

---

ВЫСШАЯ  
ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

---

УДК 582.675.1:581.543(571.65)

**ЭКОЛОГИЯ И СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ *Ranunculus nipponicus* Nakai (*Batrachium*, *Ranunculaceae*) В НЕЗАМЕРЗАЮЩИХ ВОДОТОКАХ СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ**

© 2019 г. Е. А. Андриянова<sup>1</sup>, О. А. Мочалова<sup>1, \*</sup>, Е. А. Мовергоз<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия

<sup>2</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия

\*e-mail: mochalova@inbox.ru

Поступила в редакцию 12.04.2018 г.

После доработки 29.05.2018 г.

Принята к публикации 01.08.2018 г.

Изучены экология и сезонное развитие *Ranunculus nipponicus* Nakai (*Batrachium*, *Ranunculaceae*) в незамерзающих водотоках северного побережья Охотского моря (59° с.ш.), где впервые на территории России отмечены круглогодичные вегетация и цветение водяного лютика без прохождения стадии зимнего покоя. Во все месяцы года наблюдается рост побегов, формирование молодых корней, бутонов и клейстогамных цветков при среднемесячной температуре воды от +0.1 до +5.8°C. Наиболее интенсивное образование молодых корней в феврале–марте и подводных цветов в конце марта–начале апреля не связано с повышением температуры воды. Клейстогамное цветение редко приводит к созреванию семян, возможно, из-за слишком низкой температуры воды.

**Ключевые слова:** водные сосудистые растения, *Ranunculus nipponicus*, экология, условия обитания, феноритмы развития, Магаданская обл.

**DOI:** 10.1134/S0320965219040211

## ВВЕДЕНИЕ

*Ranunculus nipponicus* Nakai (*Batrachium*, *Ranunculaceae*) — бореальный восточно-азиатский вид, распространенный в северо-западной Пацифике: в Японии и на российском Дальнем Востоке [23]. Сведения о его биологии отрывочны и приводятся лишь для японской части ареала [16]. Есть данные, что вид пригоден к использованию в пищу [20], отличается высоким уровнем внутривидового генетического разнообразия [17] и может активно поглощать нитраты из холодной воды [22]. В Японии проводятся исследования факторов, способных сократить численность *R. nipponicus* в природных популяциях [21].

Особенности биологии и ритмов развития отдельных видов рода *Ranunculus* секции *Batrachium* рассмотрены во многих публикациях [5, 6, 9, 11–15, 19, 25 и др.], но в основном для ограниченного числа широко распространенных видов. Исследования биологии водяных лютиков в районах распространения многолетней мерзлоты ранее не проводили, за исключением нашей работы [1], где даны первые сведения о круглогодичной вегетации *R. nipponicus* на этой территории.

Цель работы — изучить сезонное развитие *R. nipponicus* в незамерзающих водотоках северного побережья Охотского моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Биологию и ритмы развития *R. nipponicus* изучали на юге Магаданской обл. с 2013 по 2018 гг. Наблюдения (1–4 раза с ноября по май) проводили на незамерзающих в течение зимы участках в бассейнах рек Ола и Яма, впадающих в Охотское море восточнее г. Магадан: 1) в притоках р. Ола — р. Угликан (59.6149° с.ш., 151.3120° в.д.), р. Танон (59.6107° с.ш., 151.2640° в.д.) и нижнем течении р. Ланковая (59.6849° с.ш., 151.3991° в.д.); 2) в притоках р. Яма — р. Неутер (59.9147° с.ш., 153.2676° в.д.), руч. Гнутый (59.8486° с.ш., 153.2800° в.д.) и руч. Аллельный (59.8077° с.ш., 153.3801° в.д.). Отдельные наблюдения проводились в реках Кава, Невта (бассейн р. Тауй), в верхнем и среднем течении р. Ланковая и в ее притоке р. Белая. Растения исследовали на нескольких участках каждого из водотоков протяженностью 50–100 м. Фиксировали размеры растений, нали-

чие молодых растущих корней, молодых (неразвернувшихся) и отмирающих листьев, бутонов, цветков и плодов.

В р. Угликан регулярные фенологические наблюдения проводили 1 раз в месяц с ноября 2015 г. по февраль 2018 г., биоморфологический анализ растений — в 2017 г. по четырем съемкам (15.02, 12.05, 29.07, 13.10). У 10–15 растений измеряли длину побега, число и длину междоузлий, отмечали число и порядок ветвления придаточных корней, наличие/отсутствие молодых и зачаточных (до 2–3 мм) корней, длину и количество листьев, длину цветоножки, размеры и количество бутонов и цветков.

