

УДК 581.93

DOI: 10.24412/2072-8816-2021-15-3-5-38

## ФЛОРА МАКРОФИТОВ И ОСОБЕННОСТИ ЗАРАСТАНИЯ НЕКОТОРЫХ РЕЛИКТОВЫХ ОЗЕР КАМСКО-БАКАЛДИНСКОЙ ГРУППЫ БОЛОТ (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 Е.А. Беляков<sup>1\*</sup>, Э.В. Гарин<sup>1</sup>, О.В. Бирюкова<sup>2</sup>, А.А. Шестакова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
109, п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия  
\*e-mail: euganybeliakov@yandex.ru

<sup>2</sup> Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,  
пр. Гагарина, 23, Нижний Новгород, 603950. Россия

**Аннотация.** Изучен таксономический состав флоры макрофитов и особенности зарастания ряда озер (Большое и Малое Плотова, Безрыбное, Рябиновское и Красное), принадлежащих к Камско-Бакалдинской группе болот, располагающейся в Воротынском р-не Нижегородской обл. (междуречье рр. Керженец и Ветлуга). В работе приведен список макрофитов озер. Систематическая структура объединенной флоры макрофитов представлена 50 видами (в том числе одним гибридом *Sparganium* × *longifolium*) из 5 отделов, 7 классов, 18 порядков, 24 семейств и 33 родов. Число видов парциальных флор варьирует от 19 до 39. Проведен географический и экологический анализ списка флоры, охарактеризованы местообитания популяций водных растений (*Chara strigosa*, *Fontinalis dalecarlica*, *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Sparganium gramineum*, *Potamogeton praelongus* и *Caulinia flexilis*), охраняемых на региональном и государственном уровнях, южная граница ареала которых проходит по территории Нижегородской области. Предложен к охране на региональном уровне впервые обнаруженный на территории Нижегородской обл. (оз. Красное), крайне редкий в средних районах бореальной области вид – *Scorpidium scorpidioides*. На базе доминантно-детерминантной системы приведен продромус растительности озер, представленный 29 ассоциациями, 13 формациями, 5 группами формаций и 3 классами формаций, установлены типы зарастания озер. На основе имеющихся литературных данных показаны слабые изменения типов зарастания оз. Большое и Малое Плотова за последние 50 лет, вызванные естественными сукцессионными процессами.

**Ключевые слова:** водные растения, локальная флора, охраняемые природные территории, реликтовые и охраняемые виды.

**Поступила в редакцию:** 24.04.2021. **Принято к публикации:** 10.09.2021.

**Для цитирования:** Беляков Е.А., Гарин Э.В., Бирюкова О.В., Шестакова А.А. 2021. Флора макрофитов и особенности зарастания некоторых реликтовых озер Камско-Бакалдинской группы болот (Нижегородская область). — Фиторазнообразие Восточной Европы. 15(3): 5–38. DOI: 10.24412/2072-8816-2021-15-3-5-38

## ВВЕДЕНИЕ

Озера Большое и Малое Плотова, Безрыбное, Рябиновское (Рябинки) и Красное, входящие в систему Камско-Бакалдинской группы болот, являются памятниками природы (Bakka, Kiselyeva, 2009) и согласно «Конвенции о водно-болотных угодьях» с 13.09.1994 г., имеют международное значение как уникальный ландшафтный комплекс и место обитания редких видов живых организмов (Bakka, Bakka, 1998; Wetlands..., 2011–2021). Интерес к данным озерам вызван не только произрастанием там редких видов макроводорослей (Romanov et al., 2015; Viryukova et al., 2020), водных и прибрежно-водных растений, занесенных в Красные книги Нижегородской области и России (Bakka, Bakka, 1998; Bakka, Kiselyeva, 2009; Red..., 2008, 2017; Viryukova et al., 2020), но и их древностью (ранний голоцен либо рубеж голоцена-плейстоцена), а также сходством происхождения (палеотермокарстовые) (Astashin et al., 2012, 2019). Особого внимания во флористическом и фитоценотическом аспекте заслуживают озера, где ранее были отмечены представители рода *Isoetes* (Red..., 2008) и ряд других видов, охраняемых на региональном уровне и уровне Российской Федерации. Как известно, виды рода *Isoetes*, *Chara strigosa*, *Caulinia flexilis* и *Sparganium gramineum* характеризуются узкой экологической амплитудой и высокой требовательностью к чистоте воды (Martynenko et al., 2003; Petushkova, Dementieva, 2008; Red..., 2008; Romanov et al., 2014; Belyakov, Lapirova, 2018; Kupryjanowicz et al., 2018; Glazunov, Nikolaenko, 2019 и др.).

Несмотря на большое значение озер Камско-Бакалдинской системы, сведения о флоре этих водоемов в литературе довольно скудны (Nikitina, 1971, 1972; Bakka, Bakka, 1998; Bakanina et al., 2001; Баянов, 2002), а растительность отдельных озер (оз. Малое и Большое Плотова, Красное) изучена лишь на уровне формаций и ассоциаций (Nikitina, 1971, 1972; Bakanina et al., 2001).

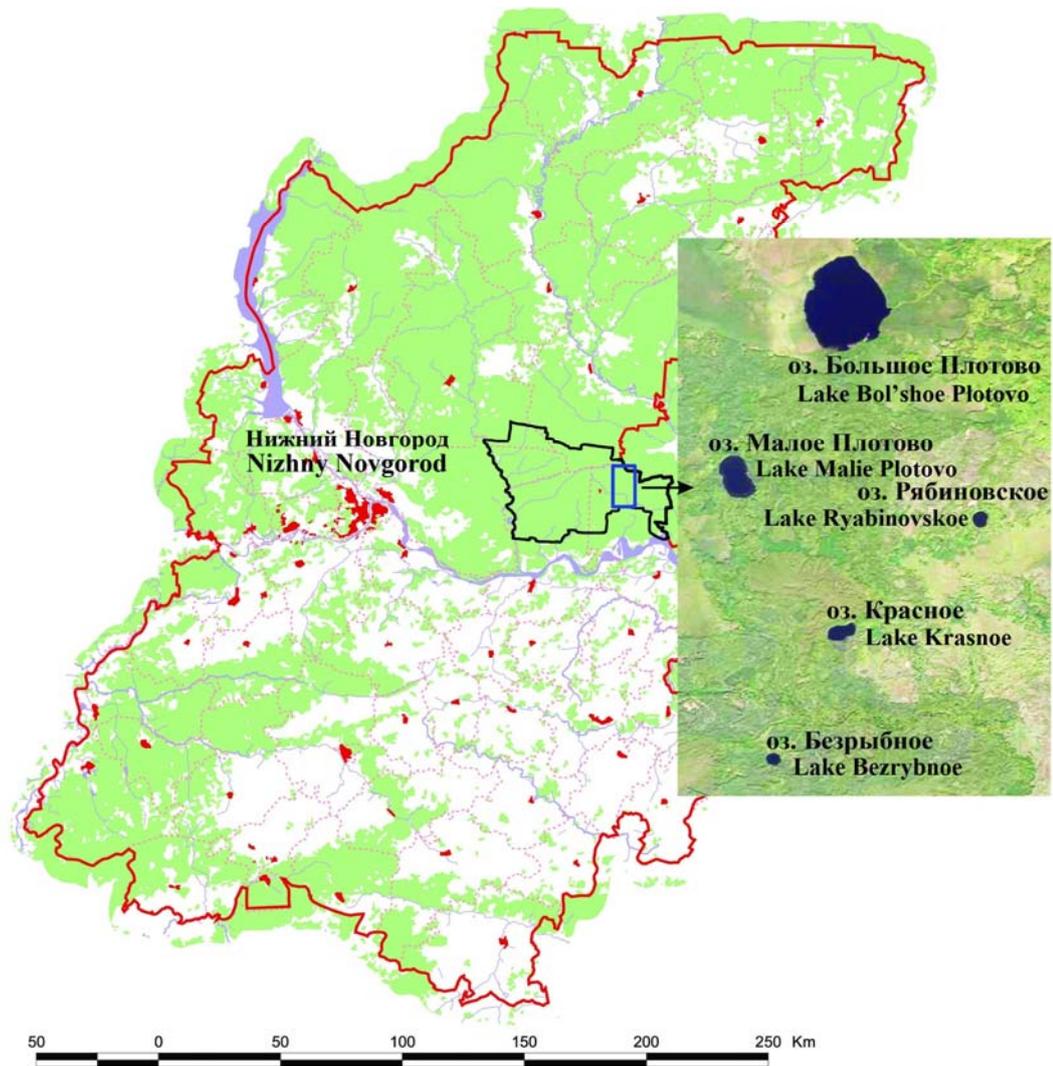
Целью данной работы является изучение современного состояния водной флоры и растительности озер (Малое и Большое Плотова, Красное, Рябиновское и Безрыбное), а также изучение и выявление популяций охраняемых видов и условий их произрастания.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на пяти озерах Воротынского р-на Нижегородской обл. – Большое и Малое Плотова, Безрыбное, Рябиновское и Красное (рис. 1) в августе – сентябре 2018 г.

Водоемы располагаются в левобережье р. Волги (междуречье рр. Керженец и Ветлуга) в Керженецко-Людновском борово-болотном подрайоне района темнохвойных лесов (Averkiev, 1954) в пределах III и IV надпойменных террас р. Волга, которые представляют собой «...долинные зандры, обладающие типичным, обработанным ветром, мелко всхолмленным бугристо-гривистым рельефом перигляциально-аллювиальных равнин с шеренгами дюн, котловинами выдувания, майтугами, озерами и эпилимнами...» (Astashin et al., 2012, с. 118).

**Краткие сведения об озерах.** Оз. Большое Плотова располагается внутри Платовского болотного массива. Оно округлой формы, берега, большей частью, низкие, торфянистые, в южной части озера берега пологие, грунты песчаные. Оз. Малое Плотова находится в северо-восточной окраине болота Камско-Осиновые Котлы недалеко от западной окраины болота Платовское. Озеро имеет округло-овальную форму (вытянуто с северо-запада на юго-восток). Берега торфянистые, в северной части развита сплавина, в южной и юго-восточной части песчаные. Донные отложения на  $\frac{1}{4}$  площади представлены сапропелем.



**Рис. 1.** Расположение исследованных водоемов на территории Камско-Бакалдинской группы болот. Условные обозначения: — граница Нижегородской области; — граница Камско-Бакалдинской группы болот; ● — точки проведения исследований.

**Fig. 1.** Location of the studied waterbodies on the territory of the Kama-Bakaldino mires. Symbols: — border of the Nizhny Novgorod oblast; — border of the Kama-Bakaldino mires; ● — points of research.

Оз. Красное своими северным и западным берегами примыкает к болоту Рябиновское. Имеет неправильную каплевидную форму (вытянуто с северо-востока на юго-запад). Берега низкие, в западной части заболоченные, поэтому здесь преобладают торфянистые грунты, в восточной части озера – песчаные или песчаные с наилком грунты. Оз. Безрыбное окружено сосняком, местами заболоченным. Имеет округлую форму с заболоченной береговой линией. В северо-восточной части озера преобладают песчаные грунты, переходящие в торфянистые донные отложения. В северной, южной, западной и юго-западной частях озера преобладают торфянистые грунты. Указанные водоемы бессточны. Оз. Рябиновское (Рябинки) находится в северной части болота Рябиновское. Озеро имеет почковидную форму, слабо вытянуто с севера на юг. Берега окружены топкой торфянистой сплавиной, заросшей тростником и осоками. Дно торфянистое. Из озера вытекает ручей Рябиновский, впадающий в р. Дорогуча. Сведения о площади водного зеркала озер (Bakanina et al., 2001), максимальной

глубине (Astashin et al., 2012) и трофическому статусу (Вауанов, 2002) указаны в табл. 1.

**Таблица 1.** Некоторые гидрографические, гидрофизические и гидрохимические характеристики вод исследованных озер

**Table 1.** Some hydrographic, hydrophysical and hydrochemical characteristics of the waters of the studied lakes

Озеро Lake	S <sub>в.</sub> , га S <sub>в.</sub> , ha	H <sub>max</sub> , м H <sub>max</sub> , m	TS	Tr, м* Tr, m	pH*	ЕС, мкСм/см* EC, μS	T <sub>нов. слоя</sub> , °С* T <sub>surface layer</sub> , °C
Большое Плотово Bol'shoe Plotovo	252.0	13.7	OM	1.2	4.8–4.9	15–16	19.0–19.8
Малое Плотово Maloye Plotovo	50.4	17.7	OM	2.2	7.3–7.5	25–28	19.6–20.1
Красное Krasnoe	17.1	29.7	OM	4.1	7.3–7.6	29–32	20.1–20.4
Рябиновское Ryabinovskoe	8.8	27.2	–	3.1	7.3–7.5	60–64	20.3–21.2
Безрыбное Bezrybnoe	6.6	14.0	–	3.2	7.3–7.4	16–17	18.5–19.0

Примечание: \* – данные авторов; S<sub>в.</sub> – площадь водного зеркала; H<sub>max</sub> – максимальная глубина; Tr – прозрачность; TS – трофический статус водоема (OM – олиго-мезотрофное); ЕС – электропроводность; T<sub>нов. слоя</sub> – температура поверхностного слоя воды.

Note: \* – author's data; S<sub>в.</sub> – water mirror area; H<sub>max</sub> – maximum depth; TS – trophic status (OM – oligo-mesotrophic, D – dystrophic); Tr – transparency; EC – conductivity; T<sub>surface layer</sub> – water surface layer temperature.

Гидрофизические и гидрохимические характеристики воды (температуру, электропроводность и pH) измеряли при помощи портативного анализатора Combo HI 98129 (Hanna instruments, Германия), прозрачность воды оценивали диском Секки. Исследованные озера характеризуются низкой минерализацией и близким к нейтральному значению pH, за исключением оз. Большое Плотово (табл. 1). Последнее указывает на то, что не все озера, располагающиеся в заволжской части Нижегородской области, обладают низкими значениями pH (Вауанов, 2002). Озера Красное, Рябиновское и Безрыбное отличаются большей прозрачностью воды по сравнению с оз. Большое и Малое Плотово. Это может быть обусловлено большим объемом гуминовых веществ, поступающих в озера из граничащих с ними верховых болот.

