К ИЗУЧЕНИЮ ПОЛУШНИКОВЫХ ОЛИГОТРОФНЫХ ОЗЕР ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ: ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩАЯ БИОТА КАК ИНДИКАТОР ИХ ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА

М. В. Марков

Московский педагогический государственный университет, Россия, 119991, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1/1
E-mail: markovsmail@gmail.com

RESEARCH OF THE ISOETID OLIGOTROPHIC LAKES IN TVER REGION: PHOTOSYNTHETIC BIOTA AS THEIR TROPHIC STATE INDICATOR

M. V. Markov

Moscow Pedagogical State University, 1/1 Malaja Pirogovskaja street, Moscow, 119991, Russia
E-mail: markovsmail@gmail.com

Аннотация. Актуальность и цели. Уязвимость олиготрофных изоэтидных озер как местообитаний редких и реликтовых макрофитов, включая лобелию Дортманна, к загрязнениям (особенно к евтрофикации) делает выявление методами биоиндикации трофического статуса ряда озер Тверской области, и в том числе озер Бельского и Коломенского, из-за противоречивости данных литературы о них весьма актуальным. *Материалы и методы.* В 2015–2016 гг. было проведено обследование прибрежно-водных растений озер и, в первую очередь, лобелии Дортманна, водорослей (макро- и микрофитов) и цианопрокариот, известных индикаторными свойствами (фотографирование и подсчет особей ряда популяционных локусов, сбор и проращивание семян, морфолого-анатомический анализ). *Результаты.* Информацию о сходстве трофического статуса обследованных озер и отсутствии в настоящее время связи между ними через протоку приходится признать не соответствующей действительности. Вода из Бельского озера, особенно в весеннее время, по протоке перетекает в Коломенское озеро, но при этом озера существенно и достоверно отличаются по своему трофическому статусу: Бельское озеро – олиго-, а Коломенское – евтрофное. Охранный статус Бельского озера нуждается в повышении с регионального до федерального уровня. *Выводы.* Установленное или подтвержденное нами произрастание нескольких охраняемых и уязвимых видов фототрофной биоты, в первую очередь лобелии Дортманна, двух видов хары: *Chara virgata*, *Ch. fragifera* и редкого уязвимого цианопрокариотного эпифита *Gloeotrichia pismum* служит серьезным основанием для организации мониторинга трофического статуса Бельского озера как уникальной для своего региона водной экосистемы. Состояние популяции *Lobelia dortmanna* с учетом численности ее локусов, ежегодного цветения, формирования способных к немедленному прорастанию семян и влияния на придонный кислородный режим озера можно признать удовлетворительным, хотя и отмечая негативное воздействие на нее купающихся в озере людей. Охранный статус лобелии Дортманна, безусловно, надо повысить до 2/EN как в соседней Вологодской области. Использование видов хары в качестве индикаторов сохранения олиготрофного состояния Бельского озера, наряду с такими микрофитными водорослями и цианопрокариотами, как *Gloeotrichia pismum* Born. et Flah., в ходе периодически проводимых наблюдений за биотой и гидрохимическими характеристиками позволит лучше понять биологические и абиотические условия, обеспечивающие сохранение таких уникальных озер, как Бельское.

Ключевые слова: олиготрофные озера, редкие макрофиты, изоэтиды, *Lobelia Dortmanna*, харовые, евтрофикация.

Для цитирования: Марков, М. В. К изучению полушниковых олиготрофных озер Тверской области: фотосинтезирующая биота как индикатор их трофического статуса / М. В. Марков // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (1). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-4>

Abstract. *Relevance and goals.* The extreme vulnerability of isoetid oligotrophic lakes as habitats of rare and even relict macrophytes (including *Lobelia dortmanna*) to substantial deterioration (especially to eutrophication) considerably actualizes the study of a trophic state in some Tver region lakes (including Bel'skoe lake and Kolomenskoe lake) by means of bioindication methods due to data inconsistency. *Materials and methods.* In 2015–2016 we studied water plants, cyanoprocaryotes and algae (macro- and microphytes) in these two lakes (taking photos, counting species, collecting and germinating seeds, morphology and anatomy analysis) with a special relevance to some littoral locus in population of *Lobelia dortmanna* as well as collected stoneworts *Chara virgata* (= *Ch. delicatula*) and *Ch. fragifera* at the shallow of Bel'skoe lake. *Results.* The published data on similarity of trophic status in both lakes and absence of a connection between them via channel is not true. Water from Bel'skoe lake moves to the Kolomenskoe lake via narrow channel and sometimes (as it was in August 2016) reveals noticeable current and thus provides communication between the lakes but there is obvious difference in their

trophic status: Bel'skoe is an oligotrophic lake and Kolomenskoe is a eutrophic lake. The protection status of the former must be raised to the Federal level. **Conclusions.** A proved presence of some endangered vulnerable species (*Lobelia dortmanna*, stoneworts *Chara virgata* and *Ch. fragifera*, rare cyanoprokaryotic epiphyte *Gloeotrichia pismus* etc.) among phototroph biota must serve as a ground for organizing permanent monitoring of Bel'skoe lake trophic state as a unique ecosystem in the region. *Lobelia* population state can be recognized as relatively stable by taking into account its density, seed reproduction ability and its influence on oxygen regime at the lake bottom. But it seems reasonable to raise protection status of *Lobelia* to 2/EN as in adjacent Vologda region. Using endangered and disappearing stoneworts species as indicators of maintaining eutrophication in Bel'skoe lake will help to gain a better understanding of the biological and environmental conditions defining conservation of such unique shallow oligotrophic lakes.

Key words: oligotrophic lakes, rare macrophytes, isoetids, *Lobelia Dortmanna*, stoneworts, eutrophication.

For citation: Markov M.V. Research of the isoetid oligotrophic lakes in Tver region: photosynthetic biota as their trophic state indicator. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017;2(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-4>

Введение

Территория Тверской области, и особенно северо-западная ее часть, примыкающая к Валдайской возвышенности, испытала мощное воздействие нескольких покровных оледенений. Именно здесь встречаются многочисленные следы деятельности ледников – камовые холмы, принимающие иногда грядобразную форму (Вышневолоцкая гряда), и множество озер, чередующихся с конечноморными всхолмлениями [1]. Из восьми озерных районов, охарактеризованных Л. Д. Закуленковым [2] в обзорной работе по озерам Тверской области, шесть, и в том числе Верхнемстинский (или Вышневолоцко-Бологовский) озерный район, включающий в себя свыше 250 озер, расположены именно в ее западной и северо-западной частях. Л. Д. Закуленков обращает внимание на то, что «классификация, созданная на основании изучения озер Швеции и Германии, недостаточно соответствует условиям северо-запада Европейской части» России [2, с. 222] и отмечает отсутствие здесь типичных олиготрофных озер. В то же время некоторые из озер названного района, и прежде всего озеро Бельское, явно производят впечатление олиготрофных. Поэтому в 2015–2016 гг. было проведено исследование фотосинтезирующей биоты двух близко расположенных озер – Бельского и Коломенского. Указания (фигурирующие в литературе) [3] на то, что ныне эти озера, хотя и соединялись раньше протокой, в настоящее время не соединяются, а также на то, что они очень близки по трофике, выглядят, по меньшей мере, необоснованными и потому нуждаются в тщательной проверке.

Цель исследования – оценка трофического статуса озер по составу фотосинтезирующей биоты и участию в нем индикаторных видов, уже зарекомендовавших себя в этом качестве, судя по данным литературы.