На всех этапах работы проводили фотосъемку растений и собирали гербарий. При температуре воздуха  $< -5^{\circ}\text{C}$  растения помещали в термос с последующей гербаризацией в помещении. Основные сборы хранятся в гербарии Института биологических проблем Севера ДВО РАН (MAG), дубликаты — в Институте биологии внутренних вод РАН (IBIW).

В р. Угликан одновременно с фенологическими наблюдениями с февраля 2016 г. по ноябрь 2017 г. ежедневно измеряли температуру воды с использованием автоматических регистраторов температуры iBDL (iButton Data Loggers) (термограф DS1922L-F5, диапазон измерений  $-40...+85^{\circ}\text{C}$ , точность  $0.5^{\circ}\text{C}$ ) и не реже раза в месяц отмечали состояние ледового покрова. Наблюдения за температурой воды в р. Неутер проводили с декабря 2013 г. по март 2014 г. Основные физико-химические свойства воды (рН, минерализацию) изучаемых водных объектов определяли с помощью портативного анализатора Hanna Combo HI 98129.

**Природные условия района исследований.** По климатическому районированию северное побережье Охотского моря находится в зоне приморского климата тундры и лесотундры [4]. Весеннее повышение температуры воды в реках (переход через  $0.2^{\circ}\text{C}$ ) происходит 15–25 мая. Среднемесячная температура воды в реках за период с июня по сентябрь находится в пределах  $6-10^{\circ}\text{C}$ . Переход через  $0.2^{\circ}\text{C}$  в сторону понижения происходит 10–25 октября, лед устанавливается в конце октября—начале ноября. Весеннее таяние льда начинается в первой половине мая, полное очищение водотоков — в конце мая [3].

При характеристике мерзлотных и гидрогеологических особенностей Магаданской обл. отмечается обилие наледей и таликов. Пойменные талики — уникальное явление, распространенное преимущественно на северо-востоке Азии. В долинах большинства рек этого региона значительная часть стока идет в толще аллювиальных отложений. Летом за счет конвективного теплообмена между грунтовыми и поверхностными водами прогреваются аллювиальные отложения в зоне талика, занимающего обычно всю пойму реки, а вода

в русле прогревается слабо. Зимой талик остывает настолько медленно, что запасов тепла часто хватает на поддержание системы открытых всю зиму полыней [7, 8].

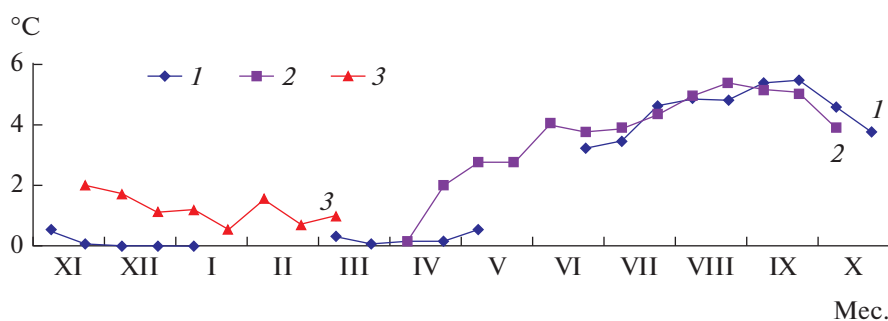
## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Номенклатура и морфологическое описание.** Современные таксономия, морфологическое описание и распространение вида опубликованы G. Wiegleb с соавт. [23].

*Ranunculus nipponicus* Nakai, Bot. Mag. (Tokyo) 42:19 (1928). — *B. nipponicum* (Nakai) Kitam. 1962, Acta Phytotax. Geobot. 20:204. — Водяной лютик, шелковник японский. Бореальный восточноазиатский вид, распространенный на Дальнем Востоке России в реках бассейна Охотского моря в Магаданской и Сахалинской областях, в Хабаровском крае, а также в Японии и, возможно, в северо-восточном Китае [23].