Растительный покров озер изучали маршрутным методом с использованием весельной лодки и путем обхода водоема вдоль береговой линии. При работе учитывали таксономический состав флоры сосудистых растений озер, отмечали глубину произрастания и характер грунта (Katanskaya, 1981; Papchenkov, 2001). В списки флоры вносили водные и прибрежно-водные виды растений. Латинские названия сосудистых растений приведены в соответствии со сводкой П.Ф. Маевского (Mayevskiy, 2014), дополненной поздними таксономическими обработками (Christenhusz, Chase, 2014; Chase et al., 2016; Emadzade et al., 2010; Hao et al., 2004). Номенклатура харовых водорослей приведена в соответствии с монографией харовых Германии (Armlauchteralgen..., 2016), мохообразных – мохообразных по М.С. Игнатову с соавт. (Ignatov et al., 2006). Таксономический и экологический анализ флоры,

характеристика широтных и долготных элементов выполнены в соответствии с рекомендациями В.Г. Папченкова (Papchenkov, 2001). Сходство озер анализировали при помощи построения дендрограммы, выполненной на основе матрицы коэффициентов флористического сходства П. Жаккара (Jaccard, 1901) с использованием программного пакета Statistica 12. Аннотированный список сосудистых растений составлен на основе системы APG IV по ранее предложенной схеме (Garin, 2016). Внутри семейств таксоны расположены в алфавитном порядке. В списке растений исследованных озер, в скобках, рядом с каждым указанным таксоном, обозначены водоемы, в которых тот или иной таксон был обнаружен (БП – оз. Большое Плотово, МП – оз. Малое Плотово; К – оз. Красное; Р – оз. Рябиновское; Б – оз. Безрыбное). Геоботанические описания сообществ макрофитов проводили на пробных площадках (размером не менее 3 м<sup>2</sup>) с использованием доминантно-детерминантного похода (Papchenkov, 2001). При этом отмечали тип, экологические особенности местообитания (тип грунта, глубину воды), составляли список видов, указывая их обилие/покрытие и фенологическую фазу. Всего нами выполнено 47 описаний растительных сообществ.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Анализ флоры макрофитов озер.** Список обнаруженных нами видов водных растений исследованных озер:

- |   |   |
|---|---|
| <p>Отдел Charophyta<br/>Класс Charophyceae</p> <p><b>Characeae</b></p> <p>1. <i>Chara strigosa</i> A. Baun (МП, К, Р)</p> <p>2. <i>C. virgata</i> Kütz. (МП, Р)</p> <p>Отдел Bryophyta<br/>Класс Sphagnopsida</p> <p><b>Sphagnaceae</b></p> <p>3. <i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm. (БП)</p> <p>4. <i>S. platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst. (Б)</p> <p>Класс Bryopsida</p> <p><b>Fontinalaceae</b></p> <p>5. <i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw. (Б)</p> <p>6. <i>F. dalecarlica</i> Bruch et al. (БП, МП)</p> <p><b>Calliergonaceae</b></p> <p>7. <i>Warnstorfia exannulata</i> (Bruch et al.) Loeske (МП, К, Б)</p> <p>8. <i>W. fluitans</i> (Hedw.) Loeske (МП)</p> <p><b>Scorpidiaceae</b></p> <p>9. <i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr. (К)</p> <p>Отдел Lycoperidiophyta<br/>Класс Isoëtopsida</p> <p><b>Isoëtaceae</b></p> <p>10. <i>I. echinospora</i> Durieu (БП, МП, К)</p> <p>11. <i>Isoëtes lacustris</i> L. (БП, МП)</p> <p>Отдел Polypodiophyta<br/>Класс Equisetopsida</p> | <p><b>Equisetaceae</b></p> <p>12. <i>Equisetum fluviatile</i> L. (К, Р)</p> <p>Класс Polypodiopsida</p> <p><b>Thelypteridaceae</b></p> <p>13. <i>Thelypteris palustris</i> Schott (БП, МП, К, Р, Б)</p> <p>Отдел Spermatophyta<br/>Класс Magnoliopsida</p> <p><b>Nymphaeaceae</b></p> <p>14. <i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm. (БП, МП, К, Р, Б)</p> <p>15. <i>Nymphaea candida</i> C. Presl (МП, К, Р)</p> <p><b>Potamogetonaceae</b></p> <p>16. <i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieber (МП, К, Р, Б)</p> <p>17. <i>P. natans</i> L. (МП, К, Б)</p> <p>18. <i>P. perfoliatus</i> L. (МП)</p> <p>19. <i>P. praelongus</i> Wulfen (Р)</p> <p><b>Hydrocharitaceae</b></p> <p>20. <i>Caulinia flexilis</i> Willd. (К)</p> <p>21. <i>Elodea canadensis</i> Michx. (МП, К, Р)</p> <p><b>Alismataceae</b></p> <p>22. <i>Alisma plantago-aquatica</i> L. (Б)</p> <p>23. <i>Sagittaria sagittifolia</i> L. (МП, К, Б)</p> <p><b>Araceae</b></p> <p>24. <i>Calla palustris</i> L. (БП, МП, К, Р, Б)</p> <p>25. <i>Lemna minor</i> L. (БП, МП, К, Р)</p> <p><b>Poaceae</b></p> <p>26. <i>Agrostis stolonifera</i> L. (МП, Р)</p> <p>27. <i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br. (БП, МП)</p> |
|---|---|

28. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (БП, МП, К, Р, Б)

**Typhaceae**

29. *Sparganium emersum* Rehmman (P)

30. *S. gramineum* Georgi (МП, К, Б)

31. *S. × longifolium* Turcz. ex Ledeb. (МП, Б)

32. *Typha latifolia* L. (БП, МП, К, Р, Б)

**Cyperaceae**

33. *Carex acuta* L. (БП, МП, К, Б)

34. *C. pseudocyperus* L. (P)

35. *C. rostrata* Stokes (БП, МП, К, Р, Б)

36. *C. vesicaria* L. (БП, МП, К)

37. *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. (К)

38. *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla (P)

**Ceratophyllaceae**

39. *Ceratophyllum demersum* L. (МП)

**Ranunculaceae**

40. *Caltha palustris* L. (БП, МП)

41. *Ranunculus lingua* L. (МП)

42. *R. reptans* L. (МП)

**Rosaceae**

43. *Comarum palustre* L. (БП, МП, К, Р, Б)

**Lythraceae**

44. *Lythrum salicaria* L. (МП)

**Polygonaceae**

45. *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre (БП, МП)

**Primulaceae**

46. *Lysimachia thyrsiflora* L. (БП, МП, К, Р, Б)

**Lentibulariaceae**

47. *Utricularia intermedia* Hayne (МП)

48. *U. minor* L. (МП, К)

49. *U. vulgaris* L. (БП, МП)

**Menyanthaceae**

50. *Menyanthes trifoliata* L. (БП, МП, К, Р, Б)

Систематическая структура объединенной флоры водных сосудистых растений озер представлена 50 видами (в том числе одним гибридом) из 5 отделов, 7 классов, 18 порядков, 24 семейств и 33 родов. Сведения по систематической структуре отдельных озер, представлены в табл. 2. Наиболее богато во флористическом отношении олиго-мезотрофное оз. Малое Плотово.

**Таблица 2.** Систематическая структура флоры макрофитов исследованных озер  
**Table 2.** Systematic structure of the flora of vascular plants of the studied lakes

Озеро Lake	Число отделов Number of divisions	Число классов Number of classes	Число порядков Number of orders	Число Семейств Number of families	Число родов Number of genus	Число видов Number of species
Большое Плотово Bol'shoe Plotovo	5	5	13	15	17	20
Малое Плотово Maloe Plotovo	5	5	16	21	28	39
Красное Krasnoe	5	6	14	18	23	25
Рябиновское Ryabinovskoe	3	4	10	13	18	21
Безрыбное Bezrybnoe	4	4	11	14	16	19

Ведущая роль в сложении растительного покрова озер принадлежит видам, относящимся к порядку Poales Small. Второе место в оз. Малое Плотово занимает порядок Lamiales Bromhead, в то время как в оз. Красное, Рябиновское и Безрыбное – порядок Alismatales Dumort. В числе ведущих семейств в объединенной флоре озер

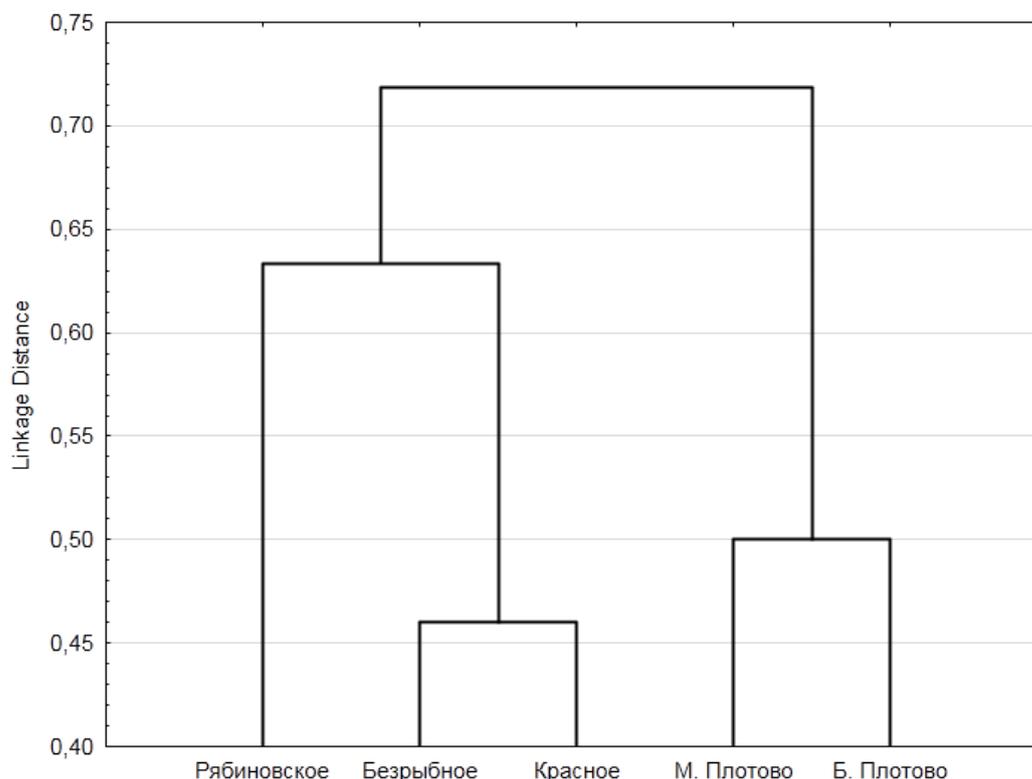
отмечены Cyperaceae Juss., Potamogetonaceae Rchb. и Typhaceae Juss. Между тем, большее число таксонов, обнаруженных во флоре оз. Большое и Малое Плотово, Красное и Рябиновское принадлежит сем. Cyperaceae, в то время как в оз. Безрыбное – сем. Typhaceae Juss.

Анализ флористического сходства исследованных озер, выполненный на основе матрицы коэффициентов флористического сходства П. Жаккара показал, что парциальные флоры озер дифференцируются на два кластера (рис. 2). Первый – образован озерами Рябиновское, Безрыбное и Красное. При этом, Безрыбное и Красное отличаются наибольшим сходством видового состава. Их объединяют не только некоторые гидрофизические и гидрохимические характеристики (табл. 1), но и специфика береговой линии, которая представлена не только наличием небольшого прибрежного мелководья с песчаным дном, но и низкими торфянистыми берегами. Различие этих двух водоемов во флористическом отношении, обусловлено, главным образом, отсутствием в оз. Безрыбное ряда гидрофитов, например, таких как *Chara strigosa*, *Isoëtes echinospora*, *Caulinia flexilis*, *Elodea canadensis*. Оз. Рябиновское отличается большим, чем в других исследованных водоемах, показателем электропроводности. Оно однообразно по типу береговой линии – окружено кольцом топкой сплавины, грунты – минеральные. Глубина у берега достигает 2.0 м, что снижает потенциальную возможность зарастания водоема, даже несмотря на высокую прозрачность воды. Оз. Рябиновское, также как и оз. Безрыбное, отличается от остальных исследованных водоемов приблизительно одинаковым соотношением гидрофитов и гигрогелофитов в составе их флоры. Оз. Малое и Большое Плотово образуют второй кластер (рис. 2). Они сходны по показателю трофности водоема, характеру береговой линии (имеется небольшое песчаное мелководье, сплавины и обрывистые торфянистые берега), но в то же время сильно различаются по показателю рН, прозрачности воды и электропроводности. Так, оз. Большое Плотово (в отличие от оз. Малое Плотово) характеризуется более низкими значениями рН и прозрачности воды, а также резко нарастающими глубинами и достаточно большой площадью самого водоема (табл. 1). Последнее может способствовать формированию волн, тем самым снижая эффективность укоренения водных растений. Все это, по нашему мнению, является решающим фактором в формировании низкого флористического разнообразия (в отличие от всех остальных водоемов) оз. Большое Плотово. Озера Большое и Малое Плотово сходны по произрастанию здесь *Isoëtes echinospora* и *I. lacustris* и ряда других видов, например, кубышки желтой, пузырчатки большой, ряски малой и др.

В региональном отношении, в структуре объединенной флоры водных растений преобладают голарктический, плюрирегиональный и евроазиатский элементы (49.0%, 22.4% и 18.3%, соответственно), в зональном – плюризональные (59.2%). Доля остальных элементов флоры не превышает 2.0–8.1%. В локальных флорах озер, в региональном отношении, преобладает голарктический элемент (от 46.0 до 66.7%). При этом, евросевероамериканский элемент флоры отсутствует в озерах Красное, Рябиновское и Безрыбное. В широтном отношении, в локальных флорах озер преобладает плюризональный элемент (от 51.0 до 71.4%). Арктобореальные элементы флоры не выявлены в оз. Малое и Большое Плотово, Рябиновское, арктосубмеридиональный – в оз. Большое Плотово и Рябиновское, арктотемперантный – в оз. Большое Плотово, Красное, Рябиновское и Безрыбное, бореальный элемент – в оз. Красное, Рябиновское и Безрыбное.

Для экологического анализа гидротопических групп объединенной флоры водных растений характерно преобладание гидрофитов (52.0%) (табл. 3). Гигрогелофиты занимают второе место (30.0%). Третье место характерно для гелофитов (18%). Между тем, на уровне локальных флор такая расстановка экологических типов характерна только для двух озер – Малое Плотово и Красное (табл. 3). В озерах Большое Плотово

и Рябиновское, число гигрогелофитов на 1–2 превышает число гидрофитов, в то время как в оз. Безрыбное эти две группы находятся в равном соотношении.