Задачи:

1) уточнить трофический статус и современное состояние экосистемы Бельского озера в сравнении с Коломенским и, выявив состав и учитывая индикаторные свойства фотосинтезирующей биоты (цианопрокариот, водорослей, растений), уточнить природоохранный статус Бельского озера;

2) охарактеризовать состояние популяции *Lobelia dortmanna* на основе приблизительной оценки численности надводных репродуктивных побегов в отдельных популяционных локусах, данных о семенном размножении, анатомических особенностях и влиянии популяций лобелии на некоторые экосистемные свойства озера;

3) уточнить природоохранный статус ряда компонентов фотосинтезирующей биоты Бельского озера с обоснованием соответствующих рекомендаций.

Материалы и методы

Материал (гербарий, альгопробы перифитона и фрагменты растений, зафиксированные в формалине или этаноле) был собран с мая по сентябрь 2015–2016 гг. В лаборатории лезвиями бритвы делали срезы вегетативных органов лобелии, которые перед микроскопированием окрашивали флороглюцином с концентрированной HCl для выявления лигнифицированных тканей.

Приблизительные подсчеты для характеристики численности надводных счетных единиц проводили в популяции лобелии в нескольких отдельных, ограниченных друг от друга и компактных локусах. Между локусами вклиниваются участки песчаного дна без какой-либо заметной растительности.

Для выявления трофического статуса озера применяли метод биоиндикации, регистрируя присутствие видов, индикаторные свойства ко-

торых были исследованы лимнологами и получили количественные характеристики.

Достоверность биоиндикации существенно повышается с увеличением числа индицирующих видов. Поэтому на основе известных Европейских классификаций мы выбрали виды растений, которые в этих классификациях, вне зависимости от методов и принципов, используемых их авторами, занимают одинаковые позиции и характеризуются как чувствительные или толерантные к евтрофикации. Помимо этого также были проанализированы альгопробы перифитона, выявлены виды микроводорослей и цианопрокариот, известные своими индикаторными свойствами.

Для качественного анализа состава планктона была использована планктонная сеть [4]. Обработка проводилась традиционными методами микроскопирования (стереомикроскоп МБС-9, микроскопы Биомед-5, Микмед-2, Motic DMBA 300), макро- и микрофотографирования цифровой камерой Nikon Coolpix L22. Сосудистые растения были определены, им бы-

ли даны названия по «Флоре средней полосы Европейской части России» П. Ф. Маевского [5], водоросли и цианопрокариоты – по определителю пресноводных водорослей [6] и атласу гидробионтов [7]. Экологические группы индикаторов цианопрокариот и водорослей выделялись по методике С. С. Бариновой [8].

Результаты и обсуждение

Озера Бельское и Коломенское (рис. 1) расположены в Вышневолоцком районе Тверской области в верховьях реки Мсты (в бассейне ее левого притока р. Рудинки) и относятся к озерам Балтийской озерной области [10]. Бельское озеро издавна известно как одно из интереснейших озер ледникового происхождения, в котором еще в 1930-х гг. (также, как в озере Сабро) В. Л. Комаровым, С. В. Юзепчуком и экспедицией Калининского пединститута была найдена лобелия Дортманна (*Lobelia dortmanna* L.).

Рис. 1. Расположение Бельского и Коломенского озер относительно друг друга на картах разного масштаба: 1 – на основе снимка со спутника Wikimapia; 2 – фрагмент картосхемы с группой озер, обследованных Л. Л. Россолимо [9]; наши объекты и соединяющая их протока показаны стрелкой

Знаток тверской флоры М. Л. Невский [11] особо отметил находку этого растения, считая его единственным представителем атлантических видов во флоре области. Он подчеркнул, что в оз. Сабро лобелию нашли «в значительном количестве экземпляров», но ничего не сообщил об обилии в озере Бельском. Позднее лобелия была найдена еще в нескольких озерах Осташковского (оз. Сиг, оз. Трояхское) и Вышневолоцкого (оз. Ящино) районов [12]. В ряде озер лобелии сопутствуют: полушник озерный *Isoetes lacustris*, полушник колючеспорый *I. echinospora*, шилолистник водный *Subularia aquatica*, которые включены лимнологами в группу изозитидов. Изозитидами называют часто доминирующие в растительном покрове олиготрофных озер относительно мелкие погруженные в воду сосудистые растения с короткими жесткими листьями и большими корнями, масса которых более половины всей массы тела растения.

На основе неоднократных посещений Бельского озера был сделан вывод об относительной стабильности популяции лобелии. Популяция, судя по нашим наблюдениям и приблизительным подсчетам надводных репродуктивных побегов (от 140 до 458 экз. на локус), действительно чувствует себя неплохо (рис. 2), и численность ее не снижается, хотя она и испытывает явно негативное воздействие рекреации. Особенно сильный антропогенный пресс от купания местного населения, по мнению А. Г. Лапирова (личное сообщение), испытывают популяционные локусы лобелии в северо-восточной части озера у деревни Белое, т.е. именно в той его части, где с лобелией соседствуют два охраняемых вида полушников *Isoetes lacustris* L. и *I. echinospora* Durieu. Это внушает определенные опасения за судьбу редких растений и заставляет искать дополнительные меры их охраны.

Рис. 2. Один из локусов популяции лобелии Дортманна на мелководье в восточной части Бельского озера 25.09.2015

Розеточные листья лобелии весьма хрупкие, легко отламываются, когда на них наступают, и, вероятно, поэтому в августе 2016 г. много отломанных листьев можно было найти на уреze воды в окрестностях пляжа. В конце июля 2016 г. удалось наблюдать цветение лобелии (рис. 3 – 1, 2) – присутствие открытых цветков

на самых верхних частях удлиненных побегов над несколькими сформированными ранее плодами. До 5 августа в озере из-за обильных дождей заметно поднялся уровень воды, так что над ее поверхностью остались видны единичные кисти лобелии, причем практически во всех плодах, включая затопленные, к

этому времени уже находились зрелые коричневые семена с характерной скульптурой поверхности кожуры (см. рис. 3 – 3, 4). Выяс-

нилось, что, высыпавшиеся или извлеченные из плодов, эти семена быстро тонут и опускаются на дно.

Рис. 3. Цветение (1, 2), плоды и созревшие семена (3, 4), проростки лобелии Дортманна (5) в популяции на Бельском озере; (сд) – семядоли, пк – придаточный корень, отходящий от семядольного узла

Собранные нами семена были сразу же помещены под тонкий слой воды на фильтровальную бумагу в чашки Петри, которые были поставлены на окно в лаборатории и находились при температуре 16–22 °С вплоть до ноября, когда началось их одновременное прорастание.

По данным литературы [13] в 2014 г. опыты с проращиванием семян лобелии, собранных с растений Бельского озера и хранившихся после

сбора в разных условиях, показали, что свежесозревшие семена лобелии способны прорасти, но даже кратковременное сухое хранение негативно сказывается на их прорастании. Так же, как О. А. Лебедева и Е. А. Беляков [13], мы наблюдали выдавливание семенной крышечки (оперкулюм) первичным корешком прямого зародыша (рис. 4) и отмечали выемчатость семядолей (рис. 5).