Лютик японский — многолетний травянистый симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым погруженным в воду побегом длиной 30–70 см. Стебли голые, сильно ветвящиеся. По всей длине побега междоузлия удлинённые, сближенные только в апикальной части. От узлов в нижней части основного побега отходят боковые побеги  $n + 1$ -го порядка (большого порядка ветвления нет), состоящие из 1–4 метамеров с листьями в каждом узле и придаточными корнями. Растение гетерофильное. Плавающие и переходные листья немногочисленны, в условиях потока образуются редко. Плавающие листья округло-почковидные  $(0.7-1.5) \times (1.5-2.5)$  см, трех-, пятираздельные; сегменты продолговатые, шириной 0.2–0.5 см, цельнокрайние. Изредка отмечены переходные листья, разделенные на 7–11 ланцетных долей. Погруженные листья зеленые, темно-зеленые, на черешках 0.5–3.0 см, округлые, трех-, пятираздельные на многочисленные нитевидные сегменты; вне воды листья слипаются. Цветоножки голые, ко времени плодоношения удлинняются до 3.0–8.0 см. Цветки  $\sim 1.5$  см в диаметре. Чашелистики зеленые, эллиптические,  $(4-5) \times (3-4)$  мм. Лепестки продолговато-округлые, обратнойцевидные,  $(4-7) \times (3-5.5)$  мм, белые с желтым пятном в основании, нектарник полулунной формы. Тычинок 10–15. Цветоложе слабо опушенное. Плоды 4 мм в диаметре с 9–12 зрелыми орешками до 1.5 мм длины.

Считается гибридогенным видом, произошедшим от *R. mongolicus* (Kryl.) Serg. и *R. trichophyllus* Chaix [17]. Несмотря на свою гибридогенную природу, вид высоко фертилен, так как оба родителя тетраплоиды ( $2n = 32$ ). Число хромосом  $2n = 32$  определено для *R. nipponicus* в трех точках на территории Магаданской обл. [10].



**Рис. 1.** Динамика температуры воды в исследованных местообитаниях шелководника: 1 – р. Угликан в 2015–2016 гг., 2 – р. Угликан в 2017 г., 3 – р. Неутер в 2013–2014 гг. Значки на графиках – средние полумесечные значения, разрывы – отсутствие данных из-за всплытия логгера и вмержания в лед под берегом или снятия логгера на время паводка.

Наряду с водной формой встречается и наземная форма, которая образуется при резком падении уровня воды и в результате укоренения фрагментов побегов на влажных участках берега. Она представляет собой укороченный побег с несколькими междоузлиями и небольшими (в 2 раза меньше обычных) листьями с жесткими нитевидными долями. Встречается единично с середины июля до середины сентября.

**Экология.** Круглогодичная вегетация растений отмечена на незамерзающих участках небольших рек и ручьев, паводки на которых не такие мощные, как на большинстве горных рек Охотоморского бассейна. *R. nipponicus* обычно произрастает в медленно текущих реках до 7 (10) м ширины и на приустьевых участках их мелких притоков с торфянистым или торфяно-галечным дном. Вода в этих водотоках холодная, нейтральная, слабоминерализованная, например, в р. Угликан pH 6.9–7.1, минерализация 36.1–44.8 мг/л, в р. Неутер – 6.8 и 33.1 мг/л соответственно. Средняя скорость течения 0.6–0.8 м/с (по данным топографических карт). Изредка *R. nipponicus* встречается по старицам и затонам на крупных реках с быстрым течением, например Ланковая и Халанчига. На руслах рек с сильным течением и на крупногалечном дне шелководник не может закрепиться и выжить, особенно в паводки.

В незамерзающих зимой водотоках совместно с шелководником чаще всего встречаются *R. gmelinii* DC., *Alopecurus aequalis* Sobol., мхи (*Hygrohypnella ochracea* (Turner ex Wilson) Ignatov et Ignatova) и водоросли (*Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan).

