arkhangelsk. P. 295–304 (In Russ.).
- Moseev D.S., Drovnina S.I. 2017. To the aquatic flora of vascular plants of the lakes located in the Kenozersky National Park (Arkhangelsk Region). — *Bot. Zhurn.* 102 (12): 1633–1649 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813617120043>
- Moseev D.S., Sergienko L.A. 2016. Vegetation cover of salinized tidal estuaries of small rivers in the southeast of the Dvina Bay of the White Sea. — *Scientific notes of the Petrozavodsk State University. Series Biological Science*. 2 (155): 25–38 (In Russ.).
- Moseev D.S., Krashennikov A.V., Bragin A.V., Lokhov A.S. 2021. Spatial structure of vegetation of large lakes of the Onega Peninsula (On the example of Murakhanskoe and Bolshoe Vygozero lakes). — *Transactions of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*. 95 (98): 41–51 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.47021/0320-3557-2021-41-51>
- Moseev D.S., Sergienko L.A., Leshchev A.V., Bragin A.V., Romanov R.E., Churakova E.Yu. Rare plant communities of lakes and river estuaries of the Arkhangelsk Region. — *Turczaninowia*. 24 (3): 138–162 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.11>
- Murphy K.J. 2002. Plant communities and plant diversities in soft – water lakes of northern Europe. — *Aquatic Botany*. 73: 325–350.  
[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00028-1)
- Nauchno-prikladnoy spravochnik po klimatu SSSR. Arkhangel'skaya i Vologodskaya oblasti, Komi ASSR. Kn. 1. Mnogoletniye dannyye. Seriya 3. CH. 1–6. 1989. Vyp. 1. L. 484 s. [Scientific and applied guide to the climate of the USSR. Arkhangelsk and Vologda regions, Komi ASSR. Book 1. Multiyear data. 1989. Ser. 3. Parts 1–6. Vol. 1. Leningrad. 484 p.] (In Russ.).
- Naumenko M.A., Sevast'yanov D.V., Dudakova D.S., Dudakov M.O., Rodionova N.V., Protopopova E.V. 2017. Lake Bolshoe Vygozero: the first landscape-limnological studies on the Onega Peninsula of the White Sea. — *Geographical Bulletin. Series "Hydrology"*. 41 (2): 43–57 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.17072/2079-7877-2017-2-43-57>
- Nurminen L. 1979. Macrophyte species composition reflecting water quality changes in adjacent water bodies of lake Hiidenvesi, SW Finland. — *Ann. Not. Fennici*. 40: 199–208.
- Papchenkov V.G. 2001. Vegetation cover of water bodies and streams of the Middle Volga Region. Yaroslavl: International University of business and new technologies. 200 p. (In Russ.).
- Protokol of the meeting of the council for rare and endangered animals, plants and other organisms in the Arkhangelsk Region. Arkhangelsk. No. 8. April 20, 2021 (In Russ.).
- Raspopov I.M. 1985. Higher aquatic vegetation of large lakes of the North-West of the USSR. Leningrad. 200 p. (In Russ.).
- Raspopov I.M., Andronikova I.N., Dotsenko O.N., Kurashov E.A., Letanskaya G.I., Rychkova M.A., Tchernykh O.A., Vorontsov F.F., Panov V.E., Telesh I.V. 1996. Littoral zone of Lake Ladoga: ecological state evaluation. — *Hydrobiologia*. 322 (1–3): 39–47 (In Russ.).

- Russ.).  
<https://doi.org/10.1007/BF00031803>
- Razumovskaya A.V., Kucherov I.B., Puchnina L.V. 2011. Vascular plants of the Kenozersky National Park (Annotated list of species). Severodvinsk. 162 p. (In Russ.).
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for Statistical.
- Red Data Book of the Arkhangelsk Region. 2008. Arkhangelsk. 351 p. (In Russ.).
- Red Data Book of the Arkhangelsk Region. 2020. Arkhangelsk. 478 p. (In Russ.).