Рис. 4. Извлеченный из семенной кожуры прямой зародыш семени лобелии (в центре) с семенной крышечкой (оперкулюм) внутри семенной кожуры; **к** – пустая семенная кожура

Рис. 5. Проросток (слева), только что сбросивший семенную кожуру (**к**) с семядолями (**сд**), гипокотилем (**гк**), коллетом, несущим волоски (**вк**), и первичным корешком (**пк**); семядоли с еще не сброшенной семенной кожурой (в центре) и верхушка проростка (справа) с выемчатыми семядолями (**сд**) и появляющимся первым настоящим листом

Однако трудно согласиться с утверждением [13, с. 377], что граница между первичным корнем и гипокотилем у проростков морфологиче-

ски не выражена. На рис. 5 хорошо видно, что на этой границе есть хоть и небольшое, но вздутие гипокотilea (т. н. коллет), и оно покры-

то волосками (*вк*), обозначающими границу. Но это не корневые волоски, а именно волоски коллета [14], формирующиеся по своим правилам (отходят по одному от каждой (!) клетки наружного слоя коры) и со своими функциями (ориентация и закрепление зародыша, покидающего семенную кожуру в ходе прорастания).

В зарослях лобелии на поверхности воды, а впоследствии и вблизи уреза воды, обнаружены плавающие проростки с двумя семядолями и двумя-тремя линейными настоящими листьями. У проростков, найденных первыми, уже не было никакой связи с кожурой, из-за чего, несмотря на сходство с опубликованными [15] крайне схематичными изображениями проростков лобелии, у нас не было уверенности, что это ее проростки. Но на двух проростках, найденных позднее, кожа присутствовала, а характерная скульптура ее поверхности доказывала принадлежность к виду лобелия Дортманна (см. рис. 3 – 5). Дальнейшую судьбу таких плавающих проростков выяснить не удалось. Ясно только, что они уже имели развитую аэренхиму и вместе с ней приобрели, в отличие от семян, положительную плавучесть. Возможно, их всплытие связано с неблагоприятным воздействием купающихся людей, препятствующим нормальному укоренению проростков в субаквальном грунте.

Уже сам факт произрастания и нормального прохождения всего жизненного цикла, плодоношения и возобновления лобелии в составе экосистемы Бельского озера свидетельствует в пользу олиготрофности этого озера, которая отличает его от евтрофного озера Коломенско-

го, где лобелию не отмечали и где, по видимому, ее не было и раньше. Уникальность Бельского озера состоит в том, что оно все еще сохраняет свойства олиготрофного, несмотря на небольшую глубину.

В определении, которое дают гидробиологи олиготрофным озерам, на первом месте обычно стоит указание на их глубоководность. В изданном МГУ учебнике читаем об олиготрофных озерах: «это глубокие, слабопрогреваемые озера... с резко выраженной границей между береговыми и глубинными областями и слабым развитием растительности в прибрежной зоне. Донные отложения бедны органическими веществами. Олиготрофные озера ... высоко прозрачны, в них большее содержание кислорода..., в придонных слоях оно не падает ниже 60–70 % ...» [16, с. 64]. В этом определении только начальные утверждения не подходят к характеристике Бельского озера, которое в силу своей мелкости прогревается весьма равномерно.

Однако слабое развитие растительности в прибрежной зоне (рис. 6), высокая прозрачность воды, чистое песчаное дно на большей части площади и высокое насыщение воды кислородом вплоть до максимальных глубин, отмеченное еще с 1930-х гг. [9] – это черты Бельского озера. Правда, авторы цитируемого выше учебника поясняют, что «...классификация (по трофности – М. М.) характеризует лишь крайние типы озер. В природных условиях озера представляют собой чрезвычайно большое разнообразие переходных форм» [16, с. 65].

Рис. 6. Песчаная литораль с плавным нарастанием глубины в восточной части озера

Особенность Бельского озера состоит в том, что оно мелководное (максимальная глубина не превышает 2,5 м), а с востока на значительном протяжении имеет песчаную литораль с чрезвычайно плавно нарастающей глубиной (см. рис. 6). Озера этого типа благодаря их уникальной биоте и присутствию в ее составе изозтов *Isoetes lacustris*, *I. echinospora* и лобелии *Lobelia dortmanna* относятся к группе изозтидных (полушниковых) озер, иногда называемых и лобелиевыми озерами [17, 18].

Изозтиды, и лобелия Дортманна в том числе, формируют листья и корни, пронизанные системой пустот, лакун, которые служат для

эффективного внутреннего транспорта газов и обеспечивают замечательное морфологическое приспособление для использования CO_2 оседающих на дно частиц в фотосинтезе (рис. 7, 8). Лобелия выживает в древних по условиям местообитаниях – олиготрофных озерах с мягкой водой – благодаря газообмену O_2 и CO_2 через корни и поглощению ЭМП из осадков [19, 20]. Ее фотосинтез почти полностью (на 95 %) зависит от CO_2 , напрямую полученного из осадков, и потому она вкладывает очень большую биомассу в газопроницаемые корни, причем крупные лакуны листьев и корней (см. рис. 7, 8) связаны в единую систему [21, 22].

Рис. 7. Розеточный побег лобелии (слева) и часть розеточного побега с основанием цветоноса (справа): стрелки указывают участки листа (1), корня (2) и цветоноса (цв), где были сделаны срезы; на срезе цветоноса – сердцевина (сц)

Рис. 8. I. Поперечный срез розеточного побега: л – лакуны листьев; к – корни; сц – сердцевина; II. Поперечный срез листа с показом двух крупных лакун (1), разделенных продольной перегородкой (2) и проводящего пучка главной жилки с обкладкой (3); III. Поперечный срез корня (Г) с крупными полостями в аэренхиме (аэ) коры и мелким проводящим пучком в центре

Экологическое преимущество использования CO_2 получается благодаря более высокой концентрации двуокиси углерода в воде между частицами седиментов, чем в толще мягкой воды озер [20]. Упомянутые выше высокие концентрации кислорода в придонной области Бельского озера вполне логично объяснить именно особенностями фотосинтетической деятельности лобелии.

К урезу воды в Бельском озере вплотную подступает березово-осиновый лес с черной ольхой и отдельными соснами (опад в виде сосновых или черноольховых шишечек и веток можно видеть на песчаном дне). Его можно считать лесом умерного, пойменного типа, хотя паводковые явления здесь выражены слабо и бывают связаны с количеством выпадающих осадков. Подъем воды (о котором говорилось выше) после обильных летних дождей приводит к заметному снижению прозрачности воды из-за смыва частиц с подтопляемого берега и может способствовать евтрофикации.

По крайней мере, весной и летом вода из Бельского озера, по нашим наблюдениям, проведенным в начале июня и начале августа 2016 г., перетекает в Коломенское; течение было в это время не просто заметным, но весьма интенсивным, а после летнего подъема воды в озерах стало еще сильнее. Несмотря на наличие контакта между озерами, трофический статус их

заметно отличается, а это проявляется в разной степени их зарастания.

Тростник южный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., схеноплектус озерный *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla и другие «зарастатели» эвтрофирующихся озер на Бельском озере присутствуют, но пока их редкие заросли занимают сравнительно небольшие площади и несколько смещены в сторону больших глубин (рис. 9). На Коломенском озере – картина иная (рис. 10). Здесь заросли тростника доходят часто до уреза воды и даже заходят под полог ивняка.

На фото (см. рис. 2) можно увидеть, что в Бельском озере розетки лобелии густо покрывают дно в тех участках, где тростника нет или там, где он не образует сплошных зарослей. С розетками лобелии соседствуют другие виды полностью погруженных макрофитов, и это заметно на фотографии по расплывчатости контура подводного яруса.

Среди таких спутников лобелии найдены хара (*Chara virgata* Kützinger) и рдест нитевидный (*Potamogeton filiformis* Pers.) – вид олиготрофных озер, занесенный в Красную книгу области и найденный ранее в Бельском озере [23, 24]. Указания на произрастание в озере хары в литературе до недавнего времени были отрывочны, без уточнения видовой принадлежности [25].

