

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 581.41(470.1)

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОГО
ГОМОФИЛЬНОГО ВОДЯНОГО ЛЮТИКА *Ranunculus longirostris*
(*Batrachium*, *Ranunculaceae*)

© 2019 г. Е. А. Мовергоз^а, *, А. А. Бобров^а, **

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

*e-mail: keterina@inbox.ru

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

Поступила в редакцию 28.12.2018 г.

После доработки 08.02.2019 г.

Принята к публикации 09.04.2019 г.

Изучены особенности биоморфологии гомофильного водяного лютика *Ranunculus longirostris* (*Batrachium*, *Ranunculaceae*), распространенного в Северной Америке. От морфологически сходной группы жестколистных водяных лютиков (группы *R. circinatus*) *R. longirostris* отличается наличием длинного междоузлия перед первым цветком (соотношения длин листа и междоузлия 1 : 5), сохраняющимися прилистниками по всему побегу, истинной дихотомией в структуре соцветий, конической нектарной ямкой и орешками с длинным сохраняющимся носиком. Последний признак выделяет этот вид и среди остальных водяных лютиков. Анализ вариантов соцветия водяных, околоводных и наземных лютиков показал наличие у *R. longirostris* почти уникального среди *Batrachium* первоначального ветвления соцветия по типу дихазия, а также дополнительной многоосной структуры в составе боковых осей соцветия, известной у некоторых околоводных и наземных видов *Ranunculus*. Полученные данные показывают специфическое положение *R. longirostris* в *Batrachium*, а также дополняют подтверждения близкого родства шелковников и остальных лютиков.

Ключевые слова: биоморфология, водяные лютики, *Batrachium*, *Ranunculus longirostris*

DOI: 10.1134/S032096521906010X

ВВЕДЕНИЕ

Одной из наиболее сложных групп среди водных растений считаются водяные лютики, или шелковники (*Ranunculus* L. секция *Batrachium* DC., *Ranunculaceae* Juss.) (Цвелев, 1998; Bobrov et al., 2015; Cook, 1966; Dahlgren, 1995; Holmes, 1979; Hong, 1991; Pizarro, 1995; Prančl et al., 2018; Wiegleb et al., 2017; Wiegleb, Herr, 1983; Zalewska-Gałosz et al., 2015).

Многие группы видов водяных лютиков трудны в диагностике, особенно в вегетативном состоянии, поскольку сходны по морфологическому строению (Bobrov et al., 2015; Butkuvienė et al., 2014, 2017; Wiegleb et al., 2017; Zander, Wiegleb, 1987). Имеющиеся отличия могут быть приняты за внутривидовую вариабельность. К таким группам относится группа жестколистных видов водяных лютиков *R. circinatus* Sibth.: *R. circinatus*, *R. subrigidus* W.B. Drew, *R. codyanus* B. Voivin и морфологически близкий им *R. longirostris* Godr.

Один из наименее изученных видов – североамериканский *R. longirostris*, описанный в 1840 г. (Godron, 1840). В дальнейшем Шульц (Schultz,

1844) формально переместил его в род *Batrachium* (DC.) S.F. Gray. Россмэнн (Rossmann, 1854) описал историю открытия, дал морфологическое описание и сравнил его с *R. divaricatus* Schrank. Лоусон (Lawson, 1885) принял таксон в качестве разновидности *R. aquatilis* var. *longirostris* (Godr.) G. Lawson. Дрю (Drew, 1936) при описании водяных лютиков Северной Америки отметил некоторые особенности морфологии и привел известные к тому времени гербарные образцы *R. longirostris*, а также указал на обособленность вида и сходство с американским *R. subrigidus* и европейским *R. circinatus*. Принят и подробно описан этот вид и в важнейшей работе по североамериканским лютикам Бенсон (Benson, 1948). Морфологию, экологию и географию вида уточнил в своей монографии Кук (Cook, 1966). Впоследствии этот вид в Северной Америке распознавался в целом ряде работ (Atlas..., 1977; Crow, Hellquist, 2000; Flora..., 1986; Hitchcock, Cronquist, 1973; Mitchell, Dean, 1982). Однако существует и достаточно распространена точка зрения, что все гомофильные североамериканские виды, в том числе и *R. longi-*

rostris, относятся к одному полиморфному таксону *R. aquatilis* L. var. *diffusus* With. (Whittemore, 1997). Согласно последним данным (Wiegleb et al., 2017), *R. longirostris* – самостоятельный вид, морфологически близкий группе жестколистных водяных лютиков. Ранее нами была исследована биоморфология преимущественно европейского жестколистного вида *R. circinatus* (Мовергоз, 2012; Мовергоз, Бобров, 2016).