- Red Data Book of Russian Federation (plant and fungi). 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Repkina T.Yu., Kublitskiy Y.A., Leontev P.A., Zaretskaya N.E., Belichenko A.E., Romanenko F.A., Shilova O.S., Peretrukhina A.O., Sherbakov D.A., Yakovleva A.P. 2019. Lakes of Letniy (Summer) coast of the White Sea: Mechanism and chronology of isolation. Preliminary data. – Collective monograph on the materials of annual All-Russian with the international participation, Scientific-Practical Conference LXXII Herzen readings 18–21 April 2019, devoted to the 150 anniversary since the birth of V.L. Komarov, to the 135 anniversary since the birth of P.V. Gurevich, to the 90 anniversary since the birth of V.S. Zhekulin. St.-Peterburg. P. 337–342 (In Russ.).
- Rørslett B. 1991. Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes. – Aquatic Botany. 39 (1–2): 173–193.  
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90031-Y](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90031-Y)
- Salazkin A.A. 1976. Main types of lakes in the humid zone of the USSR and their bioproductive characteristics. – Izvestia GosNIORKh. Vol. 108. 191 p. (In Russ.).
- Shcherbakov A.V., Panasenko N.N., Luybeznova N.V. 2018. Checklist of vascular aquatic plants of Bryansk Region. – Phytodiversity of Eastern Europe. XII (2): 128–137 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10015>
- Shcherbakov A.V., Reshetnikova N.M., Nesterova N.M. 2015. Summary of flora of aquatic vascular plants in the North-West of Smolensk Region. – Phytodiversity of Eastern Europe. IX (2): 4–31 (In Russ.).
- Shirokova L.S., Chupakov A.V., Kokryatskaya N.M., Titova K.V., Klimov S.I., Zabelina S.A., Moreva O.Yu., Vorobieva T.Ya., Pokrovsky O.S. 2020. Long-term variability of small lakes in the south of the Arkhangelsk Region under the influence of natural and anthropogenic factors (on the example of the Rotkovetsky lakes). – Global problems of the Arctic and Antarctic. Collection of scientific materials of the All-Russian Conference with international participation, dedicated to the 90th anniversary of the birth of Acad. Nikolay Pavlovich Laverov. P. 614–619 (In Russ.).
- Sviridenko B.F. 2000. Flora and vegetation of reservoirs of Northern Kazakhstan. Omsk. 196 p. (In Russ.).
- Szankowski M., Klosowski S. 1996. Habitat variability of the phytocoenoses of Isoeto-Lobelietum in Poland. – Fragmenta Floristica et Geobotanica. 41: 255–267.
- Szmeja J. 1987. The structure of a population of *Lobelia dortmanna* L. along gradient of increasing depth in an oligotrophic lake. – Aquatic Botany. 28: 1–13.  
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(87\)90052-0](https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90052-0)
- Teteryuk B.Yu. 2008. Aquatic and coastal aquatic vegetation of Lake Donty (Republic of Komi). – Vegetation of Russia. 4: 76–96 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31111/vegus/2008.12.76>
- Teteryuk B.Yu. 2012. Rare plant communities of ancient lakes in the European northeast of Russia. – Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2: 105–111 (In Russ.).
- The Plant List. Available at: <http://www.theplantlist.org/> (accessed 20.12.2022).
- Toivonen H., Huttunen P. 1995. Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland. – Aquatic Botany. 51 (3–4): 197–221.  
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00458-C](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00458-C)
- Vekhov N.V. 1994. Macrophytes of lakes in the northern part of the Kenozero National Park and its adjacent territories. – Geography and Natural Resources. 4: 95–103 (In Russ.).
- Vekhov N.V. 1998. Flora of lakes of the Kenozero National Park and its waterlogged coasts (Arkhangelsk Region). – Bot. Zhurn. 83 (11): 93–106 (In Russ.).
- Vekhov N.V. 2000. Hydrophilic plants in the southern part of the Kenozero National Park (Arkhangelsk Region). – Bull. Moscow Soc. Natur. Biol. Ser. 4: 69–74 (In Russ.).
- Zinovyeva A.E., Durnikin D.A. 2012. Effect of salinity and total hardness of water on the distribution of hydrophytes in the ecosystems (on an example of the water reservoirs of the south part of the Ob-Irtysh Interfluve). – Bulletin of the Altai State University. 3–1 (75): 33–36 (In Russ.).