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства исследованных озер основе матрицы коэффициентов флористического сходства П. Жаккара.

**Fig. 2.** Dendrogram of similarity of the studied lakes based on the matrix of coefficients of floral similarity of P. Jaccard.

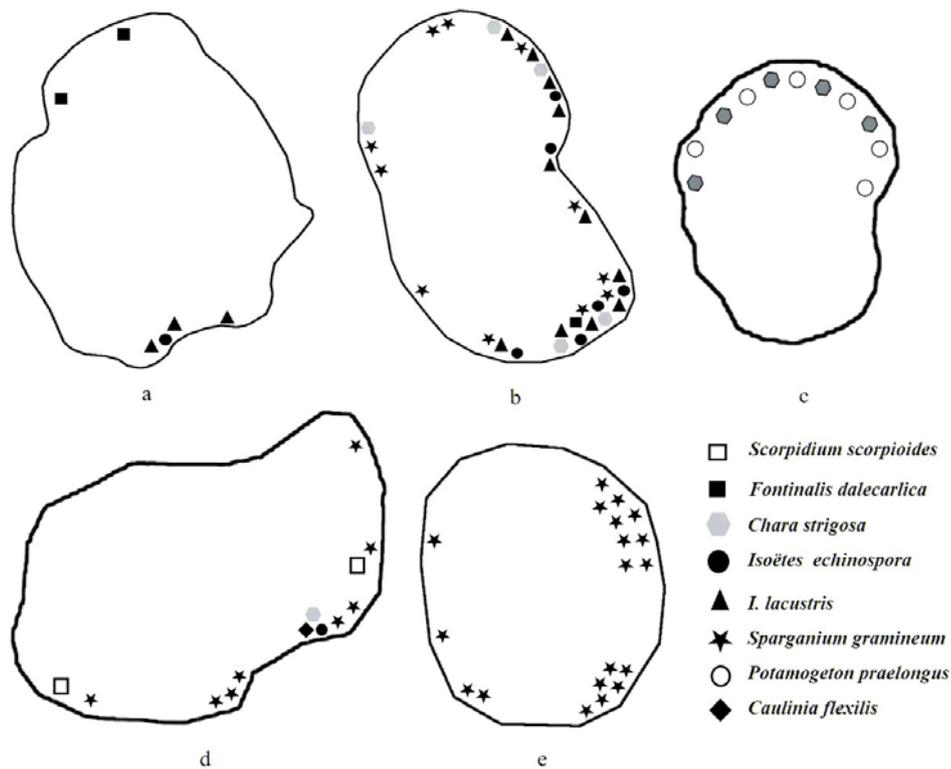
**Таблица 3.** Спектр экологических групп флор сосудистых растений исследованных озер

**Table 3.** Spectrum of ecological groups of flora of vascular plants of the studied lakes

Экологические группы Ecological group	Число видов Number of species					Общее число видов Total number of species
	Оз. Большое Плотово Lake Bol'shoe Plotovo	Оз. Малое Плотово Lake Maloe Plotovo	Оз. Красное Lake Krasnoe	Оз. Рябиновское Lake Ryabinovskoe	Оз. Безрыбное Lake Bezrybnoe	
Гидрофит Hydrophyte	8	20	13	8	7	26
Гелофиты Helophyte	2	4	5	4	5	9
Гигрогелофит Hyrogelophyte	10	15	7	9	7	15

**Сведения о местных популяциях охраняемых и адвентивных видов.** Как уже отмечалось выше, среди редких и охраняемых видов в озерах отмечены *Isoetes lacustris*,

*I. echinospora*, *Sparganium gramineum*, *Potamogeton praelongus* и *Caulinia flexilis*, а также макрофитная водоросль *Chara strigosa* и два вида мхов – *Fontinalis dalecarlica* и подлежащий внесению в Красную книгу Нижегородской обл. *Scorpidium scorpioides*. Места локализации популяций этих видов растений показаны на рис. 3.



**Рис. 3.** Распределение редких видов сосудистых растений по акватории исследованных озер: а – оз. Большое Плотово; б – оз. Малое Плотово; с – оз. Рябиновское; д – оз. Красное; е – оз. Безрыбное.

**Fig. 3.** Distribution of rare species of vascular plants in the water area of the studied lakes: а – Bolshoe Plotovo; б – Maloe Plotovo; с – Ryabinovskoe; д – Krasnoe; е – Bezrybnoe.

*Chara strigosa* произрастает в оз. Мал. Плотово, Рябиновское и Красное. В оз. Малое Плотово и Рябиновское (рис. 3б, с) вид образует сообщества с примесью *Chara virgata*. В оз. Малое Плотово вид отмечен на торфянистых грунтах на глубинах до 1.5 м, либо на песчаных – в прибрежных зарослях тростника на глубине до 0.3–0.4 м. Наиболее плотные заросли, с проективным покрытием до 100%, сосредоточены в северо-восточной части озера. В виде небольших пятен (до 40–50 см в диаметре) *C. strigosa* распространена вдоль юго-восточного, южного и северо-западного берегов озера. В оз. Красное этот вид отмечен у юго-восточного берега (рис. 3д). Здесь он формирует плотные заросли, площадью около 2 м<sup>2</sup>, на песчаном грунте, на глубине 0.3–0.4 м. В северной части оз. Рябиновское (на торфянистых грунтах и глубине до 2.0 м) *C. strigosa* произрастает в виде небольших пятен, диаметром до 30 см; мощных зарослей не формирует.

*Scorpidium scorpioides* отмечен в юго-западной и юго-восточной частях оз. Красное (рис. 3д) на глубине 1.5–2.0 м, на торфянистых грунтах. Совместно с *Warnstorfia exannulata* местами формирует нижний ярус сообществ макрофитов со 100% проективным покрытием. *Fontinalis dalecarlica* отмечен вдоль северного и северо-западного берегов оз. Большое Плотово и юго-восточного берега – на оз. Малое Плотово в виде немногочисленных побегов, произрастающих на торфянистом грунте, глубина 1.5–2.0 м (рис. 3а, б).

*Isoetes lacustris* и *I. echinospora* совместно произрастают на небольшом участке слабо-заросшего мелководья (глубина 0.2–0.4 м; грунт песчаный), расположенного в южной части оз. Большое Плотово (рис. 3а). По нашим подсчетам, число особей колеблется от 2 до 5 на 1 м<sup>2</sup>, в то время как площадь места произрастания полушников составляет около 1.5 тыс. м<sup>2</sup>. Оба вида так же встречаются и на оз. Малое Плотово (рис. 3б). При этом наиболее широко распространенным здесь является *I. lacustris*, произрастающий вдоль южного, юго-западного, восточного, северо- и юго-восточного берегов (глубина 0.1–1.0 м; грунты песчаный, песчаный с наилком, преимущественно торфянистый; рис. 3). Вдоль северо-восточного берега озера, на глубине около 1 м (грунт торфянистый), формирует полосу (с включениями растений *I. echinospora* и *Ranunculus reptans*) длиной около 150 м и шириной от 3 до 5 м, местами с проективным покрытием до 70–90%.

У восточного берега оз. Красное, в зарослях *Chara strigosa*, на глубине 0.3–0.4 м (грунт песчаный с тонким наилком), на площади около 3 м<sup>2</sup>, были обнаружены единичные, сильно угнетенные растения *I. echinospora* и *Caulinia flexilis* (рис. 3д). При этом растения *Caulinia flexilis* на 2–3 см возвышались над *Chara strigosa*. Всего было обнаружено 6 не ветвящихся растений *Caulinia* (длиной 10–15 см) с единичными, хорошо развитыми плодами. Растения *I. echinospora* находились в стадии спороношения.

Популяция *Potamogeton praelongus* на оз. Рябиновское представлена в виде немногочисленных компактных клонов (на площадь 10 м<sup>2</sup> отмечено от 2 до 4 сильно разветвленных побегов), создающих разреженную полосу (длиной 350 м и шириной от 5 до 10 м) вдоль северной части береговой линии (рис. 3с). Вид произрастает на глубине 2.0–2.5 м.

*Sparganium gramineum* распространен на оз. Малое Плотово, Красное и Безрыбное. Вдоль береговой линии озер он встречается в виде мелких и крупных пятен. На оз. Малое Плотово *S. gramineum* зафиксирован на глубинах от 0.5 до 1.2 м (грунты – песчаный с наилком или торфянистый; рис. 3б). Две наибольшие по размерам куртины (до 10–15 м<sup>2</sup>) сосредоточены на этом озере вдоль южного берега, в то время как в западной, южной и восточной частях – встречаются куртины, не превышающие площади 1–3 м<sup>2</sup>. На оз. Красное *S. gramineum* зарегистрирован на глубинах от 0.3–0.6 до 1.5–2.0 м (грунты – песчаный с наилком, торфянистый). Две наиболее крупных группировки, площадью 6 и 12 м<sup>2</sup>, располагаются вдоль южного и восточного берегов (рис. 3д). В западной части озера отмечены лишь единичные побеги. На оз. Безрыбное вид произрастает на глубинах 1.0–2.0 м (грунты – заиленный песок, торфянистый), образуя куртины, площадью от 9 до 16 м<sup>2</sup>, расположенные вдоль западного, северо-западного и северо-восточного берегов (рис. 3е).

К адвентивным видам, произрастающим в оз. Малое Плотово, Красное и Рябиновское, относится лишь один – *Elodea canadensis*. При исследовании озер нами обнаружен один гибрид – *Sparganium* × *longifolium* Turcz. ex Ledeb. (*S. emersum* Rehmman × *S. gramineum* Georgi). Последний был отмечен нами в западной части оз. М. Плотово на глубине 0.9–1.2 м (грунт торфянистый); площадь группировки – порядка 8 м<sup>2</sup>. В юго-восточной части оз. Безрыбное в схожих условиях (на глубине до 1 м) также нами обнаружен данный гибрид, популяция которого занимала площадь около 6 м<sup>2</sup>.

**Растительность и особенности зарастания.** Прогноз растительности исследованных озер представлен 29 ассоциациями, 13 формациями, 5 группами формаций, 3 классами формаций и двумя группами классов. Для каждой ассоциации указано: общее проективное покрытие (ОПП), глубина произрастания, характер грунта, структура с перечислением видов-доминантов и содоминантов с указанием их проективного покрытия.

**Водная растительность – Aquiphytosa**

**А. Группа классов настоящая водная растительность – Aquiphytosa genuina**

**І. Класс формаций настоящая водная (гидрофитная) растительность – Aquiphytosa genuina**

**Группа формаций укореняющихся погруженных в воду гидрофитов – Aquiherbosa genuina submersa radicans**

**Формация полушника озерного – Isoëteta lacustris:**

**Асс. Isoëtetum lacustris** (табл. 4). ОПП – 93%; 0.5–0.7 м; грунт песчаный с наилком. Одноярусная: доминант – *Isoëtes lacustris* (83%), сопутствующие – *Isoëtes echinospora* (10%) и *Ranunculus reptans* L. (менее 1%);

**Асс. Potameto natantis-Isoëtetum lacustris** (табл. 4). ОПП – 45%; 0.5–0.8 м; грунт торфянистый. Двухъярусная: верхний – содоминант *Potamogeton natans* L. (20%) и сопутствующий вид *Nymphaea candida* (до 3%); нижний ярус – *Isoëtes lacustris* (35%).

**Асс. Ranunculeto reptantis-Isoëtetum lacustris** (табл. 4). ОПП – 85%; 0.7–1,0 м; грунт песчаный. Одноярусная: доминанты – *Isoëtes lacustris* (70%) и *Ranunculus reptans* (20%);

**Асс. Sparganieto graminei-Isoëtetum lacustris** (табл. 4). ОПП – 100%; 0.5 м; грунт песчаный с наилком. Трехъярусная: верхний – содоминант *Sparganium gramineum* (20%) и *Nymphaea candida* C. Presl (5%); средний – *Potamogeton perfoliatus* L. (2%); нижний – *Isoëtes lacustris* (80%) и *I. echinospora* (3%).

**Таблица 4.** Описания ассоциаций, входящих в состав формации полушника озерного – *Isoëteta lacustris*

**Table 4.** Descriptions of the associations that make up the *Isoëteta lacustris* formation

Ассоциация Association	Isoëtetum lacustris	Potameto natantis- Isoëtetum lacustris	Ranunculeto reptantis-Isoëtetum lacustris	Sparganieto graminei- Isoëtetum lacustris
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
Озеро Lake	М. Плотова			
Площадь описания, м Description area, m	4×4	4×4	2×2	2×4
Тип грунта Type of soil	песчаный с наилком	торфянистый	песчаный	песчаный с наилком
Глубина воды, м Water depth, m	0.5–0.7	0.5–0.8	0.7–1.0	0.5
ОПП, % General projective cover, %	93%	45%	85%	100%
Число видов в сообществе Number of species in the community	3	4	2	5

Продолжение таблицы 4

1	2	3	4	5
<i>Elodea canadensis</i>		3%		
<i>Isoëtes lacustris</i>	83%	35%	70%	80%
<i>I. echinospora</i>	10%			3%
<i>Nymphaea candida</i>		3%		5%
<i>Potamogeton natans</i>		20%		
<i>P. perfoliatus</i>				2%
<i>Ranunculus reptans</i>	+		20%	
<i>Sparganium gramineum</i>				20%

**Формация лютика стелющегося – *Ranunculeta reptantis*:**

**Асс. *Isoëteto lacustris-Ranunculeum reptantis*** (табл. 5). ОПП – 40%; 0.5 м; грунт песчаный. Одноярусная: доминант *Ranunculus reptans* (38%), сопутствующий – *Isoëtes lacustris* (5%).

**Формация рдеста Берхтольда – *Potameta berchtoldii*:**

**Асс. *Potameto natantis-Potametum berchtoldii*** (табл. 5). ОПП – 42%; 2.5 м; грунт торфянистый. Двухъярусная: верхний – содоминант *Potamogeton natans* (30%) и *Nuphar lutea* (L.) Sm. (10%), нижний – *Potamogeton berchtoldii* Fieber (30%).