Цель работы – выявить биоморфологические особенности североамериканского гомотипического вида *R. longirostris*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал по *R. longirostris* собран в озерах на северо-востоке США в штатах Вермонт, Коннектикут, Массачусетс, Нью-Йорк в 2009 и 2015 г. (10 популяций) (табл. 1). С каждой точки отбирали и высушивали по несколько гербарных образцов, чтобы были представлены все морфологические структуры. Кроме того, растения фотографировали в природе. В дальнейшем на этом материале проводили биоморфологический анализ по ранее предложенной методике (Мовергоз, 2014). Дополнительно для изучения особенностей цветорасположения просмотрен гербарный материал в IBIW по ряду водяных, околотовных и наземных видов *Ranunculus*. Для оценки изменчивости основных морфологических признаков изучен материал по *R. longirostris* из 10 популяций (табл. 1), *R. circinatus* из 20 популяций из европейской части России (Мовергоз, 2012; Мовергоз, Бобров, 2016) и *R. subrigidus* из двух популяций из США штата Мэн (сборы 2009 г. Боброва и др., IBIW). Для поиска гомологичных признаков выбрано и просмотрено 16 сборов околотовных и наземных видов: *R. auricomus* L., *R. cassubicus* L., *R. haasii* Soó, *R. krylovii* Ovcz., *R. megacarpus* W. Koch, *R. nemorosus* DC. из секции *Ranunculus*, *R. platanifolius* L. из секции *Aconitifolii* Tutin, *R. polyanthemos* L. из секции *Polyanthemos* Luferov, *R. polyphyllus* Walld. et Kit. ex Willd. из секции *Polyphyllus* (Tzvelev) Luferov et Borod.-Grabovsk., *R. radicans* C. A. Mey., *R. reptabundus* Rupr. из секции *Hecatonia* (Lour.) Ovcz., *R. lingua* L., *R. reptans* L. из секции *Flammulae* Prantl, *R. repens* L. из секции *Repentes* Luferov.

Измерение pH и минерализации выполнены портативным многопараметровым анализатором Hanna HI 98129 Combo (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общая характеристика вида. *Ranunculus longirostris* Godr. (*Batrachium longirostre* (Godr.) F.W. Schultz) – Водяной лютик, или шелковник длинноносый. Распространен в Северной Америке почти во всех штатах США от тихоокеанского побережья до атлантического, за исключением крайнего юго-во-

стока, и на юге Канады от провин. Саскачеван до провин. Квебек (Benson, 1948; Crow, Hellquist, 2000; Drew, 1936; Flora..., 1986; Hitchcock, Cronquist, 1973; Wiegleb et al., 2017). На основании собственных наблюдений и литературных данных можно сказать, что вид встречается главным образом в озерах с песчаным или илистым грунтом на глубине от 0.5 до 1.5 м с прозрачной, светлой, слабощелочной (pH 7.7–9.1), мало- и среднеминерализованной (123–270 мг/л) водой, как правило, в зарослях других гидрофитов, редко формирует значительные собственные пятна.

Вид близок по морфологии к группе жестколистных водяных лютиков (Benson, 1948; Cook, 1966; Drew, 1936; Wiegleb et al., 2017). По этой причине предположено, что он диплоидный ($2n = 16$) (Wiegleb et al., 2017). Однако позднее найдено указание на более высокое число ($2n = 48$) (Goepfert, 1974), что вполне вероятно, учитывая сходный случай с близким *R. codyanus* (Andriyanova et al., 2018). Необходимо уточнение данных по числу хромосом и плоидности этого вида.

Биоморфологические особенности. *R. longirostris* – симподиально нарастающий олиго- или поликарпик, длиннопобеговый укореняющийся малолетник вегетативного происхождения с неспециализированной морфологической дезинтеграцией.

Побег. Исходные побеги ортотропные (рис. 1) или анизотропные. Побеги $n + 3$ порядка (не включая соцветие) отсутствуют. На песчаных грунтах, с недостатком питательных веществ, представлены одноосные ортотропные побеги без бокового ветвления (только главный побег и побеги $n + 1$ порядка). На илистых грунтах произрастают побеги с ветвлением боковых побегов $n + 1$ порядка по всему главному побегу вплоть до соцветия.

Соотношение длины листа и междоузлия у *R. longirostris* непостоянно и сильно изменяется по мере роста побега, а также зависит от глубины произрастания. Это соотношение у экземпляров, найденных на глубине ≥ 1 м, может достигать в базальной части побега 1 : 2 или 1 : 3, ближе к генеративной части – 1 : 4 или 1 : 5, причем они могут чередоваться. Однако, перед первым цветком соотношение всегда 1 : 5. Для образцов, произраставших на глубине ≤ 0.5 м, листья расположены намного ближе друг к другу и соотношение в базальной части 1 : 3, а в апикальной может быть даже 1 : 1.

Побеги *R. longirostris* закрепляются в грунте с помощью темно-коричневых придаточных корней I или II порядка ветвления, даже в базальной части. Придаточные корни отсутствуют в апикальной части побега (в соцветии и на участке вторичного вегетативного нарастания).

Опушение побега встречается изредка. Если присутствует, то в виде разреженных волосков по

Таблица 1. Местонахождения изученных популяций *Ranunculus longirostris* с северо-востока США (IBIW)