Рис. 9. Тростник южный (на левом снимке) и схеноплектус озерный (справа) на мелководье Бельского озера

Рис. 10. Заросли тростника южного на мелководье (слева) и вдоль береговой линии (справа) Коломенского озера

Найденный нами в Бельском озере в сентябре 2015 г. вид хары – это редкий вид *Chara virgata* Kützing. Прежнее и до недавнего времени широко используемое название этого вида – хара изящная *Chara delicatula* Ag. или хара ломкая подвид изящная (*Ch. fragilis* Desv. subsp. *delicatula* A. Br.). Он занесен в Красные книги трех соседних областей (Псковской, Новгородской и Вологодской) и явно заслуживает занесения в Красную книгу Тверской области, в первых двух выпусках которой даже

нет раздела по водорослям. Размеры однодомного кустящегося от основания таллома водоросли – около 10 см (рис. 11), стебли тонкие, чисто-зеленые без видимой инкрустации известью с гроздьями округлых белых клубеньков в их нижней части. «Прилистники» (стипулоды) располагаются в двух рядах, причем на каждый «лист» приходится по две пары, в верхнем ряду удлиненные (см. рис. 11), а в нижнем рудиментарные, едва заметные в форме неправильно округлых клеточек.

Рис. 11. Слева вверху *Chara virgata* (1) *O* – оогонии с коронкой (*K*); *A* – антеридии (2) хара рядом с лобелией (3) на глубине ~2 см; *S* – стипулоды; *P* – папиллы (4)

Чуть ниже стипулод видны папиллы – небольшие бугорки на поверхности междоузлия. В августе 2016 г. в Бельском озере был найден еще

один вид хары *Chara fragifera* Durieu, отличающийся от хары прутьевидной *Ch. virgata* двудомностью и более мелкими стипулодами (рис. 12).

Рис. 12. Женский экземпляр двудомной хары *Chara fragifera* Durieu: *I* – внешний вид таллома; *1* – клубеньки; *2* – оогонии; мутовки веточек таллома с оогониями (*II*) и стипулодами (*III*); оогонии с коронками (*IV*)

Текст этой статьи готовился к печати, когда в нашем распоряжении оказалась свежая публикация о результатах обработки гербарных образцов, хранящихся в ИБВВ РАН и определенных Р. Е. Романовым, и первой для области находке в оз. Бельском в окрестностях дер. Белое *Chara virgata* совместно с *Chara globularis* и *Nitella flexilis* [26]. Специалист по харовым Р. Е. Романов в публикациях [27] неоднократно подчеркивал важность регистрации всех находок представителей этой группы, которые выступают в роли биоиндикаторов чистых, бедных биогенными элементами олиготрофных вод [28, 29] и чутко реагируют на евтрофикацию.

Многие виды харовых стали редкими и исчезающими в Европе, а некоторые уже считаются исчезнувшими с территории ряда евро-

пейских стран [18]. Уже неоднократно в публикациях говорилось и о необходимости охраны *Chara virgata*, присутствие которой в нашем случае важно именно в аспекте индикации олиготрофного статуса Бельского озера.

Данные о составе видов микроводорослей в альгопробах занесены в табл. 1, где для каждого из выявленных видов гидробионтов, включая сосудистые растения, проставлены значения обилия по зонам самоочищения (Marvan et al., 2005 цит. по [30]) и индексы сапробности S_i . Вычисление средней величины индекса сапробности для водорослей и цианопрокариот в пробе ($1,26 \pm 0,09$) и отдельно для сосудистых растений, по которым есть данные в цитируемой работе ($1,74 \pm 0,2$), показало, что Бельское озеро с полным правом можно отнести к олиготрофным озерам с чистой водой.

Таблица 1

Выявленные виды цианопрокариот, водорослей и сосудистых растений Бельского озера с распределением обилия индикаторов по шести зонам самоочищения и усредненными для каждого вида значениями индекса сапробности Marvan et al., 2005 по [30]

	$a_j (j = 0, \dots, 6)$							S_i
	0	1	2	3	4	5	6	
	x	o	b	a	p	i	m	
Водоросли и цианопрокариоты:								
<i>Chroococcus turgidus</i> (Kütz.) Nag. f. <i>turgidus</i>	–	7	3	–	–	–	–	1,3
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Näg.	–	4	6	–	–	–	–	1,6
<i>Aphanothece nidulans</i> Richt.	–	9	1	–	–	–	–	1,1
<i>Gloeotrichia pisum</i> Born. et Flah.	–	3	7	–	–	–	–	1,7
<i>Plectonema tomasinianum</i> Gom.	6	4	–	–	–	–	–	0,4
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz.	4	6	–	–	–	–	–	1,9
<i>Cymbella subaspera</i> Kramm.	6	4	–	–	–	–	–	1,7
<i>Epithemia argus</i> (Ehrb.) Kütz.	–	5	5	–	–	–	–	1,8
<i>Bulbochaete elatior</i> Pringsh.	1	6	3	–	–	–	–	1,2
<i>Coleochaete scutata</i> Bréb.	1	6	3	–	–	–	–	1,2
<i>Coleochaete soluta</i> Pringsh.	1	6	3	–	–	–	–	1,2
<i>Pleurotaenium truncatum</i> (Bréb.) Näg.	1	7	2	–	–	–	–	1,1
<i>Tetmemorus granulatus</i> (Bréb.) Ralfs	2	8	–	–	–	–	–	0,8
<i>Coelastrum cambricum</i> Arch.	–	8	2	–	–	–	–	1,2
<i>Fragilaria construens</i> (Ehrb.) Grun.	1	6	3	–	–	–	–	1,3
<i>Gomphonema ventricosum</i> Greg.	7	3	–	–	–	–	–	0,7
<i>Geminella mutabilis</i> (Näg.) Wille	–	8	2	–	–	–	–	1,2
<i>Scenedesmus acutus</i> (Meyen) Chod.	–	1	8	1	–	–	–	2,0
<i>Scenedesmus obliquus</i> mt. <i>dimorphus</i> (Turp.) Kütz.	–	2	6	2	–	–	–	2,0
<i>Cosmarium praemorsum</i> Bréb.	–	8	2	–	–	–	–	1,2
<i>Cosmarium formosulum</i> Hoffm.	–	2	8	–	–	–	–	1,8
<i>Closterium striolatum</i> Ralfs	1	9	–	–	–	–	–	0,9
<i>Stauroneis anceps</i> Ehrb.	1	5	4	–	–	–	–	0,3
<i>Ceratoneis arcus</i> (Ehrb.) Kütz.	7	3	–	–	–	–	–	0,7
<i>Chara virgata</i> Kütz.	–	8	2	–	–	–	–	1,2
Сосудистые растения:								
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	–	6	3	1	–	–	–	1,5
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) R. Br.	1	7	2	–	–	–	–	1,1
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	–	2	5	3	–	–	–	2,1
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	–	3	3	3	1	–	–	2,2
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	–	3	6	1	–	–	–	1,8

В табличном списке индикаторов, присутствие которых подтверждает наше предположение об олиготрофности Бельского озера, значится редкий вид цианопрокариот – глеотрихия гороховидная *Gloeotrichia pisum* (C. Agardh) Thuret ex Bornet & Flhault. Этот эпифитный diaзотрофный цианопрокариот, формирующий сферические ко-

лонии, погруженные в гелеобразный матрикс, который позволяет приклеиваться к подводным растениям, обнаружен на талломах хары в прибрежной зоне озера на песчаной отмели (рис. 13). Он занесен в Красную книгу Санкт-Петербурга как уязвимый вид (статус 3), быстро исчезающий при евтрофикации водоема.