Основные местообитания шелководника в водотоках, где отмечена зимняя вегетация, можно объединить в три группы: I. Участки глубиной 0.2–0.5 м, дно торфянисто-галечное или песчано-галечное, течение быстрое; расположены ниже перекаатов около мест слияния рукавов или в местах впадения небольших ручейков. Нередко ≤10–30% дна покрыто мхами, доминирует *Hygrohypnella ochracea*, изредка растет *Fontinalis antipy-*

*retica* Hedw. Это наиболее распространенные местообитания шелководника. Здесь он представлен в основном плагиотропными побегами длиной ≤20–30 см с многочисленными спиралевидно скрученными придаточными корнями. В местах с подвижным песчаным грунтом побеги частично погружены в грунт. II. Участки глубиной 0.5–1 м, дно торфянистое или торфянисто-галечное и течение медленное (ямы). В таких местонахождениях преобладают крупные растения с плагиотропными и ортотропными побегами размером >30–50 см с длинными (~5 см) междоузлиями. III. Места выходов таликовых вод, глубина 0.2–0.7 м, дно вязкое торфянистое, находятся обычно в истоках ручьев. Для них характерны мощные маты нитчатых зигнемовых водорослей. *R. nipponicus* представлен плагиотропными и ортотропными побегами 20–40 см длиной, с более короткими, чем у растений в моховой дернине, корнями.

На незамерзающих участках рек перекааты не покрываются льдом всю зиму, лишь вдоль берега иногда образуется тонкая корка льда. На ямах в сильные морозы появляется лед толщиной 1–2 см. Во время оттепелей он полностью или частично тает, даже если температура воздуха ≤0°C. В р. Угликан в 2014–2018 гг. ледяной покров наблюдали лишь в феврале 2016 г., подо льдом находилось ~50% мест произрастания *R. nipponicus*.

Изменения средней полумесечной температуры воды в двух местообитаниях шелководника в течение года представлены на рис. 1. В р. Угликан в 2016–2017 гг. логгер находился в 1 м от переката на глубине 0.3–0.5 м в 0.1 м от дна, в р. Неутер – зимой 2013–2014 гг. в яме глубиной ~1 м в 0.1 м от дна.

Температура воды с ноября по апрель относительно постоянна – от +0.1 до +2.0°C в зависимости от глубины и расстояния до выхода таликовых вод. Повышение температуры воды начинается в конце апреля – начале мая, достигая максимума в августе – сентябре. С июня по октябрь среднемесячная температура изменяется от +3.2 до +5.8°C,

**Таблица 1.** Морфометрические показатели *Ranunculus nipponicus* на р. Угликан в 2017 г.

| Морфометрические показатели           | Дата сбора растений |            |             |            |
|---------------------------------------|---------------------|------------|-------------|------------|
|                                       | 15.02               | 12.05      | 29.07       | 13.10      |
| Длина растения, см                    | 16.9 ± 5.8          | 23.1 ± 6.5 | 25.7 ± 13.7 | 20.9 ± 8.8 |
| Среднее число метамеров               | 5.9                 | 8.4        | 8.6         | 7.6        |
| Средняя длина междоузлий, см          | 2.4 ± 1.3           | 2.3 ± 1.0  | 2.6 ± 1.2   | 2.3 ± 1.4  |
| Среднее количество боковых побегов    | 3.5                 | 4.1        | 5.3         | 1.3        |
| Среднее число листьев                 | 5.0                 | 5.3        | 5.3         | 5.1        |
| Средняя длина листьев с черешком, см  | 2.5 ± 0.8           | 2.9 ± 0.7  | 2.7 ± 0.4   | 3.2 ± 0.7  |
| Средняя длина листьев без черешка, см | 2.0 ± 1.8           | 1.6 ± 0.4  | 1.2 ± 0.2   | 2.0 ± 0.5  |
| Среднее число бутонов                 | 0.8                 | 0.4        | 0.4         | 0.4        |
| Среднее число клейстогамных цветков   | 0                   | 0.1        | 0.2         | 0          |
| Средняя длина придаточных корней, см  | 4.6 ± 3.0           | 6.2 ± 3.4  | 7.4 ± 3.7   | 4.2 ± 2.4  |
| Макс. длина придаточных корней, см    | 15.0                | 15.0       | 15.5        | 11.5       |
| Порядок ветвления придаточных корней  | I                   | I          | II          | II         |

Примечание. Измеряли по 10–15 растений. Побег, растущие от погруженных в грунт отмирающих фрагментов побегов, рассматривали как отдельные растения.

максимальная +9°C. Наиболее значительные колебания температуры в течение суток наблюдаются в мае–июне: от 3–4 до 7–8°C. Низкая температура воды летом и медленное остывание осенью – характерная особенность рек с таликами [7, 8].