№ сбора	Местонахождение	Координаты, с.ш., з.д.	Грунт	pH	Мин., ppm
1	1.1. USA, MA, Berkshire Co., West Stuckbridge town, between Shaker Mill Pond and Mud Pond, 17.06.2009, AB, ECh, CBH	42°20'30", 73°22'29"	—	—	—
	1.2. USA, MA, Berkshire Co., West Stuckbridge town, between Shaker Mill Pond and Mud Pond, 14.06.2015, AB, CBH, AM	42.342017°, 73.375030°	п.-к. + раст. ост.	8.3	236
2	USA, NY, Seneca Co., vicinity of Canoga town, NW end of Cayuga Lake, Canoga Marsh, Canoga Creek, 21.06.2009, AB, ECh, CBH	42°51'09", 76°44'04"	—	—	—
3	USA, VT, Addison Co., vicinity of Shoreham, Richville Pond, 23.06.2009, AB, ECh, CBH	43°51'32", 73°15'08"	—	—	—
4	USA, CT, Litchfield Co., Salisbury village, Twin Lakes, 13.06.2015, AB, CBH	42.038416°, 73.383882°	п. + раст. ост.	8.4	123
5	USA, CT, Litchfield Co., Lakeville town, lakelet on N end of Wononskopomuc Lake, 13.06.2015, AB, CBH	41.962175°, 73.443453°	к.-п. + раст. ост.	9.1	150
6	USA, CT, Litchfield Co., Sharon town, Mudge Pond, 13.06.2015, AB, CBH	41.895275°, 73.478492°	п. + раст. ост.	8.3	183
7	USA, CT, Litchfield Co., N of Sharon town, Indian Lake, 13.06.2015, AB, CBH	41.914035°, 73.490803°	п. + раст. ост.	8.8	142
8	USA, MA, Berkshire Co., West Stuckbridge town, Cranberry Pond, 14.06.2015, AB, CBH, AM	42.346188°, 73.380982°	и.	7.7	270
9	USA, MA, Berkshire Co., West Stuckbridge town, Crane Lake, 14.06.2015, AB, CBH, AM	42.339861°, 73.380589°	и.	8.3	245
10	USA, MA, Berkshire Co., Lanesborough town, Berkshire Pond, 14.06.2015, AB, CBH, AM	42.507396°, 73.196191°	и.	8.9	242

Примечание. Грунт: и. — илистый, к.-п. — каменисто-песчаный, п. — песчаный, п.-к. — песчано-каменистый, раст. ост. — растительные остатки; Мин. — общая минерализация; AB — А.А. Бобров, ECh — Е.В. Чемерис, CBH — С.В. Hellquist, AM — А.В. Можарова. "—" — данные отсутствуют.

всей длине побега, особенно в генеративной части. Наиболее отчетливо опушение прилистников.

Лист. Листовая пластинка *R. longirostris* жесткая, округлая или полукруглая, 1.7 ± 0.5 см длины с равными по длине средней и боковыми долями. Конечные сегменты лежат в нескольких плоскостях, лист только частично слипается при вынимании из воды.

Листовые сегменты ветвятся по следующей схеме: от черешка идут три оси (83.6% просмотренных листьев) или две оси (16.4%), далее они делятся на три (63%) или две (37%) направляющие, каждая из направляющих образует по три или две оси последующего порядка. Зависимости между порядком ветвления у основания рассеченного листа и степенью дальнейшего рассечения на сегменты не найдено.

Прилистники сохраняются почти на всех листьях. Редко отсутствуют даже на листьях низовой формации. Свободная часть прилистников может

быть острой, по краю цельная или пильчатая, с выраженным опушением.

Листья сидячие или на очень коротком черешке 0.4–0.6 см длины у листьев срединной или низовой формации. На листьях срединной и верховой формации черешок скрыт прилистниками и возникает ощущение стеблеобъемлющего листа.

Соцветие. В генеративной сфере у *R. longirostris*, помимо традиционного соцветия для водяных лютиков, монохазия-извилины (рис. 2), присутствует еще и антокладий. После первого цветка имеются вегетативные вставки из двух–трех метамеров, далее идут только генеративные участки.

У этого вида еще представлены и побеги с ди-хазием в соцветии, в данном случае с "истинной дихотомией", поскольку оба производных метамера закладываются на верхушке производящего метамера (в пазушной почке терминального цветка или верхушечной почке вегетативного по-



Рис. 1. Ортотропные побеги *R. longirostris* (см. табл. 1, сбор 9).

бега) и отклонены от него под равными углами. Такие структуры могут формироваться перед началом цветения (предшествуют появлению первых терминальных цветков) или уже в составе соцветия.

Также в составе соцветия найдена многоосная структура. Она выглядит следующим образом (рис. 3): из узла с листом отходит один верхушечный цветок (ВЦ), и из него же выходят два сближенных цветка (СЦ). Цветок (ВЦ) отцветает и об-



Рис. 2. Монохазий-извилина *R. longirostris* (см. табл. 1, сбор 1.2.).

разует семена, а цветочные оси распускаются одновременно (СЦ), перерастают цветок (ВЦ) и образуют монохазии-извилины. Из основного узла отходит сериальный побег с одним метамером (СП). Побега из сериальной почки может и не быть. Такая структура напоминает простой плейохазий или ложный зонтик, так как от главной оси (ВЦ) отходят цветочные оси только второго порядка (СЦ).

Длина цветоножки 1.2–7.9 см (средние значения от 1.7 ± 0.5 см у самых коротких до 6.6 ± 1.3 см у самых длинных). Она зависит от расположения цветка на цветочной оси, самая длинная цветоножка, как правило, первая, длина остальных уменьшается по мере роста соцветия. Первая цветоножка всегда прямая, даже по отцветанию, остальные – немного отгибаются вниз после цветения.

Цветок. Цветки терминальные, зацветают базипетально. Обоеполые, актиноморфные с двойным околоцветником, 1.7 ± 0.3 см в диаметре. Чашелистиков 5, 2–3 мм длины, продолговатые, расставленные. Лепестков 5, продолговато-обратно-

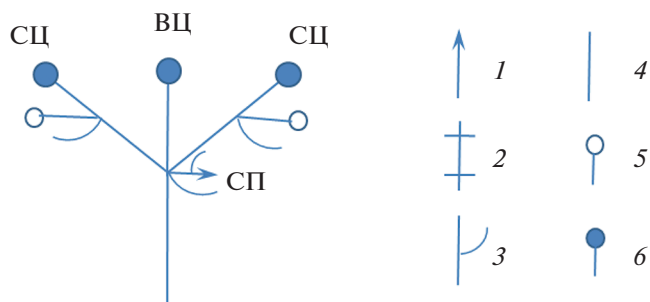


Рис. 3. Организация соцветия *R. longirostris* с сериальным побегом. ВЦ – верхушечный цветок, СЦ – сближенные цветки, выходящие из одной точки, СП – сериальный побег с одним метамером. 1 – вегетативный побег, 2 – междоузлие, 3 – побег с одним метамером, 4 – однолетние части растения, 5 – бутон, 6 – цветок.