Рис. 13. Диазотрофный цианопрокариот глеотрихия гороховидная *Gloeotrichia pisum* (C. Agardh) Thuret ex Bornet & Flhault

Харовые водоросли характеризуются резким едким запахом, который ассоциируется с чесночным. За это они долгое время считались репеллентами для растительноядных личинок или даже токсичными для некоторых личинок комаров [31]. Обычную редкость эпифитов на харовых, равно как и низкую плотность планктона вокруг них в системах с их доминированием [32], объясняли аллелопатией [33]. Аллелопатическое воздействие в случае его проявления со стороны особей хары, по-видимому, очень избирательно, если учесть высокую встречаемость эпифитного цианопрокариота *Gloe-*

otrichia pisum на их талломах. При этом нельзя не отметить резкого неприятного запаха, который явственно ощущается при извлечении талломов из воды. Ассоциация двух индикаторов олиготрофных озер представляется вполне закономерной.

Рдест злаковый, индикатор олиготрофности из числа сосудистых растений, представлен формой *Potamogeton gramineus* s. l. Образует редкие заросли на самом мелководье, где от его погруженных в песок корневищ четкими цепочками выстраиваются побеги с линейными подводными листьями граминоидного типа (рис. 14).

Рис. 14. Рдест злаковый *Potamogeton gramineus* s. l. с продолговатыми плавающими листьями и линейными подводными листьями граминоидного типа (слева); цепочки побегов от одного ветвящегося корневища на песчаном дне литорали (справа)

На основе всех известных европейских классификаций [29] мы выбрали 18 видов, которые в этих классификациях, вне зависимости от методов и принципов, используемых их авторами, занимают одинаковые позиции и характеризуются как чувствительные или толерантные к евтрофикации.

В список чувствительных входят все крупные изоэтиды и некоторые харовые водоросли,

тогда как большинство лемнид попало в список видов толерантных. В табл. 2 можно видеть, что большинство водно-прибрежных видов, встречаемых на Бельском озере, относится к чувствительным, тогда как в Коломенском озере явно преобладают толерантные виды, а чувствительные в настоящее время практически не встречаются, хотя некоторые из них и отмечались там ранее.

Таблица 2

Список европейских чувствительных к евтрофикации и толерантных к ней водно-прибрежных видов растений, составленный на основе применения разных методов сравнения и общеевропейских баз данных [29]

Чувствительные виды	Озера	Толерантные виды	Озера
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	Б, К	<i>Callitriche cophocarpa</i> Sendtner	Б, К
<i>Isoetes echinospora</i> Durieu	Б	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	К
<i>I. lacustris</i> L.	Б	<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	К
<i>Lobelia dortmanna</i> L.	Б	<i>Potamogeton crispus</i> L.	К
<i>Ranunculus reptans</i> L.	Б, К	<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch	Б, К
<i>Subularia aquatica</i> L.	Б?	<i>P. pectinatus</i> L.	К
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	Б	<i>Ranunculus circinatus</i> Sibth.	Б, К
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	Б	<i>Stratiotes aloides</i> L.	Б, К
<i>Chara delicatula</i> (=Ch. <i>virgata</i>)	Б	<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	Б

П р и м е ч а н и е: сокращенные названия озер К – Коломенское; Б – Бельское.

В самое недавнее время выяснилось, что арбускулярная микориза, широко распространенная в наземных экосистемах, формируется и у водных растений, в частности у лобелии Дортманна, помогая адаптироваться к использованию бедных элементами минерального питания субаквальных грунтов. Молекулярными методами установлено, что в составе богатого видами грибного сообщества, обитающего в корнях *L. dortmanna*, в большей мере представлены виды семейства Archaeosporaceae и в меньшей мере – семейства Glomeraceae, характерного для наземных экосистем. При этом 15 % выявленных видов не были описаны ранее. Интенсивность микоризной инфекции и число выявленных таксонов микоризообразователей снижалась по градиенту трофности от олиготрофных озер к мезотрофным [34]. Есть все основания думать, что в уникальность экосистемы Бельского озера вносят свой вклад и микосимбионты лобелии как представители грибной биоты.

Находясь в составе каскада озер, соединенных узкими ручьевыми протоками, Бельское озеро, имея округлые формы, относительно небольшие размеры (длина 2,5 км, ширина 1,3 км, площадь 2,7 км²) и сравнительно небольшую глубину (максимальная – 2,30, средняя – 0,95 м), сохранилось удивительно чистым и прозрачным в отличие от Коломенского озера. По особенно-

стям оно тяготеет к наиболее олиготрофным в центрально-балтийской группе из 316 озер на территории десяти европейских стран. Озера были включены в базу по индикаторным признакам биоты и главным образом составу макрофитов (в базе их учтено 789 видов), среди которых идентифицированы индикаторы состояния, в первую очередь, трофности [35]. Из озер центрально-балтийской группы Бельское озеро можно отнести к третьему типу – равнинным, неглубоким, с песчаным дном и произрастанием лобелии Дортманна.

Среди большого числа естественных последниковых водоемов Европы лобелиевые или изоэтидные озера всегда вызывали и вызывают наибольший интерес. Они отличаются от других озер мягкостью воды, бедностью кальцием и элементами минерального питания, а также произрастанием редких реликтовых и уязвимых видов растений (таких как *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora*, *Isoetes lacustris*, *Sparganium angustifolium*, *Juncus bulbosus*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Ranunculus reptans*), формирующих фитоценозы класса Littorelletea uniflorae Br.-Bl. et R.Tx. 1943 [36]. Например, в Польше насчитывают около 150 таких лобелиевых озер, но их число неуклонно сокращается из-за евтрофикации и закисления [37]. Кроме того, в озерной части Кашубии на северо-западе Польши мониторинг состояния озер позволил установить

снижение численности и постепенное исчезновение из лобелиевых (изоэтидных) озер харовых. Так, если в середине 70-х гг. *Chara delicatula* (= *Ch. virgata*) находили на глубинах 0,3–5 м и при покрытии до 20 %, то в 2006 г. хара осталась только в мелкой литоральной зоне 0,1 м, а ее покрытие не превышало 5 %. Авторы называют этот вид хары типичным для лобелиевых озер с мягкой водой и считают наиболее вероятной причиной снижения ее численности, вплоть до полного исчезновения, евтрофикацию, стресс от механического воздействия, разрушение местообитаний [38] и гумификацию озер [18]. Как отмечено выше, в Бельском озере лобелия растет на разных глубинах, преимущественно на глубине 0,5 м, но может нормально произрастать и на очень малой глубине, при которой верхняя часть розеток оказывается на воздухе (см. рис. 9). Можно видеть, что розетки лобелии окружены кустиками хары, таким образом подтверждается отмеченное в литературе тяготение хары не только к озерам лобелиевого типа, но и к самой лобелии.

По недавно опубликованным данным [39] в соседней с Тверской Вологодской области лобелия Дортманна, включенная в Красную книгу этой области как уязвимый вид (статус 2/EN, тогда как в Красной книге Тверской области у лобелии статус редкого вида 3), встречается в 16 озерах, 11 из которых находятся вне особо охраняемых природных территорий.

Присутствие на Бельском озере нескольких охраняемых и уязвимых видов фототрофной биоты (*Lobelia dortmanna*, *Chara virgata*, *Ch. fragifera*, *Gloeotrichia pismus* и пр.), которых нет даже на соседнем сообщающемся с ним Коломенском озере, подтверждает статус олиготрофности и служит серьезным основанием для организации постоянного и тщательного мониторинга трофического статуса Бельского озера как уникальной водной экосистемы.