**Формация рдеста пронзеннолистного – *Potameta perfoliati*:**

**Асс. *Potametum perfoliati purum*** (табл. 5). ОПП – 65%; 1.5–2.0 м; грунт торфянистый с песчаным основанием. Одноярусная: чистая группировка *Potamogeton perfoliatus* (65 %).

**Таблица 5.** Описания ассоциаций, входящих в состав формаций лютика стелющегося – *Ranunculeta reptantis*, рдеста Берхтольда – *Potameta berchtoldii* и рдеста пронзеннолистного – *Potameta perfoliati*.

**Table 5.** Descriptions of the associations of the *Ranunculeta reptantis*, *Potameta berchtoldii*, and *Potameta perfoliati* formations

Формация Formation	<i>Ranunculeta reptantis</i>	<i>Potameta berchtoldii</i>	<i>Potameta perfoliati</i>
1	2	3	4
Ассоциация Association	<i>Isoëteto lacustris- Ranunculeum reptantis</i>	<i>Potameto natantis- Potametum berchtoldii</i>	<i>Potametum perfoliati purum</i>
Озеро Lake	М. Плотова	Безрыбное	Красное
Площадь описания, м Description area, m	2×2	4×4	2×3
Тип грунта Type of soil	песчаный	торфянистый	торфянистый с песчаным основанием
Глубина воды, м Water depth, m	0.5	2.5	1.5–2.0
ОПП, % General projective cover, %	40	42	65

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4
Число видов Number of species in the community	2	3	1
<i>Isoëtes lacustris</i>	5%		
<i>Nuphar lutea</i>		10%	
<i>Potamogeton berchtoldii</i>		30%	
<i>P. natans</i>		15%	
<i>P. perfoliatus</i>			65%
<i>Ranunculus reptans</i>	38%		

**Группа формаций укореняющихся гидрофитов с плавающими на поверхности воды листьями – *Aquiherbosa genuina radicans foliis natantibu***

**Формация рдеста плавающего – *Potameta natantis*:**

**Асс. *Potametum natantis purum*** (табл. 6). ОПП – 15–75%; 2.0–3.0 м; грунт торфянистый. Одноярусная: чистые заросли *Potamogeton natans* (15 и 75%).

**Асс. *Chareto strigosae-Potametum natantis*** (табл. 6). ОПП – 100%; 0.9 м; грунт торфянистый. Двухъярусная: верхний – *Potamogeton natans* (25%), второй – *Chara strigosa* A. Braun. (100%).

**Таблица 6.** Описания ассоциаций, входящих в состав формации рдеста плавающего – *Potameta natantis*

**Table 6.** Descriptions of the associations that make up the *Potameta natantis* formation

Ассоциация Association	<i>Potametum natantis purum</i>		<i>Chareto strigosae- Potametum natantis</i>
Озеро Lake	Красное	Безрыбное	М. Плотово
Площадь описания, м Description area, m	2×2	2×2	2×2
Тип грунта Type of soil	торфянистый		
Глубина воды, м Water depth, m	2.0	2.5–3.0	0.9
ОПП, % General projective cover, %	75	15	100
Число видов Number of species in the community	1	1	2
<i>Chara strigosa</i>			100%
<i>Potamogeton natans</i>	75%	15%	25%

**Формация кубышки желтой – Nupharetum luteae:**

**Асс. Nupharetum luteae purum** (табл. 7). ОПП – 25–35%; 0.5–1.5 м; грунт торфянистый или торфянистый с песчаным основанием. Одноярусная: *Nuphar lutea* (25–35%).

**Асс. Heteroherboso-Nupharetum luteae** (табл. 7). ОПП – 35%; 0.5 м; грунт торфянистый с песчаным основанием. Двухъярусная: верхний – *Equisetum fluviatile* L. (3%), нижний – доминант и диагностический вид *Nuphar lutea* (20%), сопутствующие *Nymphaea candida* (5%) и *Sparganium gramineum* (2%).

**Асс. Hypnomusceto-Nupharetum luteae** (табл. 8) ОПП – 35–40%; 1.5–2.0 м; грунт торфянистый или заиленный песок. Двухъярусная: верхний – доминант и диагностический вид *Nuphar lutea* (38–40%). Нижний ярус образован мхами (от 15 до 80–100%): в оз. Красное его образуют *Warnstorfia exannulata* (Bruch et al.) Loeske и *Scorpidium scorpidioides*; в оз. Безрыбное – *W. exannulata* (Bruch et al.) Loeske, *Sphagnum platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.) Warnst. и *Fontinalis antipyretica* Hedw.

**Асс. Potameto natantis-Nupharetum luteae** (табл. 8). ОПП – 45%; 1.5 м; грунт торфянистый. Одноярусная: диагностический и доминантный *Nuphar lutea* (35%) и содоминант *Potamogeton natans* (15%).

**Асс. Sparganieto graminei-Nupharetum luteae** (табл. 9). ОПП – 40–70%; 0.5–1.5 м, грунт торфянистый. Двухъярусная: верхний – единично *Sagittaria sagittifolia* (до 2%) или *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (30%), второй – доминант и диагностический *Nuphar lutea* (35–45%), содоминант *Sparganium gramineum* (10–35%), сопутствующие *Nymphaea candida* (5%) и *Utricularia intermedia* Hayne (менее 1%).

**Таблица 7.** Описания ассоциаций *Nupharetum luteae purum* и *Heteroherboso-Nupharetum luteae*, входящих в состав формации кубышки желтой – *Nupharetum luteae*

**Table 7.** Descriptions of the associations of *Nupharetum luteae purum* and *Heteroherboso-Nupharetum luteae*, which are part of the *Nupharetum luteae* formation

Ассоциация Association	<i>Nupharetum luteae purum</i>		<i>Heteroherboso-Nupharetum luteae</i>	
	Б. ПЛОТОВО		Красное	
Озеро Lake	Б. ПЛОТОВО		Красное	
Площадь описания, м Description area, m	4×4	4×4	4×4	4×4
Тип грунта Type of soil	песчаный с наилком		торфянистый с песчаным основанием	
Глубина воды, м Water depth, m	0.6–1.0	0.5–1.0	1.5	0.5
ОПП, % General projective cover, %	35	30	25	35
Число видов Number of species in the community	1	1	1	4
<i>Equisetum fluviatile</i>				3%
<i>Nuphar lutea</i>	35%	30%	25%	20%
<i>Nymphaea candida</i>				5%
<i>Sparganium gramineum</i>				2%

**Таблица 8.** Описания ассоциаций *Nupnomusceto-Nupharetum luteae* и *Potameto natantis-Nupharetum luteae*, входящих в состав формации кубышки желтой – *Nupharetum luteae*  
**Table 8.** Descriptions of the *Nupnomusceto-Nupharetum luteae* and *Potameto natantis-Nupharetum luteae* associations of the *Nupharetum luteae* formation

Ассоциация Association	<i>Nupnomusceto-Nupharetum luteae</i>			<i>Potameto natantis-Nupharetum luteae</i>
Озеро Lake	Красное	Безрыбное		Красное
Площадь описания, % Description area, m	1×5	4×4	2×2	2×2
Тип грунта Type of soil	торфянистый	заиленный песок	торфянистый	торфянистый
Глубина воды, м Water depth, m	1.5–2.0	1.3–1.5	1.5	1.5
ОПП, % General projective cover,%	40	100	100	45
Число видов Number of species in the community	2	2	2	2
<i>Nuphar lutea</i>	38%	40%	35%	35%
<i>Potamogeton natans</i>				15%
Водные мхи Water mosses	15%	80%	100%	

**Таблица 9.** Описания ассоциации *Sparganieto graminei-Nupharetum luteae* формации кубышки желтой – *Nupharetum luteae*  
**Table 9.** Descriptions of the *Sparganieto graminei-Nupharetum luteae* association of the *Nupharetum luteae* formation

Ассоциация Association	<i>Sparganieto graminei-Nupharetum luteae</i>	
Озеро Lake	Красное	М. Плотова
Площадь описания, % Description area, m	3×3	4×4
Тип грунта Type of soil	торфянистый	торфянистый
Глубина воды, м Water depth, m	1.5	0.5
ОПП, % General projective cover, %	40	70
Число видов Number of species in the community	3	5
<i>Nuphar lutea</i>	35%	45%
<i>Nymphaea candida</i>		5%
<i>Phragmites australis</i>	3%	
<i>Sagittaria sagittifolia</i>		2%
<i>Sparganium gramineum</i>	10%	35%
<i>Utricularia intermedia</i>		+

**Формация кувшинки чисто-белой – *Nymphaeeta candidae*:**

**Асс. *Potameto praelongus-Nymphaeetum candidae*** (табл. 10). ОПП – 43%; 2.0 м; грунт торфянистый. Двухъярусная: верхний – доминант и диагностический *Nymphaea candida* (40%), нижний – содоминант *Potamogeton praelongus* (8%).

**Асс. *Chareto strigosae-Nymphaeetum candidae*** (табл. 10). ОПП – 40%; 1.5 м; грунт торфянистый. Двухъярусная: верхний – доминант и диагностический *Nymphaea candida* (ПП 15%), сопутствующие *Sparganium gramineum* (2%) и *Potamogeton natans* (1%), нижний – содоминант ассоциации *Chara strigosa* (20%) и *Elodea canadensis* (8%).

**Асс. *Нупномусцето-Nymphaeetum candidae*** (табл. 10). ОПП – 80–95%; 2.0–2.5 м, грунт торфянистый. Двух- трехъярусная: верхний – доминант и диагностический *Nymphaea candida* (25%) и сопутствующий *Sparganium gramineum* (8%), средний – *Ceratophyllum demersum* L. (менее 1%), нижний – содоминанты *Warnstorfia exannulata*, *W. fluitans*, *Fontinalis dalecarlica* (80–85%), а также *Chara strigosa* и *Elodea canadensis* (не более 3%).

**Таблица 10.** Описания ассоциаций, входящих в состав формации кувшинки чисто-белой – *Nymphaeeta candidae*

**Table 10.** Descriptions of the *Nymphaeeta candidae* association of the *Nymphaeeta lutea* formation

Ассоциация Association	<i>Potameto praelongus-Nymphaeetum candidae</i>	<i>Chareto strigosae-Nymphaeetum candidae</i>	<i>Нупномусцето-Nymphaeetum candidae</i>	
Озеро Lake	Рябиновское	М. Плотова	М. Плотова	
Площадь описания, м Description area, m	4×4	4×4	4×4	4×4
Тип грунта Type of soil	торфянистый			
Глубина воды, м Water depth, m	2.0	1.5	2.0–2.5	2.5
ОПП, % General projective cover, %	43	40	80	95
Число видов Number of species in the community	2	5	4	4
<i>Ceratophyllum demersum</i>			+	
<i>Chara strigosa</i>		20%	+	
<i>Elodea canadensis</i>		8%		3%
<i>Nymphaea candida</i>	40%	15%	25%	25%
<i>Potamogeton natans</i>		1%		
<i>P. praelongus</i>	8%			
<i>Sparganium gramineum</i>		2%		
<i>S. × longifolium</i>				8%
Водные мхи Water mosses			80%	85%

**Формация горца земноводного – Persicarieta amphibii:**

**Асс. Persicarietum amphibii purum** (табл. 11). ОПП – 15%; 0.6 м, грунт песчаный. Одноярусная: заросли диагностического *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre.

**Асс. Nuphareto luteae-Persicarietum amphibii** (табл. 11). ОПП – 43%; 0.6 м; грунт песчаный. Двухъярусная: верхний – доминант *Persicaria amphibia* (30%) и содоминант *Nuphar lutea* (15%). Нижний – единично *Isoetes lacustris* (менее 1%).

**Таблица 11.** Описания ассоциаций, входящих в состав формации горца земноводного – Persicarieta amphibii

**Table 11.** Descriptions of the associations that make up the Persicarieta amphibii formation

Ассоциация Association	Persicarietum amphibii purum	Nuphareto luteae-Persicarietum amphibii
Озеро Lake	оз. Б. Плотово	
Площадь описания, м Description area, m	4×4	4×4
Тип грунта Type of soil	песчаный с наилком	
Глубина воды, м Water depth, m	0.6	0.6
ОПП, % General projective cover, %	15%	43%
Число видов Number of species in the community	1	3
<i>Isoetes lacustris</i>		+
<i>Persicaria amphibia</i>	15%	35%
<i>Nuphar lutea</i>		15%

**Формация ежеголовника злакового – Sparganieta graminei:**

**Асс. Chareto strigosae-Sparganietum graminei** (табл. 12). ОПП – 95%; 1.0 м; грунт торфянистый. Трехъярусное: верхний – доминант *Sparganium gramineum* (55%) и сопутствующий *Nuphar lutea* (15%), нижний – доминант *Chara strigosa* (40%), а также *Isoetes lacustris* (20%) и *Eloдея canadensis* (2%).

**Асс. Нупномусцето-Sparganietum graminei** (табл. 12). ОПП – 70–100%; 1.5–2.0 м; грунт торфянистый или песчаный с наилком. Двух- либо трехъярусная: верхний (если присутствует) единично *Equisetum fluviatile* и *Sagittaria sagittifolia* L. (менее 1%), средний – доминант *Sparganium gramineum* (30–85%) и *Nuphar lutea* (до 10%), нижний – мхи: в оз. Малое Плотово – *Warnstorfia exannulata*, *W. fluitans* (Hedw.) Loeske; в оз. Красное – *W. exannulata*, *Scorpidium scorpidioides*; в оз. Безрыбное – *Warnstorfia exannulata*, *Sphagnum platyphyllum*, *Fontinalis antipyretica* (от 10 до 85%).

**Асс. Potameto natantis-Sparganietum graminei** (табл. 12). ОПП – 85%; 1.5 м; грунт торфянистый. Одноярусная: доминант и диагностический *Sparganium gramineum* (60%), содоминант *Potamogeton natans* (30%) и сопутствующий *Nymphaea candida* (менее 1%).