яйцевидные с ровным округлым краем, чуть загибающимся внутрь, жилка на лепестке 5–7 (рис. 4). Нектарная ямка округлая или чашевидная, как бы оттянутая в трубочку, приближаясь по форме к конусу. Тычинок от 12 до 20, пыльники обратнойяйцевидные. Плодолистиков 10–30, немного шаровидные с удлиненным носиком, волосистые. Цветоложе сферическое, опушенное.

Плод. У *R. longirostris* апокарпный полимерный многоорешек состоит из 11–30 голых или слегка щетинистых плодов-орешков. Плоды без крыла, выпуклые, обратнойяйцевидной формы, с 8–9 морщинками. Орешки 1.3–1.7 мм длины, с сохраняющимся длинным носиком до 0.7–1.1 мм длины, загнутым по направлению к основанию (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наличие коротких, более-менее жестких листьев, лишь частично слипающихся вне воды, с сегментами, лежащими в разных плоскостях свидетельствует о близости *R. longirostris* с группой жестколистных водяных лютиков (Wiegleb et al., 2017). Вид морфологически сходен с двумя другими представителями этой группы: европейским *R. circinatus* и североазиатско-североамериканским *R. subrigidus* (табл. 2), но имеет отличительные признаки в вегетативной и генеративной сферах.

Побег. Важной особенностью является отсутствие побегов $n + 3$ -порядка (не включая соцветие) в побеговой сфере *R. longirostris*. Изучение особенностей побегообразования этого вида показало высокие адаптационные способности в формировании побеговой системы. Базитонное распределение боковых побегов меняется на мезотонное, а затем при переходе к цветению наблюдается базимезотония (рис. 6). Данный характер распределения боковых побегов позволяет эффективно достичь наибольшей вегетативной массы и



Рис. 4. Лепестки *R. longirostris* (см. табл. 1, сбор 9).

сформировать в базальной части множество хорошо развитых боковых побегов, которые в случае дезинтеграции способны быстро перейти к цветению, не растрачиваясь для накопления достаточного числа метамеров. Такое сочетание структурной и динамической поливариантности развития побеговой системы обеспечивает увеличение числа потенциальных полноценных соцветий не только на исходном, но и на боковых побегах, тем самым повышая эффективность цветения *R. longirostris* в различных условиях. Более упрощенная организация побеговой сферы отмечается у *R. subrigidus* – побеги до $n + 2$ порядка и базимезотонное распределение боковых побегов (табл. 2). У *R. circinatus* ценотическая адаптация заключается в выносе одного будущего соцветия исходного побега на поверхность воды. В связи с этим, базитонное распределение боковых побегов сначала меняется на мезотонное, а потом на мезоакротонное (Мовергоз, 2012; Мовергоз, Бобров, 2016).

Сравнение *R. longirostris* по соотношению длин листа и междоузлия с *R. circinatus* показало обратную

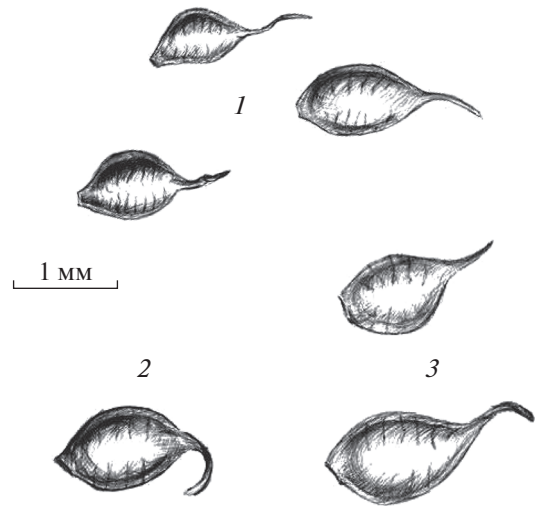


Рис. 5. Плоды с длинными носиками *R. longirostris* (1), *R. platanifolius* (2), *R. repens* (3) (Е.А. Мовергоз по материалам IBIW).

зависимость. Так, в базальной части у *R. longirostris* это соотношение 1 : 2 и 1 : 3, у *R. circinatus* – 1 : 4 и 1 : 5 (в зависимости от глубины произрастания растения). Ближе к апикальной части у *R. longirostris*, особенно перед первым цветком, соотношение 1 : 5, у *R. circinatus* – 1 : 2, у *R. subrigidus* оно одинаково по всей длине – 1 : 2.5.