Может быть, благодаря своей исключительной мелководности по краям восточной части озеро не очень удобно для купания и рыболовства, и влияние рекреации (помимо купания) пока ограничено разбиванием бутылок – осколки их доньев лежат на мелководье и, благодаря малой глубине и прозрачности воды, видны и только поэтому чуть менее опасны для людей, заходящих в воду. Из шести озер Тверской области, на которых установлено произрастание лобелии, Бельское озеро представляется наиболее достойным всяческой охраны и мониторинга. Из приложения 1 к приказу Министерства природных ресурсов и экологии Тверской области от 18.01.2016 следует, что Бельское озеро и лесные массивы вокруг него на площади 457

га по распоряжению Администрации Тверской области от 20.07.1994 № 402-р включены в число памятников природы регионального значения. Аргументом в пользу мониторинга могут служить полученные за два года и приведенные в настоящей статье результаты наблюдений о динамичности состояния Бельского озера.

Так И. Ю. Ершов [3], называя это озеро последним в перечне наиболее крупных озер Валдайской возвышенности, отмечает, что имевшейся ранее связи с Коломенским озером в настоящее время нет. Однако судя по выше приведенным данным, такая связь в виде протоки, да еще и с заметным течением, есть. Возможно, ее не было в таком виде в тот момент, когда озеро посещал И. Ю. Ершов? Приведем дословную выдержку из текста названной монографии: «Озера Валдайской возвышенности под влиянием нарастающих антропогенных нагрузок трансформируются во вторичные экосистемы. Свидетельством необратимых изменений следует считать выпадение атлантических *Lobelia dortmanna*, *Isoetes lacustris* L. и *I. setacea* из состава растительного покрова оз. Бельского. Вероятно, малочисленные популяции еще можно обнаружить на озерах, но сокращение их численности, в силу рассмотренных факторов, представляется неизбежным» [3, с. 112]. Такое заключение представляется несколько странным и, по меньшей мере, недостаточно обоснованным. О выпадении популяции лобелии Бельского озера нет никаких оснований говорить столь безапелляционно. Можно заподозрить, что автор монографии отреагировал, таким образом, на мало аргументированное замечание А. С. Сорокина [25] о находящейся якобы под угрозой от спускаемых из строящегося карьера в Бельское озеро «грунтовых (!?) вод» популяции лобелии. Но известная с 30-х гг. популяция лобелии в настоящее время представлена несколькими в достаточной мере благополучными локусами, причем по мнению А. С. Сорокина, проводившего, правда, крайне приблизительную оценку численности популяции в 2008 г., ее обилие даже возросло [40].

Ни на минуту не сомневаясь в необходимости повышения охранного статуса и лобелии Дортманна, и всего Бельского озера, признаем, что с реальной опасностью евтрофикации ряда озер, заселенных лобелией, ни в коем случае нельзя бороться, сгущая краски и оперируя априорными суждениями. Впрочем, и оперирование явно завышенными цифрами – плотностью популяционного локуса, якобы достигающей 900 экз. на м² и выше, даже без указания реально возможного метода оценки [40], тоже недопустимо.

Выводы

1. Судя по компонентам фототрофной биоты (альгофлоры и флоры сосудистых растений), Бельское озеро – это олиготрофное полупонижовое (изотрофное) озеро, хотя имеет нетипичную для подобных озер малую глубину. Информацию о сходстве трофического статуса обследованных озер и отсутствии в настоящее время связи между ними через протоку приходится признать не соответствующей действительности. Вода из Бельского озера – особенно в весеннее время – по протоке перетекает в Коломенское, но при этом озера существенно и достоверно отличаются по своему трофическому статусу: Бельское озеро – олиго-, а Коломенское – евтрофное. Охранный статус Бельского озера нуждается в повышении с регионального до федерального уровня.

2. Присутствие нескольких охраняемых и уязвимых видов фототрофной биоты (и в первую очередь лобелии Дортманна) служит серьезным основанием для организации мониторинга трофического статуса Бельского озера как уникальной для своего региона водной экосистемы. Состояние популяции *Lobelia dortmanna* с учетом численности ее локусов, ежегодного цветения, формирования жизнеспособных семян и влияния на придонный кислородный режим озера можно признать удовлетворительным, хотя и отмечая негативное воздействие на нее купающихся в озере людей. Охранный статус лобелии Дортманна, безусловно, надо повысить до 2/EN – как в соседней Вологодской области.

3. Красную книгу Тверской области надлежит дополнить разделом «Водоросли и цианопрокариоты», в который можно включить оба найденных в Бельском озере вида хары и глеотрихию гороховидную.

Список литературы

1. Маевский, В. И. Геологическое строение Калининской области / В. И. Маевский // Природа и хозяйство Калининской области (ученые записки естественно-географического факультета) : сб. ст. – Калинин : Изд-во Калинин. гос. пед. ин-та, 1960. – С. 5–81.
2. Закуленков, Л. Д. Озера Калининской области / Л. Д. Закуленков // Природа и хозяйство Калининской области (ученые записки естественно-географического факультета) : сб. ст. – Калинин : Изд-во Калинин. гос. пед. ин-та, 1960. – С. 198–247.
3. Ершов, И. Ю. Фитоценосистемы озер Валдайской возвышенности / И. Ю. Ершов. – Рыбинск : Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина, 2002. – 136 с.
4. Котелевцев, С. В. Эколого-токсикологический анализ растительных сообществ в водных экосистемах : учеб.-метод. пособие / С. В. Котелевцев, Д. Н. Маторин, А. П. Садчиков. – М. : Альтекс, 2012. – 185 с.
5. Маевский, П. Ф. Флора средней полосы европейской части России / П. Ф. Маевский. – 11-е изд. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 635 с.
6. Голлербах, М. М. Определитель пресноводных водорослей СССР / М. М. Голлербах, Л. К. Красавина. – Л. : Наука, 1983. – Вып. 14. – 189 с.
7. Streble, H. Das Leben im Wassertropfen (Mikroflora und Mikrofauna des Subwassers) / H. Streble, D. Krauter. – Stuttgart : Kosmos Verlag, 2006. – 429 p.
8. Барина, С. С. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды / С. С. Барина, Л. А. Медведева, О. В. Анисимова. – Тель-Авив : Pilles studio. – 2006. – 498 с.
9. Россолимо, Л. А. Материалы по озерам верховьев и водоразделов рек Мсты, Волчины и Тверцы / Л. А. Россолимо // Труды лимнологической станции в Косине. – 1938. – Доп. вып. I. – 263 с.
10. Жадин, В. И. Реки, озера и водохранилища СССР, их флора и фауна / В. И. Жадин, С. В. Герд. – М. : Учпедгиз, 1961. – 600 с.
11. Невский, М. Л. О некотором своеобразии флоры и растительности Вышневолоцкого района Калининской области / М. Л. Невский // Ученые записки Калининского государственного педагогического института им. М. И. Калинина (естественно-географический факультет; кафедра ботаники и зоологии). – Калинин : Обл. кн. изд-во, 1956. – Т. 20. – С. 5–46.
12. Шипунов, А. Б. Новые находки в Тверской области *Lobelia dortmanna* L. / А. Б. Шипунов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2003. – Т. 108, № 3. – С. 81–82.
13. Лебедева, О. А. Особенности прорастания семян *Lobelia dortmanna* (Lobeliaceae) в условиях эксперимента / О. А. Лебедева, Е. А. Беляков // Раст. ресурсы. – 2016. – Т. 52, № 3. – С. 375–380.
14. Марков, М. В. К анатомии и морфологии коллета как особой структуры у проростков некоторых видов растений / М. В. Марков, В. З. Юсуфова // К 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова : тр. IX Междунар. конф. по экологической морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых / под общ. ред. д-ра биол. наук В. П. Викторова. – М., 2014. – С. 306–309.
15. Woodhead, N. Biological Flora of the British Isles: *Lobelia dortmanna* L. / N. Woodhead // Journal of Ecology. – 1951. – № 39 (2). – P. 458–464.
16. Полякова, А. В. Основные гидрохимические особенности пресноводных водотоков и водоемов. Практическая гидробиология / А. В. Полякова, Т. В. Полякова. – М. : ПИМ, 2006. – С. 57–71.