**Таблица 12.** Описания ассоциаций, входящих в состав формации ежеголовника злакового – Sparganieta graminei

**Table 12.** Descriptions of the associations that make up the Sparganieta graminei formation

Ассоциация Association	Chareto strigosae- Sparganietum graminei	Нупномусцето-Sparganietum graminei					Potameto natantis- Sparganietum graminei
Озеро Lake	М. Плотова	Красное			Безрыбное		Красное
Площадь описания, м Description area, m	2×2	1×5	2×2	2×2	4×4	4×4	2×2
Тип грунта Type of soil	торфянистый			торфянистый с песчаным основанием	заиленный песок		торфянистый
Глубина воды, м Water depth, m	1,0	1.5 –2.0	1.5	2.0	1.5	1.5–2.0	1.5
ОПП, % General projective cover, %	95	85	85	70	100	100	85
Число видов Number of species in the community	5	4	2	2	3	2	3
<i>Chara strigosa</i>	40%						
<i>Elodea canadensis</i>	2%						
<i>Equisetum fluviatile</i>		1%					
<i>Isoetes lacustris</i>	20%						
<i>Nuphar lutea</i>	15%	10%					
<i>Nymphaea candida</i>							+
<i>Potamogeton natans</i>							30%
<i>Sagittaria sagittifolia</i>					+		
<i>Sparganium gramineum</i>	55%	30%	35%	65%	65%	85%	60%
Водные мхи Water mosses		65%	60%	10%	85%	65%	

**Формация ежеголовника длиннолистного – Sparganieta longifolii:**

**Асс. Chareto strigosae-Sparganietum × longifolii** (табл. 13). ОПП – 95%; 0.9–1.2 м, грунт торфянистый. Двухъярусная: верхний: доминант *Sparganium × longifolium* (40%), сопутствующие *Nymphaea candida* (15%), *Utricularia intermedia* (3%) и *Ceratophyllum demersum* (1%), нижний – *Chara strigosa* (80%);

**Асс. Hypnomusceto-Sparganietum × longifolii** (табл. 13). ОПП – 100%; 0.5–1.0 м; грунт торфянистый. Двухъярусная: верхний – доминант *Sparganium × longifolium* (35%) и сопутствующей *Nuphar lutea* (28%), нижний – *Warnstorfia exannulata*, *Sphagnum platyphyllum*, *Fontinalis antipyretica* (до 100%).

**Таблица 13.** Описания ассоциаций, входящих в состав формации ежеголовника длиннолистного – Sparganieta longifolii

**Table 13.** Descriptions of the associations that make up the Sparganieta longifolii formation

Ассоциация Association	Chareto strigosae- Sparganietum × longifolii	Нупномусцето- Sparganietum × longifolii
Озеро Lake	оз. М. Плотова	оз. Безрыбное
Площадь описания, м Description area, m	4×4	3×3
Тип грунта Type of soil	торфянистый	
Глубина воды, м Water depth, m	0.9–1.2	0.5–1.0
ОПП, % General projective cover, %	95	100
Число видов Number of species in the community	5	3
<i>Ceratophyllum demersum</i>	1%	
<i>Chara strigosa</i>	80%	
<i>Nuphar lutea</i>		28%
<i>Nymphaea candida</i>	15%	
<i>Sparganium × longifolium</i>	40%	35%
<i>Utricularia intermedia</i>	3%	
Водные мхи Water mosses		100%

**Б. Группа классов прибрежно-водная растительность – Aquiherbosa vadosa**

**II. Класс формаций воздушно-водная (гелофитная) растительность –  
Aquiherbosa helophyta**

**Группа формаций высокотравных гелофитов – Aquiherbosa helophyta procera**

**Формация тростника южного – Phragmiteta australis:**

**Асс. Isoëteto lacustris-Phragmitetum australis** (табл. 14). ОПП – от 10 до 25%; 0.1–0.3 м; грунт песчаный или песчаный с наилком. Двух-, реже трехъярусная: верхний – *Phragmites australis* (8–20%), средний – единично *Carex rostrata* Stokes, *Persicaria amphibia* (1%) или *Nymphaea candida* (3%), нижний – доминант *Isoëtes lacustris* (от 2 до 5%), а также *I. echinospora* (не более 2%) и *Ranunculus reptans* (до 1%).

**Асс. Nuphareto lutea-Phragmitetum australis** (табл. 15). ОПП – от 15 до 23%; 0.1–0.5 м; грунт песчаный или песчаный с наилком. Двухъярусная: верхний – доминант *Phragmites australis* (10–12%), нижний – *Nuphar lutea* (7–20%).

**Акк. Cariceto rostrata-Phragmitetum australis** (табл. 15). ОПП – от 15 до 33%; 0 м; грунт песчаный или песчаный с наилком. Двухъярусная: верхний – доминант *Phragmites australis* (12–25%), нижний – *Carex rostrata* (8–12%).

**Таблица 14.** Описание ассоциации Isoëteto lacustris-Phragmitetum australis, входящей в состав формации тростника южного – Phragmiteta australis

**Table 14.** Description of the Isoëteto lacustris-Phragmitetum australis association, part of the Phragmiteta australis formation

Ассоциация Association	Isoëteto lacustris-Phragmitetum australis		
Озеро Lake	Б. ПЛОТОВО	М. ПЛОТОВО	
Площадь описания, м Description area, m	4×4	5×5	4×4
Тип грунта Type of soil	песчаный с наилком	песчаный	
Глубина воды, м Water depth, m	0.3	0.1–0.3	0.3
ОПП, % General projective cover, %	10	25	13
Число видов Number of species in the community	5	4	3
<i>Carex rostrata</i>	+		
<i>Isoëtes lacustris</i>	3%	5%	2%
<i>Isoëtes echinospora</i>	2%		
<i>Nymphaea candida</i>		3%	
<i>Persicaria amphibia</i>	1%		
<i>Phragmites australis</i>	8%	20%	12%
<i>Ranunculus reptans</i>		+	1%

**Таблица 15.** Описание ассоциаций Nuphareto lutea-Phragmitetum australis и Cariceto rostrata-Phragmitetum australis, входящих в состав формации тростника южного – Phragmiteta australis

**Table 15.** Description of the Nuphareto lutea-Phragmitetum australis and Cariceto rostrata-Phragmitetum australis associations of the Phragmiteta australis formation

Ассоциация Association	Nuphareto lutea-Phragmitetum australis		Cariceto rostrata-Phragmitetum australis	
<i>1</i>	<i>2</i>		<i>3</i>	
Озеро Lake	оз. Красное		оз. М. ПЛОТОВО	
Площадь описания, м Description area, m	2×3	4×4	1,5×2	2×2
Тип грунта Type of soil	песчаный с наилком	песчаный	песчаный с наилком	

Продолжение таблицы 15

<i>1</i>	<i>2</i>			<i>3</i>		
Глубина воды, м Water depth, m	0.1–0.5			0.3	0	0
ОПП, % General projective cover, %	23			15	15	33
Число видов Number of species in the community	2			2	2	2
<i>Isoëtes lacustris</i>					8%	12%
<i>Nymphaea candida</i>	20%			7%		
<i>Ranunculus reptans</i>	10%			12%	12%	25%

**Группа формаций низкотравных гелофитов – *Aquiherbosa helophyta humilis*  
Формация хвоща приречного – *Equiseteta fluviatilis*:**

**Акк. Нупномусцето-*Equisetetum fluviatilis*** (табл. 16). ОПП – от 65 до 100%; 0.3–0.6 м; грунт торфянистый. Трехъярусная: верхний – доминант *Equisetum fluviatile* (от 10–30%), единично может присутствовать *Phragmites australis*, средний – *Nymphaea candida* (до 3%), *Sparganium gramineum* (до 3%) и *Potamogeton natans* (3–5%), нижний – водные мхи *Warnstorfia exannulata* (от 45 до 85%), *Scorpidium scorpidioides* (около 1%).

**III. Класс формаций гигрогелофитная растительность – *Aquiherbosa hygrogelohpyta***

**Группа формаций гигрогелофитов – *Aquiherbosa hygrophelophyta***

**Формация осоки вздутой – *Cariceta rostratae*:**

**Акк. *Hydrocherboso-Caricetum rostratae*** (табл. 16). ОПП – от 18 до 30%; до 0.2 м; грунт торфянистый или песчаный. Двухъярусная: верхний – доминант *Carex rostrata* (15–30%), единично могут присутствовать *Equisetum fluviatile* и *Phragmites australis* (до 1–2%), нижний – *Nymphaea candida* (до 3%).

**Таблица 16.** Описания ассоциаций, входящих в состав формаций хвоща приречного – *Equiseteta fluviatilis* и осоки вздутой – *Cariceta rostratae*

**Table 16.** Descriptions of the associations that make up the *Equiseteta fluviatilis* and *Cariceta rostratae* formations

Ассоциация Association	Нупномусцето- <i>Equisetetum fluviatilis</i>			Hydrocherboso- <i>Caricetum</i> <i>rostratae</i>	
<i>1</i>	<i>2</i>			<i>3</i>	
Озеро Lake	оз. Красное				
Площадь описания, м Description area, m	5×5	2×1,5	2×2	2×2	4×4
Тип грунта Type of soil	торфянистый			торфянистый с песчаным основанием	песчаный

Продолжение таблицы 16

<i>1</i>	<i>2</i>			<i>3</i>	
Глубина воды, м Water depth, m	0.3–0.6	0.3–0.6	0.5	0.2	0–0.2
ОПП, % General projective cover, %	100	95	65	30	18
Число видов Number of species in the community	5	5	5	3	3
<i>Carex rostrata</i>				30%	15%
<i>Equisetum fluviatile</i>	30%	15%	10%	2%	
<i>Nuphar lutea</i>			25%		
<i>Nymphaea candida</i>	3%	2%	3%	+	3%
<i>Phragmites australis</i>	1%				1%
<i>Potamogeton natans</i>	5%	5%			
<i>Sparganium gramineum</i>		3%	3%		
Водные мхи Water mosses	85%	75%	45%		

Большое число выделенных нами ассоциаций связано не только с морфологическими характеристиками озерных котловин (малой литоральной зоной) и высокой прозрачностью, позволяющей придонным растениям развиваться на глубинах до 2–3 м, но и наличием/отсутствием в водоемах редких и охраняемых растений (хары щетиистой, полужульков, ежеголовника злакового, водных мхов и др.). В фитоценоотическом отношении озера различаются между собой. Так, для оз. Красное и Безрыбное отмечено всего 2 общих ассоциации – асс. **Potametum natantis purum**, **Nupnomusceto-Nupharetum luteae**. Для оз. Малое Плотово и Красное общими оказались асс. **Nupharetum luteae purum** и **Sparganieto graminei-Nupharetum luteae**. Озера Большое и Малое Плотово объединяет лишь одна ассоциация – асс. **Isoëteto lacustris-Phragmitetum australis**.

**Общие особенности зарастания озер.** Далее приводим подробную характеристику современного состояния водной растительности озер.

*Оз. Большое Плотово.* Большая часть озера окружена типичным верховым сосново-кустарничково-сфагновым болотом, поэтому берега озера большей частью обрывистые, с большим количеством коряг и упавших в воду деревьев. Прерывистой полосой, шириной до 2–3 м, здесь произрастает *Nuphar lutea* (проективное покрытие 15–35%). Тростниковые заросли не развиты. Наиболее разнообразна по характеру зарастания южная, мелководная часть озера. Здесь, на глубинах 0.2–0.6 м, на песчаном дне встречаются немногочисленные растения *Isoëtes lacustris*, *I. echinospora* и *Ranunculus reptans*, произрастающие совместно с *Phragmites australis*, *Carex rostrata* и *Persicaria amphibia*.

*Оз. Малое Плотово.* Берега озера большей частью торфянистые, кочковатые, образованные *Carex acuta*, *C. vesicaria* и *Molinia caerulea*. В северной и северо-западной частях озера развиты сплавины. Характер зарастания водоема укореняющимися гидрофитами относительно однороден. Полоса, окаймляющая свал озерной котловины, представлена преимущественно пятнами *Nuphar lutea* и *Sparganium gramineum*. В северной части озера к этим видам добавляется *Nymphaea candida*, в северо-западной – *S. × longifolium*, *Potamogeton natans* и *Persicaria amphibia*. Часто в сообщества укореняющихся гидрофитов вторгаются заросли *Chara strigosa*, отмеченные нами на

глубине до 1.5 м, и достигающие местами 100% проективного покрытия. *Isoetes lacustris* распространен в южной, восточной, северо-восточной, северной и северо-западных частях озера и встречается на глубинах до 0.7–1.0 м и более. В восточной и северо-восточной частях озера (на торфянистых грунтах) он образует подводные луга с высоким проективным покрытием. В южной части озера на песчаных грунтах отмечена прибрежная полоса разреженных зарослей из *Phragmites australis* и *Carex rostrata* с одиночными растениями *Isoetes lacustris* и *I. echinospora*, которая также переходит в пояс *Nuphar lutea* с пятнами *Sparganium gramineum*.

**Оз. Красное.** В юго-восточной и восточной частях озера, на песчаном или песчаном с иллом грунтах, отмечено сообщество *Phragmites australis* с участием *Carex rostrata* и *C. acuta*. Заросли такого типа в виде узкой полосы тянутся вдоль береговой линии. С увеличением глубины они переходят в группировки с участием *Equisetum fluviatile* и укореняющихся гидрофитов – *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida* и *Potamogeton natans* с водными мхами на дне. Местами здесь встречаются куртины *Sparganium gramineum*. Остальные берега озера заболоченные, слабо заросшие. Распространение водных растений ограничивает резкое увеличение глубины. В северо-восточной части озера часто встречаются группировки *Potamogeton natans* и *Nuphar lutea* с водными мхами в нижнем ярусе, северный и западные берега окаймлены узкой полосой (до 2 м) кубышки желтой. В юго-восточной части в нижнем ярусе зарослей водных и прибрежно-водных растений отмечены куртины *Chara strigosa*.

**Оз. Рябиновское.** Окружено сплавиной, заросшей тростниковыми зарослями с *Thelypteris palustris* Schott и различными видами осок. Наибольшее развитие сплавина имеет в северо-восточной части. По краю сплавин спускается в воду *Phragmites australis*, *Carex rostrata* и *Equisetum fluviatile* и др. Вдоль берегов иногда встречаются небольшие куртины *Schoenoplectus lacustris*. Так как уже у сплавины глубина воды нередко достигает 2.0–2.5 м, зарастание водоема ограничено и носит однообразный характер. В прибрежной части кольцо водной растительности образовано немногочисленными куртинами *Chara strigosa*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*. В северной части озера периодически встречаются вегетирующие растения *Potamogeton praelongus*. В северо-восточной части озера (вдоль сфагновой сплавины) отмечены единичные побеги *Sparganium emersum* (форма с плавающими листьями).