Наблюдается относительно малый порядок ветвления придаточных корней у *R. longirostris* (до II порядка) и *R. subrigidus* (I порядок) по сравнению с *R. circinatus* (III–IV порядка). Присутствие придаточных корней в верхушечной части побега у других представителей этой группы жестко-

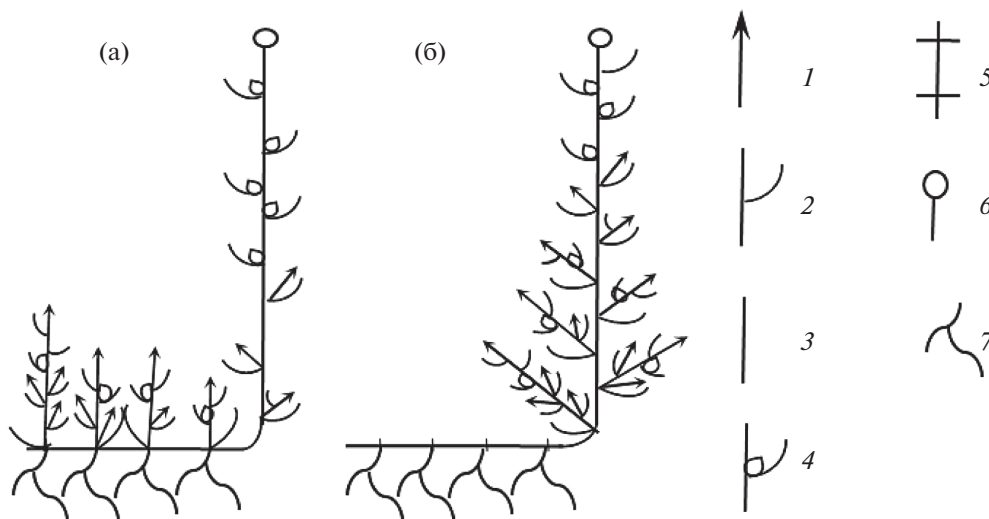


Рис. 6. Распределение боковых побегов на исходном побеге перед цветением: (а) *R. longirostris* (базимезотония), (б) *R. circinatus* (мезоакротония). 1 – вегетативный побег, 2 – часть побега с листом, 3 – однолетние части растения, 4 – часть побега с листом и пазушной почкой, 5 – междоузлие, 6 – цветок, 7 – придаточные корни.

Таблица 2. Ключевые признаки для диагностики *R. longirostris*, *R. circinatus* и *R. subrigidus*

Признак	<i>R. longirostris</i>	<i>R. circinatus</i>	<i>R. subrigidus</i>
Ветвление побеговой системы	$n + 3$, редко	$n + 4-5$, всегда	$n + 2$, редко
Распределение боковых побегов	Базимезотония	Мезоакротония	Базимезотония
Соотношение длин листа и междоузлия:			
в апикальной части	1 : 4, 1 : 5	1 : 2	1 : 2.5
в базальной части	1 : 2, 1 : 3	1 : 4, 1 : 5	1 : 2.5
Ветвление придаточных корней	I–II порядка	III–IV порядка	I порядок
Диаметр листовой пластинки, см	1.7 ± 0.5	1.1 ± 0.4	1.7 ± 0.3
Консистенция листовой пластинки	Жесткая, частично слипается вне воды	Жесткая, не слипается вне воды	Жесткая, слипается вне воды
Сегменты	Лежат в разных плоскостях	Лежат в одной плоскости	Лежат почти в одной плоскости
Прилистники	Сохраняются по всему побегу	Сохраняются только в апикальной части	Сохраняются только в апикальной части
Цветоножка	1.2–7.9 см длины, первая прямая, последующие немного отгибаются вниз после отцветания	5–10 см длины, первая и последующие сгибаются после отцветания	1.8–3.4 см длины, первая и последующие сгибаются после отцветания
Диаметр цветка, см	1.7 ± 0.3	1.9 ± 0.1	1.3 ± 0.2
Нектарная ямка	Коническая	Полулунная	Грушевидная
Носик орешка	Длинный, 1.1 мм длины, загнутый	Короткий, <0.7 мм длины, прямой	Короткий, <0.5 мм длины, загнутый

листных лютиков обычно, у *R. longirostris* придаточных корней в соцветии и на участке вторичного вегетативного нарастания нет.

Листовая пластинка. Для *R. longirostris* и жестколистных водяных лютиков свойственна округлая или полукруглая листовая пластинка. По размеру листовой пластинки *R. longirostris* (1.7 ± 0.5 см) и *R. subrigidus* (1.7 ± 0.3 см) близки, также у обоих видов присутствуют листовые сегменты, слипающиеся вне воды. *R. circinatus* имеет меньшие по размеру (1.1 ± 0.4 см) и неслипающиеся вне воды листовые пластинки. В отличие от других жестколистных видов, у *R. longirostris* листовая пластинка с конечными долями, расположенными в нескольких плоскостях, а не в одной.

Первоначальное ветвление листовой пластинки у *R. longirostris* идет из двух или трех осей, затем, как у *R. circinatus*, каждая из направляющих осей образует по три или две оси последующего порядка (Мовергоз, 2012).

У *R. longirostris* прилистники выражены на всем побеге, у *R. circinatus* и *R. subrigidus* сохраняются только на листьях верховой формации, а в генеративной части везде. Свободная часть прилистника у *R. longirostris* острая, у *R. circinatus* и *R. subrigidus* тупая и округлая, соответственно.