17. Szańkowski, M. Habitat variability of the Littorelletea uniflorae plant communities in Polish Lobelia lakes / M. Szańkowski, S. Kłosowski // *Hydrobiologia*. – 2006. – Vol. 570, Iss. 1. – P. 117–126.
18. Bociąg, K. The disappearance of stonewort populations in lobelia lakes of the Kashubian Lakeland (NW Poland) / K. Bociąg, E. Rekowska, K. Banaś // *Oceanological and Hydrobiological Studies, International Journal of Oceanography and Hydrobiology*. – 2011. – Vol. 40, Iss. 2. – P. 30–36.
19. Wium-Andersen, S. Photosynthetic Uptake of Free CO₂ by the Roots of *Lobelia dortmanna* / S. Wium-Andersen // *Physiologia Plantarum*. – 1971. – Vol. 25, Iss. 2. – P. 245–248.
20. Lindskov Møller, C. High sensitivity of *Lobelia dortmanna* to sediment oxygen depletion following organic enrichment / C. Lindskov Møller, K. Sand-Jensen // *New Phytologist*. – 2011. – Vol. 190, Iss. 2. – P. 320–331.
21. Madsen, T. V. Carbon acquisition and carbon dynamics by aquatic isoetids / T. V. Madsen, B. Olesen, J. Bagger // *Aquatic Botany*. – 2002. – Vol. 73, Iss. 4. – P. 351–371.
22. Winkel, A. Use of sediment CO₂ by submersed rooted plants / A. Winkel, J. Borum // *Annals of Botany*. – 2009. – № 103 (7). – P. 1015–1023.
23. Лисицына, Л. И. Флора водоемов Верхнего Поволжья / Л. И. Лисицына // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги : сб. ст. – Рыбинск, 1979. – С. 109–136.
24. Лисицына, Л. И. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений / Л. И. Лисицына, В. Г. Папченко, В. И. Артеменко. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 219 с.
25. Сорокин, А. С. Экология, охрана и распространение лобелии Дортманна в калининском участке южной тайги / А. С. Сорокин, О. А. Прохорова // Взаимоотношения компонентов биосферных экосистем в южной тайге : сб. ст. – Калинин, 1985. – С. 132–137.
26. Романов, Р. Е. Флористические находки харовых водорослей (Charales, Streptophyta) в средней России / Р. Е. Романов, М. П. Шилов, Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров, О. В. Бирюкова // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2015. – Т. 120, вып. 3. – С. 78–79.
27. Романов, Р. Е. *Chara strigosa* (Streptophyta: Charales) в России / Р. Е. Романов, Е. В. Чемерис, В. С. Вишняков, В. В. Чепинога, М. Г. Азовский, А. П. Куклин, В. В. Тимофеева // Ботанический журнал. – 2014. – Т. 99, № 10. – С. 1148–1161.
28. Krause, W. Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand / W. Krause // *Limnologica*. – Berlin, 1981. – № 13 (3). – P. 399–418.
29. Penning, W. E. Classifying aquatic macrophytes as indicators of eutrophication in European lakes / W. E. Penning, M. Mjelde, B. Dudley, S. Hellsten, J. Hanganu, A. Kolada, M. van den Berg, S. Poikane, G. Phillips, N. Willby, F. Ecke // *Aquatic Ecology*. – 2008. – Vol. 42 (2). – P. 237–251.
30. Барина, С. С. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды / С. С. Барина, Л. А. Медведева, О. В. Анисимова. – Тель-Авив : Pilles studio, 2006. – 498 с.
31. Zaneveld, J. S. The Charophyta of Malaysia and adjacent countries / J. S. Zaneveld // *Blumea*, 1940. – Vol. 4 (1). – 223 p.
32. Horecká, M. The significant role of *Chara hispida* – grown in water regime of a Gravel Pit Lake at Senec / M. Horecká // *Arch. Protistenkd.* – 1991. – Vol. 139. – P. 275–278.
33. Wium-Andersen, S. Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales) / S. Wium-Andersen, U. Anthoni, G. Houen. – *Oikos*. – 1982. – Vol. 39 (2). – P. 187–190.
34. Moora, M. AM fungal communities inhabiting the roots of submerged aquatic plant *Lobelia dortmanna* are diverse and include a high proportion of novel taxa / M. Moora, M. Öpik, J. Davison, T. Jairus, M. Vasar, M. Zobel, R. L. Eckstein // *Mycorrhiza*. – 2016. – Vol. 26 (7). – P. 735–745.
35. G.-Tóth, L. First steps in the Central-Baltic intercalibration exercise on lake macrophytes: where do we start? / L. G.-Tóth, S. Poikane, W. E. Penning, G. Free, H. Mäemets, A. Kolada, J. Hanganu // *Aquatic Ecology*. – 2008. – Vol. 42 (2). – P. 265–275.
36. Schaminée, J. H. J. The plant communities of the class *Littorelletea* in the Netherlands, considered in a European context / J. H. J. Schaminée, V. Westhoff, G. H. P. Arts // *Phytocoenologia*. – 1992. – Vol. 20 (3). – P. 529–558.
37. Szmeja, J. Evolution and conservation of lobelia lakes in Poland / J. Szmeja // *Fragm. Flor. Goebot.* – 1997. – Vol. 42 (1). – P. 89–94.
38. Torn, K. Effects of different types of mechanical disturbances on a charophyte dominated macrophyte community / K. Torn, G. Martin, M. Kupp // *Estuarine, coastal and shelf science*. – 2010. – Vol. 87. – P. 27–32.
39. Филиппов, Д. А. *Lobelia dortmanna* (Lobeliaceae) в Вологодской области / Д. А. Филиппов, Ю. А. Бобров, А. Б. Чходадзе, А. Н. Левашов // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. – 2016. – Вып. 1. – С. 84–99.
40. Петушкова, Т. П. К вопросу изучения *Lobelia dortmanna* L. в Тверской области / Т. П. Петушкова, С. М. Дементьева, А. С. Сорокин // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. – 2008. – Вып. 10, № 3 (91). – С. 167–171.

References

1. Maevskiy V. I. *Priroda i khozyaystvo Kalininskoy oblasti (uchenye zapiski estestvenno-geograficheskogo fakul'teta): sb. st.* [Nature and economy of Kalinin oblast (scientific records of the Natural and Geographic Faculty)]. Kalinin: Izd-vo Kalinin. gos. ped. in-ta, 1960, pp. 5–81.