**Оз. Безрыбное.** С восточной и северной стороны озера вдоль береговой линии тянется узкая полоса *Phragmites australis* с вкраплениями *Carex rostrata* и *C. acuta*, переходящая в заросли *Nuphar lutea* с крупными пятнами *Sparganium gramineum*. В придонном ярусе широкое распространение получили водные мхи. Западный и восточный берега окружены типичным сосново-кустарничково-сфагновым верховым болотом. По кромке берега сформирован кочкарник из *Carex acuta*, *C. rostrata* и *Molinia caerulea*. Со стороны водной поверхности, на торфянистом грунте, развиты группировки *Potamogeton natans* и *Nuphar lutea*. В восточной части озера отмечено пятно *S. × longifolium*. Здесь же значительного размера заросли принадлежат *Potamogeton natans* с вкраплениями *Nymphaea candida*.

В целом, исследованные озера не отличаются сильным зарастанием. Основная масса ценозов водной и прибрежно-водной растительности сконцентрирована вдоль береговой линии озер. На глубинах до 3 м произрастает только *Potamogeton natans*, а на глубинах до 1.5–2.0 м – *Sparganium gramineum* и *Nuphar lutea*. Также на глубине 3 м (до 4 м на оз. Красном) отмечены мохообразные *Warnstorfia exannulata*, *Sphagnum platyphyllum* и *Scorpidium scorpidioides*.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, географическая и экологическая характеристика флоры макрофитов указанных озер свидетельствует о ее типичности для Европейской части России, то есть соответствует зональному положению изученных объектов. Относительно небольшое число видов в локальных флорах исследованных нами озер, характерно для всех олиго-мезотрофных водных объектов (Sadokov, Philippov, 2017; Philippov, 2014, 2015; Moseev, Drovnina, 2017). На последнее, по-видимому, накладываются отпечаток физико-химические свойства воды, а в нашем случае, еще и слабо развитая литоральная зона с отсутствием заливов (Sadokov, Philippov, 2017; Tokar, Nikolayenko, 2015). По наблюдениям авторов, малое число макрофитов также было отмечено во флоре дистрофных и мезотрофных (с признаками дистрофии) озер Нарочанской группы (Национальный парк «Нарочанский», Республика Белоруссия) (Lapirov et al. 2021). Отметим, что и некоторые мезотрофные озера, окруженные сплавиной, также могут быть бедны во флористическом отношении, например, оз. Заозерье в Ярославской обл. (Belyakov et al., 2020). По нашим наблюдениям, исследованные нами водоемы в Нижегородской обл., по видовому составу, также оказались сходны с дистрофными внутриболотными оз. Боровское и Пырское, расположенными в междуречье Оки и Волги. В целом, объединенная флора сосудистых макрофитов изученных озер составляет порядка 27.1 и 24.1% от флоры озер Верхней Средней Волги, соответственно (Parchenkov, 2000. 2001).

Считается что характерной чертой флор сосудистых растений различных водных объектов, по крайней мере, в водоемах Европейского Северо-Востока (Teteryuk, 2012) и Сибири (Tokar, Nikolayenko, 2015), является доминирование родов *Carex* и *Potamogeton*. Действительно, род *Carex* находится на ведущих позициях в оз. Малое и Большое Плотова, Красное. При этом, в двух последних озерах – это единственный ведущий род. В оз. Малое Плотова, наряду с осоками, ведущие позиции отведены еще двум родам – *Potamogeton* и *Utricularia*. Остальные исследованные водоемы не имеют как таковых ведущих родов. Во флоре оз. Бзырбное отсутствуют виды рода *Lemna*, а в оз. Большое Плотова – и *Potamogeton*. Последнее явление уже отмечалось для многих болотных озер европейского Севера (Philippov, 2014, 2015). Согласно Д.О. Садокову и Д.А. Филиппову (Sadokov, Philippov, 2017), это можно также объяснить гидрохимическим режимом данных водоемов и влиянием прилегающих к ним болот.

Для географической структуры флоры озера характерно преобладание видов голарктических, а также плюризональных, которые традиционно считаются производными голарктической флоры и обычны для лесных территорий в большинстве ботанико-географических областей (Ershov, Kuzmichev, 2004).

Важной ценотической особенностью изученных водоемов является тот факт, что в состав большей части ассоциаций входят редкие и охраняемые на территории Нижегородской обл. виды – *Isoetes lacustris*, *I. echinospora* и *Sparganium gramineum* (Red..., 2017). Большой интерес представляет и находка ледникового реликта *Caulinia flexilis* в оз. Красное, оказавшаяся первым достоверным подтверждением произрастания вида на территории региона (Virjukova et al., 2020). В настоящее время численность данного вида как в России (Red..., 2008), так и в Центральной Европе, снижается, он уже давно не отмечался во флоре Германии, Польши и Швейцарии (Kurjujanowicz et al., 2018). В других странах Европейского союза классифицируется как находящийся под угрозой исчезновения или уязвимый вид (Kurjujanowicz et al., 2018). Нельзя в этом отношении не указать и реликтовый стенобионтный вид – *Chara strigosa* (Romanov et al., 2014), также включенный в Красные книги России и Нижегородской обл. (Red..., 2008, 2017). Его места произрастания в регионе (как, собственно, и других, вышеперечисленных охраняемых реликтовых видов) находятся у южной границы

распространения на Европейской территории России (Romanov et al., 2014). Местонахождение в оз. Малое Плотова было известно еще с 1968 г. (Romanov et al., 2015), два других местонахождения (оз. Рябиновское и Красное) показаны нами впервые (Biryukova et al., 2020). Весьма примечательна первая в области находка *Scorpidium scorpidioides* в оз. Красное. Этот бореально-арктический вид, проникает на территорию средней полосы России по крупным болотным массивам и является крайне редким в средних районах бореальной области (Ignatov, Ignatova, 2004). Кроме того, в оз. Большое и Малое Плотова был найден *Fontinalis dalecarlica* – вид, также редкий в средней полосе Европейской России (Ignatov, Ignatova, 2004) и уже внесенный в Красную книгу Нижегородской обл. (Red..., 2017), категория В1, приуроченный к слабоацидным водоемам и, вероятно, находящийся на южной границе ареала. Таким образом, указанные озера обладают целым комплексом редких водных видов – реликтов, некоторые из которых в Нижегородской обл. больше нигде не отмечены (*Chara strigosa*, *Caulinia flexilis*, *Scorpidium scorpidioides*) или имеют еще лишь по 1–2 точки распространения (*Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Fontinalis dalecarlica*). Ранее считалось, что в оз. Красное произрастает популяция другого охраняемого в Нижегородской обл. вида – *Sparganium angustifolium* Michx., требовательного к чистоте воды (Red..., 2017). При этом ранее образцы *S. angustifolium* с этого озера были переопределены А.В. Щербаковым на *S. emersum* f. *fluitans*. Наши исследования подтвердили отсутствие там ежеголовника узколистного.

Гибридная составляющая флоры, представленная одним видом – *Sparganium* × *longifolium* и составляет всего 2,0% от общего списка флоры макрофитов. При этом число гибридных таксонов во флоре водораздельных озер Верхнего и Среднего Поволжья может достигать 6 и 18 видов (Parchenkov, 2000). Низкий уровень гибридной составляющей, по наблюдениям В.Г. Папченкова (Parchenkov, 2001), для озер явление более естественное, чем для речных систем. По нашим наблюдениям, пока гибрид не угрожает произрастанию *S. gramineum* на исследованных озерах, однако нельзя исключить возможность выпадения последнего в дальнейшем (Biryukova et al., 2020). При этом известен целый ряд озер, где *S. gramineum* в течение многих десятилетий существует совместно с *S. ×longifolium* (Belyakov et al., 2017).

Единственный обнаруженный нами адвентивный вид – *Elodea canadensis*, имеет североамериканское происхождение. По данным разных исследователей (Maigorov et al., 2012), *Elodea* была обнаружена в бассейне р. Волги в конце XIX – начале XX вв. Точно установить, когда элодея могла появиться в исследованных нами озерах, нельзя. Однако можно констатировать, что в 70-х годах XX в. она уже формировала в водоемах собственные группировки (Bakanina et al., 2001). В настоящее время *E. canadensis* встречается практически во всех озерах (за исключением оз. Безрыбное), но крупных зарослей не формирует.

Слабое зарастание изученных озер (не более 10–15% площади поверхности водоемов) обусловлено тем, что почти все растительные группировки ограничены пределами небольшой прибрежной полосы вдоль уреза воды (Philippov, 2015) и, как таковым, отсутствием органического загрязнения. В случае с оз. Рябиновское, слабое зарастание связано с резким нарастанием глубин и отсутствием выраженной придонной растительности, что характерно для водоемов, окруженных топкими сплавинами (Philippov, 2015) и, возможно, наличием торфянистых грунтов.

Зарастание водоемов исследованной группы (за исключением оз. Рябиновское) изучалось ранее. Так, еще более 50 лет назад И.Г. Никитиной и Ф.М. Баканиной с соавт. (Nikitina, 1971, 1972; Bakanina et al., 2001) было выделено порядка 30 ассоциаций (табл. 17). В рамках проведенных исследований нами было отмечено лишь 11 сходных с ранее выделенными ассоциациями, остальные 19, ранее не были здесь отмечены. К последним можно отнести выделенные нами асс. *Isoëteto lacustris*-*Ranunculeum*

reptantis, Potameto natantis-Potametum berchtoldii, Potameto praelongus-Nymphaeetum candidae, Persicarietum amphibii purum, Nuphareto luteae-Persicarietum amphibii, Chareto strigosae-Sparganietum × longifolii, Нупномусцето-Sparganietum × longifolii, Cariceto rostrata-Phragmitetum australis, Нупномусцето-Equisetetum fluviatilis, Hydrocherbosocaricetum rostratae и др. Таким образом, в исследованных водоемах происходят естественные сукцессионные процессы, связанные с изменением структуры растительности озер. Так, в 2019 г. нами не отмечены ассоциации *Calamagrostis canescens* (оз. Большое Плотово), *Molinia caerulea*, *Chara* sp. и ряд других, указанных здесь ранее И.Г. Никитиной (Nikitina, 1971, 1972). На оз. Малое Плотово нами не обнаружены асс. *Nuphar lutea* – *Elodea canadensis* – *Chara* sp., асс. *Sagittaria sagittifolia* и *Scirpus lacustris* (Nikitina, 1972), асс. *Elodea canadensis*, асс. *Sagittaria sagittifolia* (водная форма) – *Isoetes lacustris*, асс. *I. echinospora* и асс. *Sparganium gramineum* и др. (Bakanina et al., 2001). Примечательно, что на оз. Малое и Большое Плотово сохранились асс. *Isoëtetum lacustris*-*Phragmitetum australis*. Асс. *Isoëtetum lacustris* и *Sparganietum graminei*-*Isoëtetum lacustris* по-прежнему встречаются на оз. Малое Плотово. Подобные группировки были отмечены ранее на данных озерах (Nikitina, 1971, 1972; Bakanina et al., 2001). Отметим, что в водоемах *I. lacustris* не часто способен образовывать собственные растительные группировки с высоким проективным покрытием, что наблюдалось нами на оз. Малое Плотово. Существуют сведения о формировании плотных зарослей этого вида (с вкраплениями *I. echinospora*). Например, в Тверской обл., на оз. Боруй, Соблаго (Petushkova, Dementieva, 2008) и Сиг. Отметим, что в 2014 г. на озере Сиг *I. lacustris* формировал «ковер» с плотностью растений 70–74 шт. на площади 0.5×0.5 м (наши данные). Ассоциация *Isoëtetum lacustris* Szańkowski et Kłosowski ex Čtvrtlíková et Chytrý in Chytrý 2011 союза *Isoëtion lacustris* Nordhagen 1936 em Dierss. 1975 отмечена, например, и для озер Беларуси (Kulikova, Ermolenkova, 2015), Украины (Onyshchenko et al., 2016) и др. Кроме асс. *Sparganietum graminei*-*Isoëtetum lacustris*, на оз. Малое Плотово по-прежнему встречается ранее отмеченная И.Г. Никитиной (Nikitina, 1972) и Ф.М. Баканиной с соавт. (Bakanina et al., 2001) асс. *Sparganium gramineum* – *Chara strigosa*, асс. *Sparganium gramineum* – *Nuphar lutea*. Последняя ассоциация выделена нами и для оз. Красное. Асс. *Sparganium gramineum* – зеленый мох (Нупномусцето-Sparganietum graminei), отмечавшаяся ранее на оз. Малое Плотово (Bakanina et al., 2001), также была выделена нами для оз. Красное и Безрыбное. Кроме того, на оз. Красное также встречается асс. *Potametum natantis purum* (Nikitina, 1972), на оз. Красное и Безрыбное нами обнаружена асс. Нупномусцето-Nuphareto luteae, ранее приведенная для оз. Малое Плотово (Bakanina et al., 2001).

Среди наиболее распространенных оказались, ранее отмеченные И.Г. Никитиной и Ф.М. Баканиной с соавт. (Nikitina, 1971, 1972; Bakanina et al., 2001), формации *Nuphareto luteae* и *Sparganietum graminei*. Первая по-прежнему наиболее широко распространена в оз. Большое и Малое Плотово, а вторая – в оз. Малое Плотово, Красное и Безрыбное. Нужно отметить, что наличие формаций *Nuphareto luteae* и *Potameta perfoliati* сближает исследованные нами озера с пойменными озерами, также распространенными на территории Нижегородской обл. (Lukina, Nikitina, 1977).

Спустя 50 лет после последних наблюдений (Nikitina, 1972), оз. Большое Плотово мы по-прежнему относим к тростниково-озернополушниковому типу, а оз. Малое Плотово – к тростниково-злаковоежеголовниково-озернополушниковому. Последнее показывает, что процесс зарастания водоемов, расположенных вдали от населенных пунктов, является стабильным. Оз. Красное мы относим к хвощево-злаковоежеголовниково-кубышковому типу, оз. Безрыбное – к тростниково-злаковоежеголовниково-кубышковому типу, а оз. Рябиновское – к тростниково-кубышково-кувшинковому типу.