Соцветие. Анализ структуры соцветий водяных, околотоводных и наземных лютиков на наличие “истинной” дихотомии показал присутствие изотомической (равновильчатой) и анизотомической (неравновильчатой) дихотомии. В первом случае оси растут одновременно, они почти одинакового размера и образуют схожие пазушные структуры, во втором – одна из осей опережает другую и пазушные структуры отличаются, но “вилка” сохраняется (рис. 7). Оба вида этой дихотомии встречаются у *R. longirostris*. Ранее неравновильчатая дихотомия была отмечена только у гетерофильного водяного лютика *R. schmalhausonii* Lufegov (Мовергоз, 2014). Среди околотоводных и наземных лютиков равновильчатая дихотомия в строении вегетативно-генеративной части присутствует у *R. polyphyllus*, *R. nemorosus*, *R. megacarpus*; неравновильчатая – у *R. auricomus*, *R. cassubicus*, *R. haasii*, *R. krylovii*, *R. polyanthemus*, *R. radicans*, *R. repens*, *R. reptabundus*, *R. reptans* (рис. 7).

Дополнительно в цимозном соцветии *R. longirostris* найдена уникальная многоосная структура. Она идет в боковых ответвлениях и никогда не бывает перед первым цветком. Ранее нами описана подобная структура у *R. schmalhausonii* – удлиненное междоузлие с листом, терминальным цветком и двумя пазушными цветками (Мовергоз, 2014). Многоосная структура в составе соцветия

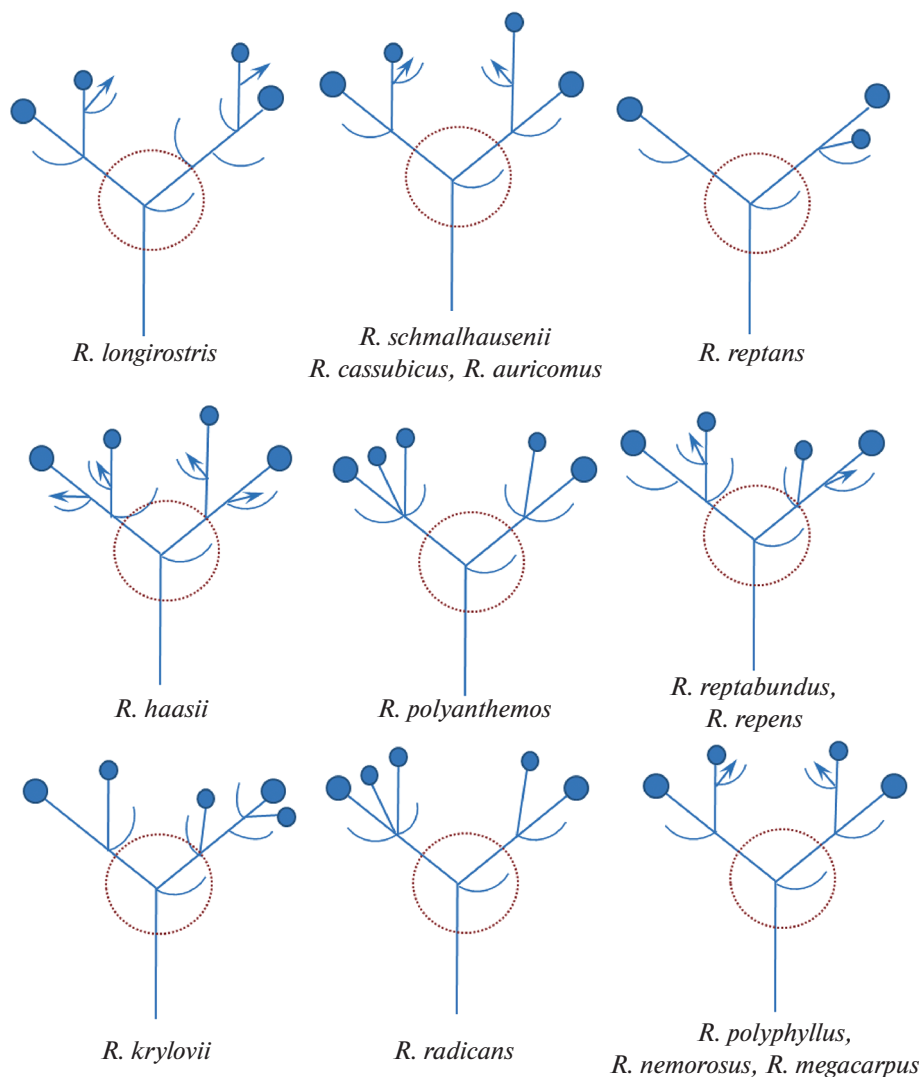


Рис. 7. Варианты дихотомии соцветий некоторых представителей рода *Ranunculus* с “вилкой”. Неравновильчатая дихотомия у всех видов, кроме *R. polyphyllus*, *R. nemorosus*, *R. megacarpus* с равновильчатой дихотомией. “Вилка” выделена кругом, остальные обозначения даны на рис. 3.

тия встречается и у некоторых околотовных и наземных видов лютиков (Каден, 1951). Мы нашли близкую к *R. longirostris* многоосную структуру из одновозрастных осей у *R. lingua*, но без сериального побега. В отличие от других жестколистных видов водяных лютиков, у *R. longirostris* на вегетативно-генеративных побегах прослеживается первоначальное ветвление соцветия по типу дихазия.

Цветоножки *R. longirostris* сходны по размерам с *R. circinatus* и *R. subrigidus*.

Цветки имеют типичное для водяных лютиков строение, однако, у продолговато-обратнояцевидных лепестков *R. longirostris* верхний край загнут вперед, а самая широкая часть приближена к верхней части лепестка. У *R. circinatus* и *R. subrigidus* лепестки с плоским краем, а наибольшая ширина расположена ближе к середине. По размеру

цветки *R. longirostris* (1.7 ± 0.3 см в диаметре) занимают промежуточное положение между *R. circinatus* (1.9 ± 0.1 см) и *R. subrigidus* (1.3 ± 0.2 см). Нектарная ямка округлая с оттянутым основанием (коническая), у *R. circinatus* и *R. subrigidus* она соответственно полулунная и грушевидная без оттянутого основания.