2. Zakulenkova L. D. *Priroda i khozyaystvo Kalininskoy oblasti (uchenyye zapiski estestvenno-geograficheskogo fakul'teta): sb. st.* [Nature and economy of Kalinin oblast (scientific records of the Natural and Geographic Faculty)]. Kalinin: Izd-vo Kalinin. gos. ped. in-ta, 1960, pp. 198–247.
3. Ershov I. Yu. *Fitotsenosistemy ozer Valdayskoy vozvyshennosti* [Phytocenosis systems of lakes in the Valdai Hills]. Rybinsk: Institut biologii vnutrennikh vod im. I. D. Papanina, 2002, 136 p.
4. Kotelevtsev S. V., Matorin D. N., Sadchikov A. P. *Ekologo-toksikologicheskii analiz rastitel'nykh soobshchestv v vodnykh ekosistemakh: ucheb.-metod. posobie* [Ecology and toxicology test of plant communities in water ecosystems: Study guide]. Moscow: Al'teks, 2012, 185 p.
5. Maevskiy P. F. *Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii* [Flora in Central European Russia]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 635 p.
6. Gollerbach M. M., Krasavina L. K. *Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR* [Indicator of freshwater algae in the USSR]. Leningrad: Nauka, 1983, iss. 14, 189 p.
7. Streble H., Krauter D. *Das Leben im Wassertropfen (Mikroflora und Mikrofauna des Subwassers)* [Life in water (microflora and microfauna in fresh water)]. Stuttgart: Kosmos Verlag, 2006, 429 p.
8. Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. *Bioraznoobrazie vodorosley-indikatorov okruzhayushchey sredy* [Biological diversity of algae-indicators of the environment]. Tel'-Aviv: Pilles studio, 2006, 498 p.
9. Rossolimo L. A. *Trudy limnologicheskoy stantsii v Kosine* [Proceedings of Kosin limnological station]. 1938, dop. iss. I, 263 p.
10. Zhadin V. I., Gerd S. V. *Reki, ozera i vodokhranilishcha SSSR, ikh flora i fauna* [Rivers, lakes and reservoirs in the USSR]. Moscow: Uchpedgiz, 1961, 600 p.
11. Nevskiy M. L. *Uch. zapiski Kalinin. gos. ped. in-ta im. M. I. Kalinina (est.-geogr. f-t; kaf. botaniki i zoologii)* [Scientific records of M.I. Kalinin State Pedagogical Institute (Natural and Geographic Faculty, Department of Botany and Zoology)]. Kalinin: Obl. kn. izd-vo, 1956, vol. 20, pp. 5–46.
12. Shipunov A. B. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow society of nature investigators. Biological department]. 2003, vol. 108, no. 3, pp. 81–82.
13. Lebedeva O. A., Belyakov E. A. *Rast. Resursy* [Plant resources]. 2016, vol. 52, no. 3, pp. 375–380.
14. Markov M. V., Yusufova V. Z. *K 100-letiyu so dnya rozhdeniya I. G. Serebryakova: tr. IX Mezhdunar. konf. po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashch. pamyati I. G. i T. I. Serebryakovykh* [100th anniversary of I.G. Serebryakov: Proceedings of the IX International conference on ecological morphology of plants dedicated to the memory of I.G. Serebryakov and T.I. Serebryakov]. Moscow, 2014, pp. 306–309.
15. Woodhead N. *Journal of Ecology*. 1951, no. 39 (2), pp. 458–464.
16. Polyakova A. V., Polyakova T. V. *Osnovnye gidrokhimicheskie osobennosti presnovodnykh vodotokov i vodoe-mov. Prakticheskaya gidrobiologiya* [Main hydrochemical features of freshwater bodies and courses. Practical hydrobiology]. Moscow: PIM, 2006, pp. 57–71.
17. Szańkowski M., Kłosowski S. *Hydrobiologia*. 2006, vol. 570 (1), pp. 117–126.
18. Bociąg K., Rekowski E., Banaś K. *Oceanological and Hydrobiological Studies, International Journal of Oceanography and Hydrobiology*. 2011, vol. 40 (2), pp. 30–36.
19. Wium-Andersen S. *Physiologia Plantarum*. 1971, vol. 25 (2), pp. 245–248.
20. Lindskov Møller C., Sand-Jensen K. *New Phytologist*. 2011, vol. 190, iss. 2, pp. 320–331.
21. Madsen T. V., Olesen B., Bagger J. *Aquatic Botany*. 2002, vol. 73 (4), pp. 351–371.
22. Winkel A., Borum J. *Annals of Botany*. 2009, no. 103 (7), pp. 1015–1023.
23. Lisitsyna L. I. *Flora i rastitel'nost' vodoemov basseyna Verkhney Volgi: sb. st.* [Flora of water bodies in Upper Volga region]. Rybinsk, 1979, pp. 109–136.
24. Lisitsyna L. I., Papchenkov V. G., Artemenko V. I. *Flora vodoemov volzhskogo basseyna. Opredelitel' sosud-istnykh rasteniy* [Flora of water bodies in Volga basin]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, 219 p.
25. Sorokin A. S., Prokhorova O. A. *Vzaimootnosheniya komponentov biogeotsenozov v yuzhnoy tayge: sb. st.* [Inter-connection of biogeocenosis components in southern taiga]. Kalinin, 1985, pp. 132–137.
26. Romanov R. E., Shilov M. P., Belyakov E. A., Lapirov A. G., Biryukova O. V. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow society of nature investigators. Biological department]. 2015, vol. 120, iss. 3, pp. 78–79.
27. Romanov R. E., Chermeris E. V., Vishnyakov V. S., Chepinoga V. V., Azovskiy M. G., Kuklin A. P., Timofeeva V. V. *Bot. zhurnal* [Botanical journal]. 2014, vol. 99, no. 10, pp. 1148–1161.
28. Krause W. *Limnologica*. Berlin, 1981, no. 13 (3), pp. 399–418.
29. Penning W. E., Mjelde M., Dudley B., Hellsten S., Hanganu J., Kolada A., van den Berg M., Poikane S., Phillips G., Willby N., Ecke F. *Aquatic Ecology*. 2008, vol. 42 (2), pp. 237–251.
30. Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. *Bioraznoobrazie vodorosley-indikatorov okruzhayushchey sredy* [Biological diversity of algae-indicators of the environment]. Tel'-Aviv: Pilles studio, 2006, 498 p.
31. Zaneveld J. S. *Blumea*. 1940, vol. 4 (1), 223 p.
32. Horecká M. *Arch. Protistenkd.* 1991, vol. 139, pp. 275–278.
33. Wium-Andersen S., Anthoni U., Houen G. *Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales)*. *Oikos*. 1982, vol. 39 (2), pp. 187–190.
34. Moora M., Öpik M., Davison J., Jairus T., Vasar M., Zobel M., Eckstein R. L. *Mycorrhiza*. 2016, vol. 26 (7), pp. 735–745.

35. G.-Tóth L., Poikane S., Penning W. E., Free G., Mäemets H., Kolada A., Hanganu J. *Aquatic Ecology*. 2008, vol. 42 (2), pp. 265–275.
36. Schaminée J. H. J., Westhoff V., Arts G. H. P. *Phytocoenologia*. 1992, vol. 20 (3), pp. 529–558.
37. Szmaja J. *Fragm. Flor. Goebot.* 1997, vol. 42 (1), pp. 89–94.
38. Torn K., Martin G., Kupp M. *Estuarine, coastal and shelf science*. 2010, 87, pp. 27–32.
39. Filippov D. A., Bobrov Yu. A., Chkhobadze A. B., Levashov A. N. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3* [Bulletin of Saint Petersburg University. Series 3]. 2016, iss. 1, pp. 84–99.
40. Petushkova T. P., Dement'eva S. M., Sorokin A. S. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya* [Bulletin of Tver State University. Series Biology and ecology]. 2008, iss. 10, no. 3 (91), pp. 167–171.