Перечисленные черты флоры и растительности изученных озер в очередной раз

подчеркивают их несомненную уникальность и огромное научное и природоохранное значение. Их удаленность от крупных населенных пунктов, относительно сложные пути подъезда, ограниченные условия для организации стоянок на берегах, способствуют поддержанию режима особо охраняемых природной территории. Тем не менее, необходим регулярный мониторинг состояния акватории озер и их берегов, усиленный контроль за рекреационной нагрузкой.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследований озер выявлено 50 таксонов макрофитов (в том числе один гибрид – *Sparganium* × *longifolium*) из 5 отделов, 7 классов, 18 порядков, 24 семейств и 33 родов. Показано, что на озерах произрастает 7 таксонов (*Isoëtes lacustris*, *I. echinospora*, *Sparganium gramineum*, *Potamogeton praelongus* и *Caulinia flexilis*, а также *Chara strigosa*, *Fontinalis dalecarlica*), часть из которых подлежит охране не только на региональном уровне, но и уровне Российской Федерации. Один вид – *Scorpidium scorpidioides*, предложен к внесению в Красную книгу Нижегородской обл. Состояние популяций большинства редких и охраняемых видов не вызывает опасений, за исключением *Isoëtes echinospora* и *Caulinia flexilis*, произрастающих на оз. Красное в виде единичных растений. Во флоре озер выявлен один североамериканский адвентивный вид – *Elodea canadensis*, не оказывающий в настоящее время существенной нагрузки на экосистемы.

Флористический состав локальных флор озер своеобразен и отличается небольшим числом макрофитов (от 19 до 39 таксонов), что, в целом, характерно для дистрофных и олиготрофных водных объектов. Различия в таксономическом составе озер обусловлены размерными величинами, длиной литоральной зоны, рН и прозрачностью воды (как, например, на оз. Большое Плотово), разнообразием типов грунтов (наличием или отсутствием мелководий с песчаным грунтом). Сходство обусловлено довольно близким расположением озер друг от друга, характером береговой линии (наличием обрывистых торфянистых берегов, сплавин и песчаных мелководий). Исключением, в последнем, случае является оз. Рябиновское, которое окружено топкой тростниково-телиптерисовой сплавиной.

В зональном отношении, в структуре флоры макрофитов традиционно преобладает плуризональный элемент, а в региональном – голарктический и плурирегиональный. Экологический анализ гидротопических групп объединенной флоры водных растений традиционно показывает преобладание гидрофитов. При этом, на уровне локальных флор, гигрогелофиты могут выходить на первое место.

На основе ценотической дифференциации растительного покрова выделено 29 ассоциаций, объединенных в 13 формаций, 4 группы формаций, 3 класса формаций и 2 группы классов формаций. Уникальность большинства выделенных ассоциаций и формаций связана с наличием в озерах реликтовых и охраняемых видов сосудистых растений, а также наличием/отсутствием в водоемах *Chara strigosa* и водных мхов. Спустя 50 лет, из перечня ранее выделенных на оз. Красное, Безрыбное, Большое и Малое Плотово 30 ассоциаций, нами было отмечено лишь 11. Остальные ассоциации указаны нами впервые для данных водоемов.

По характеру зарастания озера являются слабо заросшими (не более 10–15%) по причине отсутствия широкой мелководной зоны и торфянистых отложений на дне. При этом, оз. Большое Плотово относим к тростниково-озернополушниковому типу, оз. Малое Плотово – к тростниково-злаковоежеголовниково-озернополушниковому типу зарастания, оз. Красное и Безрыбное – к тростниково-злаковоежеголовниково-кубышковому типу, а оз. Рябиновское – к тростниково-кубышково-кувшинковому. Стабильность типа зарастания озер определяется не только их удаленностью от

населенных пунктов, но и заполнением котловины торфянистыми илами, которые создают неблагоприятные условия для развития целого ряда видов растений.

Изученные озера, вместе со всем комплексом водоемов Камско-Бакалдинской группы болот, являются местом сосредоточения раритетной, реликтовой водной флоры и растительности, что говорит о необходимости регулярного мониторинга состояния и контроля за соблюдением мер охраны.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках государственного задания № 121051100099-5. Благодарим за помощь в идентификации растений докт. биол. наук А.В. Щербакова (МГУ) и канд. биол. наук В.С. Вишнякова (ИБВВ РАН).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Armlauchteralgen – Die Characeen Deutschlands. 2016. Berlin. 618 s. DOI: 10.1007/978-3-662-47797-7

[Astashin et al.] Асташин А.Е., Ершова К.В., Пашкин М.Н., Доронина М.А., Втюрин Д.М. 2019. Морфометрические и гидрологические характеристики озер Черное и Пустое Воскресенского района Нижегородской области как индикатор генезиса озерных котловин. — Труды Государственного природного биосферного заповедника «Керженский». 9: 60–64.

[Astashin et al.] Асташин А.Е., Мазурин А.А., Рыжов Е.В., Бадьин М.М. 2012. Морфометрическая характеристика озер Воротынского Заволжья Нижегородской области как один из факторов установления их генезиса. — В кн.: Материалы междунар. науч.-практич. конф. «Инновационные процессы в современной географии: научные и образовательные аспекты». Н. Новгород. С. 117–125.

[Averkiev] Аверкиев Д.С. 1954. История развития растительного покрова Горьковской области и ее ботанико-географическое деление. — Ученые записки Горьковского университета. 25: 119–136.

[Bakanina et al.] Баканина Ф.М., Воротников В.П., Лукина Е.В., Фридман Б.И. 2001. Озера Нижегородской области. Н. Новгород. 165 с.

[Bakka, Bakka] Бакка С.В., Бакка А.И. 1998. Камско-Бакалдинская группа болот. — В кн.: Водно-болотные угодья России. Том 1. Водно-болотные угодья международного значения. М. 47: 65–69.

[Bakka, Kiselyeva] Бакка С.В., Киселева Н.Ю. 2009. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области. Аннотированный перечень. Н. Новгород. 560 с.

[Bayanov] Баянов Н.Г. 2002. Зоопланктон заволжских озер Нижегородской области. — Труды Государственного природного заповедника «Керженский». 2: 87–103.

[Belyakov et al.] Беляков Е.А., Щербаков А.В., Лапиров А.Г., Шилов М.П. 2017b. Морфология и экологические особенности *Sparganium* × *longifolium* (Typhaceae) в центре Европейской части России. — Biosystems Diversity. 25(2): 154–161. DOI: 10.15421/011723

Belyakov E.A., Lapirov A.G. 2018. Morphological and ecological-cenotic features of the relict species *Sparganium gramineum* Georgi (Typhaceae) in waterbodies of European Russia. — Inland Water Biology. 11(4): 417–424. DOI: 10.1134/S199508291804003X

Belyakov E.A., Sakharova E.G., Sokolova A.S. 2020. The current state and dynamics of the flora of several small lakes of the Yaroslavl Region, Russia. — Ecosystem Transforation. 3(4): 15–40. DOI: 10.23859/estr-200519

[Biryukova et al.] Бирюкова О.В., Шестакова А.А., Вишняков В.С., Беляков Е.А. 2020. Новые данные о распространении некоторых видов, занесенных в Красную книгу Нижегородской области. — В кн.: Сохранение раритетных видов растений и грибов

Волжского бассейна: Флористический ежегодник, 2019. Тольятти. С. 9–15.

Chase M.W., Christenhusz M.J.M., Fay M.F., Byng J.W., Judd W.S., Soltis D.E., Mabberley D.J., Sennikov A.N., Soltis P.S., Stevens P.F., Briggs B., Brockington S., Chautems A., Clark J.C., Conran J., Haston E., Möller M., Moore M., Olmstead R., Perret M., Skog L., Smith J., Tank D., Vorontsova M., Weber A. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. — *Botanical Journal of the Linnean Society*. 181(1): 1–20. DOI: 10.1111/boj.12385

Christenhusz M.M., Chase M.W. 2014. Trends and concepts in fern classification. — *Annals of Botany*. 113(4): 571–594. <https://doi.org/10.1093/aob/mct299>

Emadzade K., Lehnebach C., Lockhart P., Hörandl E. 2010. A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of Ranunculeae (Ranunculaceae). — *Taxon*. 59(3): 809–828. DOI: 10.2307/25677670

[Ershov, Kuzmichev] Ершов И.Ю., Кузьмичев А.И. 2004. Структурно-исторический анализ гидрофильной флоры центра русской равнины. — В кн.: Гидрофильный компонент в сравнительной флористике. Рыбинск. С. 94–143.

[Garin] Гарин Э.В. 2016. Структура флоры сосудистых растений Ярославской области. — *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 8(2): 188–193.

[Glazunov, Nikolaenko] Глазунов В.А., Николаенко С.А. 2019. Новые местонахождения видов *Isoetes* L. (Isoetaceae, Lycopodiophyta) в Западной Сибири. — *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 13(3): 290–294. DOI: 10.24411/2072-8816-2019-10054

Hao G., Yuan Y.-M., Hu C.-M., Ge X.-J., Zhao N.-X. 2004. Molecular phylogeny of *Lysimachia* (Myrsinaceae) based on chloroplast trnL-F and nuclear ribosomal ITS sequences. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 31: 323–339. DOI: 10.1016/S1055-7903(03)00286-0

[Ignatov et al.] Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А., Аболия А.А., Акатова Т.В., Баишева Э.З., Бардунов Л.В., Барякина Е.А., Белкина О.А., Безгодов А.Г., Бойчук М.А., Черданцева В.Я., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Дьяченко А.П., Федосов В.Э., Гольдберг И.Л., Иванова Е.И., Юкоинене И., Каннукене Л., Казановский С.Г., Харзинов З.Х., Курбатова Л.Е., Максимов А.И., Маматкулов У.К., Манабян В.А., Масловский О.М., Напреенко М.Г., Отнюкова Т.Н., Партыка Л.Я., Писаренко О.Ю., Попова Н.Н., Рыковский Г.Ф., Тубанова Д.Я., Железнова Г.В., Золотов В.И. 2006. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии. — *Arctoa*. 15: 1–130.

[Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2004. Флора мхов средней части европейской России. Т. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. М. С. 609–944.

Jaccard P. 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines. — *Bulletin de la Societe vaudoise des sciences naturelles*. 37(140): 241–272. DOI: 10.5169/seals-266440

[Katanskaya] Катанская В.М. 1981. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л. 187 с.

[Kulikova, Ermolenkova] Куликова Е.Я., Ермоленкова Г.В. 2015. К вопросу о редких сообществах макрофитов Белорусского Полесья. — В кн.: Материалы III Международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию со дня рождения академика Н.В. Смольского «Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов». Минск. С. 114–118.

Kurpjanowicz M., Filoc M., Czerniawska D. 2018. Occurrence of slender Naiad (*Najas flexilis* (Willd.) Rostk. & Schmidt) during the Eemian Interglaciale – An example of a palaeolake from the Hieronimowo site, NE Poland. — *Quaternary International*. 467: 117–130. DOI: 10.1016/j.quaint.2017.12.015

[Lapirov et al.] Лапиров А.Г., Гарин Э.В., Беляков Е.А., Шестакова А.А., Макаревич

О.А. 2021. Особенности флористического состава и характер зарастания малых непроточных озер нарочанской группы (Белоруссия). — Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 93: 26–39. DOI: 10.47021/0320-3557-2021-26-40

[Lukina, Nikitina] Лукина Е.В., Никитина И.Г. 1977. Фитоценоотические особенности и растительные типы пойменных озер Горьковской области. — В кн.: Наземные и водные экосистемы. Межвузовский сборник. Вып. 1. Горький. С. 57–65.

[Maigorov et al.] Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. 2012. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М. 412 с.

[Martyunenko et al.] Мартыненко В.А., Полетаева И.И., Тетерюк Б.Ю., Тетерюк Л.В. 2003. Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург. 180 с.

[Mauevskiy] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11 изд. М. 635 с.

[Moseev, Drovkina] Мосеев Д.С., Дровнина С.И. 2017. К водной флоре сосудистых растений озер национального парка «Кенозерский» (Архангельская область). — Бот. журн. 102(12): 1633–1649. DOI: 10.1134/S0006813617120043

[Nikitina] Никитина И.Г. 1971. Об озерах полушникового типа в Горьковской области. — Ученые записки ГГУ. Серия биологическая. 139: 47–50.

[Nikitina] Никитина И.Г. 1972. Типы озер междуречья Керженец-Ветлуга, в пределах их нижних течений. — Материалы к изучению флоры и растительности Горьковской области. Уч. зап. ГГУ. 112: 156–164.

[Onyshchenko et al.] Онищенко В.А., Андриенко Т.Л., Прядко О.И. 2016. Рослинність Білоозерської Ділянки Рівненського Природного Заповідника. — Біологічні системи. 8(1): 98–107.

[Papchenkov] Папченков В.Г. 2000. Список флоры сосудистых растений водоемов и водотоков бассейна Верхней и Средней Волги. — В кн.: Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль. С. 134–165.

[Papchenkov] Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль. 214 с.

[Petushkova, Dementieva] Петушкова Т.П., Дементьева С.М. 2008. Высшие водные растения, занесенные в Красную книгу Тверской области. — Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 7: 172–183.

[Philippov] Филиппов Д.А. 2014. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоемов (на примере Шиченгского верхового болота, Вологодская область). — Вода: химия и экология. 7(73): 10–17.

[Philippov] Филиппов Д.А. 2015. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область). — Фиторазнообразие Восточной Европы. 9(4): 86–117. DOI: 10.24411/2072-8816-2015-10033

[Red...] Красная книга Нижегородской области. Т. 2. Сосудистые растения, моховидные, водоросли, лишайники, грибы. 2017. Калининград. 304 с.

[Red...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.

[Romanov et al.] Романов Р.Е., Бирюкова О.В., Бондарев О.О. 2015. Харовые (Streptophyta, Charales) Нижегородской области. — Бот. журн. 100(5): 443–452. DOI: 10.1134/S0006813615050026

[Romanov et al.] Романов Р.Е., Чемерис Е.В., Вишняков В.С., Чепинога В.В., Азовский М.Г., Куклин А.П., Тимофеева В.В. 2014. *Chara strigosa* (Streptophyta: Charales) в России. — Бот. журн. 99(10): 1148–1161.

[Sadokov, Philippov] Садоков Д.О., Филиппов Д.А. 2017. О зарастании болотных озер Дарвинского государственного заповедника. — Труды ИБВВ РАН. 79(82): 183–188. DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10062

[Tetryuk] Тетерюк Б.Ю. 2012. Флора древних озер европейского северо-востока

России. — Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 14(1): 82–90.