Плод. Для *R. longirostris* характерен длинный носик у орешка (до 1.1 мм длины), который среди водяных лютиков не встречается. Плоды с таким носиком характерны для околотовных и наземных видов. Особенно близкие по строению носика плоды у *R. platanifolius* и *R. repens* (рис. 5).

Выводы. Несмотря на достаточное сходство с жестколистыми водяными лютиками, *R. longirostris* занимает обособленное положение, ввиду ряда отличий: наличие длинного междуузлия пе-

ред первым цветком (соотношение длин листа и междоузлия 1 : 5), прилистники сохраняются почти на всех листьях по всему побегу, имеются побеги с истинной дихотомией в соцветии, коническая нектарная ямка, а главное — орешки с длинным сохраняющимся носиком. Последний признак выделяет этот вид среди остальных водяных лютиков.

В большинстве случаев у водяных лютиков (секция *Batrachium*) соцветие представляет собой монохазий-извилину. Однако нами в этой группе обнаружены антокладий (*R. circinatus*) и первоначальное ветвление соцветия по типу дихазия (*R. longirostris* и *R. schmalhauseni*). В последнем варианте встречается дополнительная многоосная структура в составе боковых осей соцветия, которая имеется у некоторых околотовных и наземных видов *Ranunculus*. Кроме того, длинный носик орешка *R. longirostris* — также распространенный признак среди околотовных и наземных лютиков.

Полученные данные свидетельствуют о специфическом положении *R. longirostris* не только по отношению к жестколистным видам водяных лютиков, но и в группе *Batrachium* в целом, а также дополняют имеющиеся доказательства близкого родства шелковников с некоторыми группами околотовных и наземных лютиков (Барыкина, 1988; Emadzade, et al., 2010; Hörandl, Emadzade, 2012).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.В. Большакову (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за поддержку на всех этапах работы, С. Varre Hellquist (Massachusetts College of Liberal Arts, North Adams, USA) за неоценимую помощь в полевых исследованиях в США, Е.А. Андрияновой (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан) за ценные замечания при подготовке статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690095-4) и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 15-29-02498-офи_м, 16-04-01308-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р.П. 1988. Особенности структуры и развития водных лютиков // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 93. Вып. 2. С. 134.

Каден Н.Н. 1951. Соплодия и соцветия // Вестн. Моск. ун-та. Сер. физ.-мат. естеств. наук. № 6. С. 89.

Мовергоз Е.А. 2012. Биоморфология *Ranunculus circinatus* и *R. × glueckii* (Ranunculaceae) в Верхнем Повол-

жье: Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН.

- Мовергоз Е.А. 2014. Биоморфологические особенности гетерофильного водяного лютика *Ranunculus schmalhauseni* (Ranunculaceae) // Бот. ж. Т. 99. № 2. С. 178.
- Мовергоз Е.А., Бобров А.А. 2016. Сравнительная морфология и биология водяных лютиков *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllus* и *R. kauffmannii* (*Batrachium*, Ranunculaceae) в Средней России // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. Вып. 76(79). С. 93.
- Цвелев Н.Н. 1998. Род *Batrachium* (DC.) S.F. Gray (Ranunculaceae) в Восточной Европе // Новости сист. высш. раст. Т. 31. С. 67.
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A., Movergoz E.A. et al. 2018. IAPT chromosome data 27 // Taxon. V. 67. № 5. P. 1041, E1–E3.
<https://doi.org/10.12705/675.24>
- Atlas of the Flora of the Great Plains. 1977. Ames: Iowa State Univ. Press.
- Benson L.A. 1948. A treatise on the North American Ranunculaceae // Am. Midl. Nat. V. 40. № 1. P. 1.
- Bobrov A.A., Zalewska-Gałosz J., Jopek M., Movergoz E.A. 2015. *Ranunculus schmalhauseni* (section *Batrachium*, Ranunculaceae), a neglected water crowfoot endemic to Fennoscandia — a case of rapid hybrid speciation in postglacial environment of North Europe // Phytotaxa. V. 233. № 2. P. 101.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.233.2.1>
- Butkuvienė J., Sinkevičienė Z., Žvingila D. 2014. *Batrachium* (Ranunculaceae) in the rivers of Lithuania // Bot. Lith. V. 20. № 1. P. 46.
<https://doi.org/10.2478/botlit-2014-0006>
- Butkuvienė J., Sinkevičienė Z., Naugžemys D. et al. 2017. Genetic diversity of *Batrachium* (Ranunculaceae) species reveals the necessity of their protection in Lithuanian rivers // Aquat. Bot. V. 142. P. 61.
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.06.009>
- Cook C.D.K. 1966. A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray // Mitt. Bot. Staatssamml. München. Bd 6. Hf. 1. S. 47.
- Crow G.E., Hellquist C.B. 2000. Aquatic and wetland plants of northeastern North America. V. 1. Pteridophytes, gymnosperms, and angiosperms: dicotyledons. Madison: Univ. Wisconsin Press.
- Dahlgren G. 1995. Differentiation patterns in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (Ranunculaceae) // Pl. Syst. Evol. Suppl. 9. P. 305.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6612-3_32
- Drew W.B. 1936. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University — No. CX. The North American representatives of *Ranunculus*, § *Batrachium* // Rhodora. V. 38. № 445. P. 1.
- Emadzade K., Lehnebach C., Lockhart P., Hörandl E. 2010. A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of Ranunculaceae (Ranunculaceae) // Taxon. V. 59. № 3. P. 809.
- Flora of the Great Plains. 1986. Lawrence: University Press of Kansas.
- Godron D.A. 1840. Essai sur les renoncules a fruits ridés transversalement // Mem. Soc. Roy. Nancy. V. 1839. P. 8.