[Tokar, Nikolayenko] Токарь О.Е., Николаенко С.А. 2015. Особенности сложения водной и прибрежно-водной парциальной флоры озер Ишимского района Тюменской области. — Экологический мониторинг и биоразнообразие. 3: 40–45.

[Wetlands...] Водно-болотные угодья России. Камско-Бакалдинская группа болот (включая государственный природный заповедник «Керженский»). 2011–2021. <http://www.fesk.ru/wetlands/10.html> (Дата обращения: 05.05.2021)

## THE MACROPHYTE FLORA AND OVERALL FEATURES OF SOME RELICT LAKES OF THE KAMA-BAKALDINO MIRES (NIZHNY NOVGOROD OBLAST)

© 2021 E.A. Belyakov<sup>1\*</sup>, E.V. Garin<sup>1</sup>, O.V. Biryukova<sup>2</sup>, A.A. Schestakova<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Papanin Institute for biology of inland waters RAS,  
109, Borok, Nekouz Distict, Yaroslavl Region, 152742, Russia  
\*e-mail: eugenbeliakov@yandex.ru

<sup>2</sup> Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod,  
23, Gagarin ave., Nizhny Novgorod, 603950. Russia

**Abstract.** The study of the flora of aquatic plants and the characteristics of vegetation in a number of the lakes that are related to the Kama-Bakaldino Mires (Bol'shoe and Maloe Plotovo, Bezrybnoe, Ryabinovskoe and Krasnoe), located in the Vorotynetz district of the Nizhny Novgorod region (in the interfluvium of the Kerzhenets and Vetluga Rivers). The systematic structure of the combined flora of aquatic plants is represented by 50 taxa (including one hybrid *Sparganium* × *longifolium*) belonging to 5 divisions, 7 classes, 18 orders, 24 families and 33 genera. The species number of partial floras ranged from 29 to 52. A geographical and ecological analysis of the flora has been carried out. The habitats of aquatic plant populations (*Chara strigosa*, *Fontinalis dalecarlica*, *Isoetes lacustris*, *I. echinospora*, *Sparganium gramineum*, *Potamogeton praelongus* and *Caulinia flexilis*) are characterized. These plants are listed in the regional and federal Red Data Book and have the south border of their home range crossing the territory of the Nizhny Novgorod region. We proposed to include in the regional Red Book an extremely rare species in the middle regions of the boreal region – *Scorpidium scorpidioides*, which was discovered on the territory of the Nizhny Novgorod region (Lake Krasnoe) for the first time. On the basis of the dominant-determinant system, the prodromus of lake vegetation is presented, comprised 29 associations, 13 formations, 5 groups of formations and 3 classes of formations. The types of lake overgrowth of lakes were revealed. On the basis of the available literature data, slight changes in the types of overgrowth of Lake Bolshoye and Maloye Plotovo over the past 50 years, caused by natural succession processes have been shown.

**Key words:** aquatic plants, local flora, protected natural areas, relict species.

**Submitted:** 24.04.2021. **Accepted for publication:** 10.09.2021.

**For citation:** Belyakov E.A., Garin E.V., Biryukova O.V., Schestakova A.A. 2021. The macrophyte flora and overall features of some relict lakes of the Kama-Bakaldino mires (Nizhny Novgorod oblast). — Phytodiversity of Eastern Europe. 15(3): 5–38. DOI: 10.24412/2072-8816-2021-15-3-5-38

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of state task No. 121051100099-5. We thank A.V. Shcherbakov (MSU) and V.S. Vishnyakov (IBVV RAS) for their help in identifying plants.

REFERENCES

- Armleuchteralgen – Die Characeen Deutschlands. 2016. Berlin. 618 s. (In Germ.) DOI: 10.1007/978-3-662-47797-7
- Astashin A.E., Ershova K.V., Pashkin M.N., Doronina M.A., Vtyurin D.M. 2019. Morphometric and hydrological characteristics of the Chornoe and Pustoe lakes of the Voskresensky district of the Nizhny Novgorod region as an indicator of the genesis of lake basins. — Proceedings of the State Nature Reserve «Kerzhensky». 9: 60–64. (In Russ.)
- Astashin A.E., Mazurin A.A., Ryzhov E.V., Badin M.M. 2012. Morphometric characteristics of the lakes of the Vorotynsky Trans-Volga region of the Nizhny Novgorod region as one of the factors in establishing their genesis. — In: Materials of the International scientific-practical Conference «Innovative processes in modern geography: scientific and educational aspects». Nizhny Novgorod. P. 117–125. (In Russ.)
- Averkiev D.S. 1954. The history of the development of the vegetation cover of the Gorky region and its botanical and geographical division. — Scientific notes of the Gorky University. 25: 119–136. (In Russ.)
- Bakanina F.M., Vorotnikov V.P., Lukina E.V., Fridman B.I. 2001. Lakes of the Nizhny Novgorod Region. Nizhny Novgorod. 165 p. (In Russ.)
- Bakka S.V., Bakka A.I. 1998. Kama-Bakalda group of swamps. — In: Wetlands of Russia. Vol. 1. Wetlands of international importance. No. 47. Moscow. P. 65–69. (In Russ.)
- Bakka S.V., Kiselyeva N.Y. 2009. Protected areas in Nizhny Novgorod oblast: Annotated list. Nizhny Novgorod. 560 p. (In Russ.)
- Bayanov N.G. 2002. Zooplankton of the Trans-Volga lakes of the Nizhny Novgorod region. — Proceedings of the State Nature Reserve «Kerzhensky». 2: 87–103. (In Russ.)
- Belyakov E.A., Sakharova E.G., Sokolova A.S. 2020. The current state and dynamics of the flora of several small lakes of the Yaroslavl Region, Russia. — Ecosystem Transforation. 3(4): 15–40. DOI: 10.23859/estr-200519
- Belyakov E.A., Shcherbakov A.V., Lapirova A.G., Shilov M.P. 2017. Morphology and ecological characteristics of *Sparganium* × *longifolium* (Typhaceae) in the central part of the European Russia. — Biosystems Diversity. 25(2): 154–161. DOI: 10.15421/011723 (In Russ.)
- Belyakov E.A., Lapirova A.G. 2018. Morphological and ecological-cenotic features of the relict species *Sparganium gramineum* Georgi (Typhaceae) in waterbodies of European Russia. — Inland Water Biology. 11(4): 417–424. DOI: 10.1134/S199508291804003X
- Biryukova O.V., Shestakova A.A., Vishnyakov V.S., Belyakov E.A. 2020. New data on the distribution of some species listed in the Red Book of the Nizhny Novgorod region. — In: Conservation of rare species of plants and fungi of the Volga basin: Floristic yearbook, 2019. Tolyatti. P. 9–15. (In Russ.)
- Chase M.W., Christenhusz M.J.M., Fay M.F., Byng J.W., Judd W.S., Soltis D.E., Mabberley D.J., Sennikov A.N., Soltis P.S., Stevens P.F., Briggs B., Brockington S., Chautems A., Clark J.C., Conran J., Haston E., Möller M., Moore M., Olmstead R., Perret M., Skog L., Smith J., Tank D., Vorontsova M., Weber A. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. — Botanical Journal of the Linnean Society. 181(1): 1–20. DOI: 10.1111/boj.12385
- Christenhusz M.M., Chase M.W. 2014. Trends and concepts in fern classification. — Annals of Botany. 113(4): 571–594. DOI: 10.1093/aob/mct299

Emadzade K., Lehnebach C., Lockhart P., Hörandl E. 2010. A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of Ranunculeae (Ranunculaceae). — *Taxon*. 59(3): 809–828. DOI: 10.2307/25677670

Ershov I.Yu., Kuzmichev A.I. 2004. Structural and Historical Analysis of the Hydrophilic Flora of the Center of the Russian Plain. — In: Hydrophilic component in comparative floristics. Rybinsk. P. 94–143. (In Russ.)

Garin E.V. 2016. The structure of flora of vascular plants of the Yaroslavl oblast. — *International Journal of Applied and Fundamental Research*. 8(2): 188–193. (In Russ.)

Glazunov V.A., Nikolaenko S.A. 2019. New locations of *Isoetes* L. (Isoetaceae, Lycopodiophyta) in western siberia. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 13(3): 290–294. DOI: 10.24411/2072-8816-2019-10054 (In Russ.)

Hao G., Yuan Y.-M., Hu C.-M., Ge X.-J., Zhao N.-X. 2004. Molecular phylogeny of *Lysimachia* (Myrsinaceae) based on chloroplast trnL-F and nuclear ribosomal ITS sequences. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 31: 323–339. DOI: 10.1016/S1055-7903(03)00286-0

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk Ya Cherdantseva V.M.A, Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya, Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh, Kurbatova L.E., Maksimov Mamatkulov U.K.A.I, Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya, Pisarenko O.Yu, Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya, Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.

Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2004. Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 2: Fontinalaceae – Amblystegiaceae. Moscow. P. 609–944. (In Russ.)

Jaccard P. 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines. — *Bulletin de la Societe vaudoise des sciences naturelles*. 37(140): 241–272. <https://doi.org/10.5169/seals-266440>

Katanskaya V.M. 1981. Higher aquatic vegetation of continental water bodies of the USSR. Methods of study. Leningrad. 187 p. (In Russ.)

Kulikova E.Y., Ermolenkova G.V. 2015. To the question about rare communities of macrophytes of the Belarusian Polesie. К вопросу о редких сообществах макрофитов Белорусского Полесья. — In: Problems of conservation of biological diversity and use of biological resources: materials of the III International Scientific and Practical Conference dedicated to the 110th anniversary of the birth of Academician N. V. Smolsky. Minsk. С. 114–118. (In Russ.)

Kupryjanowicz M., Filoc M., Czerniawska D. 2018. Occurrence of slender Naiad (*Najas flexilis* (Willd.) Rostk. & W.L.E. Schmidt) during the Eemian Interglaciale – An example of a palaeolake from the Hieronimowo site, NE Poland. — *Quaternary International*. 467: 117–130. DOI: 10.1016/j.quaint.2017.12.015

Lapirov A.G., Garin E.V., Belyakov E.A., Shestakova A.A., Makarevich O.A. 2021. Peculiarities of the floristic composition and character of overgrowth of small non-flowing lakes of narach lake group (Belarus). — *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*. 93(96): 26–39. DOI: 10.47021/0320-3557-2021-26-40 (In Russ.)

Lukina E.V., Nikitina I.G. 1977. Phytocenotic features and plant types of floodplain lakes in the Gorkiy region. — In: Terrestrial and aquatic ecosystems. Interuniversity collection. Issue 1. Gorkiy. P. 57–65. (In Russ.)

Maiorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. 2012. Adventive flora of Moscow and Moscow oblast. Moscow. 412 p. (In Russ.)

Martynenko V.A., Poletaeva I.I., Teteryuk B.Yu., Teteryuk L.V. 2003. Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic. Ekaterinburg. 180 p.

- Mayevskiy P.F. 2014. Flora of Middle belt of the European part of Russia. Moscow. 635 p. (In Russ.)
- Moseev D.S., Drovkina S.I. 2017. On the Aquatic Vascular Flora in the lakes of the National Park «Kenezersky» (Arkhangelsk region). — Bot. Zhurn. 102(12): 1633–1649. DOI: 10.1134/S0006813617120043 (In Russ.)
- Nikitina I.G. 1971. On semi-horned lakes in the Gorkiy oblast. — Scientific notes of the Gorkiy State University. Biological series 139: 47–50. (In Russ.)
- Nikitina I.G. 1972. Types of lakes in the Kerzhenets-Vetluga interfluvium, within their lower reaches. — Scientific notes of the Gorkiy State University. Biological series. 112: 156–164. (In Russ.)
- Onyshchenko V.A., Andrienko T.L., Pryadko O.I. 2016. Vegetation of biloozerska part of rivnensky nature reserve. — Biological systems. 8: 98–107. (In Ukr.)
- Papchenkov V.G. 2000. The List of flora of vascular plants of reservoirs and watercourses of the Upper and Middle Volga basin. — In: Catalogue of plants and animals in the Volga River basin. Yaroslavl. P. 134–165. (In Russ.)
- Papchenkov V.G. 2001. Vegetation cover of water bodies and water courses of the Middle Volga region. Yaroslavl. 214 p. (In Russ.)
- Petushkova N.P., Dementieva S.M. 2008. Higher hydrophytes listed in the Red data book of Tver region. — Bulletin of Tver State University. Series: Biology and Ecology. 7: 72–183.
- Philippov D.A. 2014. Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region). — Voda: khimiya i ekologiya. 7(73):10–17. (In Russ.)
- Philippov D.A. 2015. Flora of wetland «Shichenskoe» (Vologda Region, Russia). — Phytodiversity of Eastern Europe. 9(4): 86–117. DOI: 10.24411/2072-8816-2015-10033 (In Russ.)
- Red Data Book of Russian Federation (plants and fungi). 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.)
- Red Data Book of the Nizhniy Novgorod region. Vol. 2: Vascular plants, bryophytes, algae, lichens, fungi. 2017. Kaliningrad. 304 p. (In Russ.)
- Romanov R.E., Biryukova O.V., Bondarev O.O. 2015. The Charophytes (Streptophyta, Charales) of Nizhny Novgorod Region. — Bot. Zhurn. 100(5): 443–452. DOI: 10.1134/S0006813615050026 (In Russ.)
- Romanov R.E., Chemeris E.V., Vishnyakov V.S., Chepinoga V.V., Azovskii M.G., Kuklin A.P., Timofeeva V.V. 2014. *Chara strigosa* (Streptophyta: Charales) in Russia. — Bot. Zhurn. 99(10): 1148–1161. (In Russ.)
- Sadokov D.O., Philippov D.A. 2017. On overgrowing of mire lakes in Darvinskiy state reserve. — Transactions of IBIW RAS. 79(82): 183–188. DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10062 (In Russ.)
- Tetryuk B.Yu. 2012. Flora of the ancient Lakes of European North-East of Russia. — Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 14(1): 82–90. (In Russ.)
- Tokar O.E., Nikolayenko S.A. 2015. Features of the addition of water and coastal water Partial Flora of Lakes of the Ishim district of the Tyumen region. — Ekologicheskiy monitoring i bioraznoobrazie. 3: 40–45. (In Russ.)
- Wetlands of Russia. Kamsko-Bakaldinskaya group of swamps (including the state nature reserve «Kerzhensky»). 2011–2021. <http://www.fesk.ru/wetlands/10.html> (accessed: 05.05.2021). (In Russ.)