- Goepfert D. 1974. Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera // Bot. Not. V. 127. № 4. P. 464.
- Hitchcock C.L., Cronquist A. 1973. Flora of the Pacific Northwest. An illustrated manual. Seattle: Univ. Washington Press.
- Holmes N.T.H. 1979. A guide to identification of *Batrachium* *Ranunculus* species of Britain. Chief Scientist's Team Notes 14. London: Nature Conservancy Council.
- Hong D.-Y. 1991. A biosystematic study on *Ranunculus* subgenus *Batrachium* in S Sweden // Nord. J. Bot. V. 11. № 1. P. 41.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1991.tb01793.x>
- Hörandl E., Emdazade K. 2012. Evolutionary classification: A case study on the diverse plant genus *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae*) // Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst. V. 14. № 4. P. 310.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.04.001>
- Lawson G. 1885. Revision of the Canadian *Ranunculaceae* // Proc. Trans. R. S. Can. Sect. 4. V. 2. P. 15.
- Mitchell R.S., Dean J.K. 1982. *Ranunculaceae* (Crowfoot family) of New York State // New York State Museum. Bulletin № 446. Albany: Univ. State of New York.
- Pizarro J. 1995. Contribución al estudio taxonómico de *Ranunculus* L. subgen. *Batrachium* (DC.) A. Gray (*Ranunculaceae*) // Lazaroa. V. 15. P. 21.
- Prančl J., Koutecký P., Trávníček P. et al. 2018. Cytotype variation, cryptic diversity and hybridization in *Ranunculus* sect. *Batrachium* revealed by flow cytometry and chromosome numbers // Preslia. V. 90. № 3. P. 195.
<https://doi.org/10.23855/preslia.2018.195>
- Rossmann J. 1854. Beiträge zur Kenntniss der Wasserhahnenfüsse, *Ranunculus* sect. *Batrachium*. Giessen: J. Ricker.
- Schultz F.W. 1844. Flora Galliae et Germaniae exsiccata, herbar des plantes rares et critiques de la France et de l'Allemagne // Arch. Fl. France Allemagne. V. 1. P. 49.
- Whittemore A.T. 1997. *Ranunculus* Subg. *Batrachium* (de Candolle) Seringe // Flora of North America north of Mexico. V. 3. New York: Oxford Univ. Press. P. 130.
- Wiegleb G., Bobrov A.A., Zalewska-Gałosz J. 2017. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (*Ranunculaceae*) // Phytotaxa. V. 319. № 1. P. 1.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.319.1.1>
- Wiegleb G., Herr W. 1983. Taxonomie und Verbreitung von *Ranunculus* subgenus *Batrachium* in niedersächsischen Fleissgewässern unter besonderer Berücksichtigung des *Ranunculus penicillatus*-Komplexes // Gött. Flor. Rundbr. Bd 17. Hf. 3–4. S. 101.
- Zalewska-Gałosz J., Jopek M., Ilnicki T. 2015. Hybridization in *Batrachium* group: Controversial delimitation between heterophyllous *Ranunculus penicillatus* and the hybrid *Ranunculus fluitans* × *R. peltatus* // Aquat. Bot. V. 120. P. 160.
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.03.002>
- Zander B., Wiegleb G. 1987. Biosystematische Untersuchungen an Populationen von *Ranunculus* subgen. *Batrachium* in Nordwest-Deutschland // Bot. Jahrb. Syst. Bd 109. Hf. 1. S. 81.

Biomorphological Features of North American Homophyllous Water Crowfoot *Ranunculus longirostris* (*Batrachium*, *Ranunculaceae*)

E. A. Movergoz¹, * and A. A. Bobrov¹, **

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl oblast, Nekouzskii raion, Russia*

**e-mail: keterina@inbox.ru*

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

Features of biomorphology of homophyllous water crowfoot *Ranunculus longirostris* (*Batrachium*, *Ranunculaceae*) occurring in North America are studied. From the generally similar group of the rigid-leaved water crowfoots (the *R. circinatus* group), *R. longirostris* is distinguished by the presence of a long internode before the first flower (the ratio of leaf and internode lengths is 1 : 5), persistent stipules throughout the shoot, a true dichotomy in the structure of inflorescences, conical nectar-pits and fruits with a long persistent beaks. The latter feature distinguishes this species from the rest of the water crowfoots. The analysis of the inflorescence variants of aquatic, semiaquatic and terrestrial *Ranunculus* showed that *R. longirostris* had almost unique within *Batrachium* the initial dichasia branching, as well as an additional multiaxial structure in the lateral axes of the inflorescence which is known for some semiaquatic and terrestrial *Ranunculus* species. The obtained data demonstrate the specific position of *R. longirostris* in *Batrachium*, and also contributes to the evidences of the close relationship of *Batrachium* and the other *Ranunculus*.

Keywords: biomorphology, water crowfoots, *Batrachium*, *Ranunculus longirostris*