**Сезонное развитие.** В Магаданской обл. в незамерзающих водотоках *R. nipponicus* существует в виде постоянно растущих побегов до 20–30 (60) см длины. Внешние различия растений в разные сезоны года незначительны. Зимой листья более жесткие, темно-зеленого, зеленовато-бурого цвета, стебли и корни часто приобретают бурый оттенок. Размеры листьев без черешков зимой наиболее переменные по сравнению с другими сезонами года, так как имеются крупные старые и небольшие молодые листья. Рост растений продолжается в течение всего года, но в октябре–январе замедляется. Активизация роста перезимовавших побегов начинается с конца февраля–начала марта и не связана с повышением температуры воды (рис. 1). В конце февраля–марте на побегах в среднем из 5–6 метамеров отмечается образование многочисленных узловых придаточных корней 1-го порядка. В это время растения легко обламываются, что говорит о начале периода дезинтеграции. Отделившиеся фрагменты имеют 2–4 метамера с листьями и корнями в каждом узле.

В марте–апреле происходит частичное отмирание листьев и корней, появляются многочисленные молодые корни, увеличивается число метамеров. К середине мая плагиотропные моноподиально нарастающие побеги шелковника имеют в среднем восемь метамеров, их средняя длина не меняется, на побеге развито в среднем четыре боковых побега  $n + 1$ -го порядка (табл. 1). Длина придаточных кор-

ней увеличивается до 6 см, порядок ветвления корней не повышается.

Летом растения из незамерзающих водотоков нарастают медленно. Вегетативно-генеративные побеги сильно варьируют по длине (20–50 см) и количеству метамеров (6–15). Количество боковых побегов самое высокое за год (>5). Незначительно возрастает количество растений с бутонами и цветками. Цветоножки сильно различаются по длине (от 1 до 5 см). На боковых побегах бутоны и цветки образуются крайне редко. Цветение растений на р. Угликан отмечалось только подводное, клейстогамное.

В сентябре–октябре происходит фрагментирование побегов. В октябре–ноябре отмечены многочисленные укоренившиеся фрагменты побегов из трех–четырех метамеров с листьями в каждом узле, отдельными мелкими цветочными почками на коротких цветоножках и с многочисленными корнями.

Молодые придаточные корни образуются на побегах постоянно. Минимальное их число было в декабре (≤1–2 на побег), максимальное – в марте (по 4–5, изредка до 15 на побег). Ежемесячные определения ростовой активности с помощью митотического индекса в зоне роста кончика корня показали, что скорость роста корней наименьшая в октябре–декабре, наибольшая – в феврале–марте. Листья остаются зелеными всю зиму. На самых мелких участках они приобретают бурый оттенок в начале зимы, но частично отмирают только в марте–апреле.

Образование цветочных почек *R. nipponicus* происходит всю зиму. Единичные крупные бутоны встречаются и на мелководье, и на глубине круглый



Рис. 2. *Ranunculus nipponicus* в начале апреля: а — фрагмент побега с отцветшим клейстогамным цветком, б — плоды с молодыми семенами, в — клейстогамный цветок с начинающими осыпаться лепестками.

год. Если света достаточно, цветоножки удлиняются до 3 (8) см и под водой развиваются клейстогамные цветки с полураскрытыми зеленовато-белыми или желтовато-белыми лепестками (рис. 2). При целенаправленных поисках одиночные цветки отмечали во все месяцы года, хотя были периоды, когда их не удалось обнаружить. Многочисленные отцветшие цветки, не завязавшие плодов, зарегистрированы в разных реках в марте–апреле (13.03.2016 г., 01.04.2017 г., 06.04.2017 г.).

Плоды, образовавшиеся из клейстогамных цветков под водой (рис. 2), выявлены нами трижды — в р. Неутер 06.04.2017 г. (~50% отцветших растений), в устье р. Танон 01.04.2017 г. и в верховьях р. Ланковая 30.06.2016 г. (единичные растения). При плодоношении цветоножки удлиняются до 10–12 (7) см и отмирают (при сборе плодоносящих растений почти все цветоножки ломались), т.е. плоды обычно отрываются от растения и уносятся течением еще до полного созревания семян. Таким образом, цветение отдельных растений может происходить в любое время года, но в зимние месяцы цветочная почка не развивается в полноценный цветок и не продуцирует жизнеспособные семена.

За период исследования ни разу не удалось собрать всхожие семена *R. nipponicus*. Летом семена были собраны лишь однажды — в начале августа 2012 г. в период низкого уровня воды в р. Ланковая. Они не проросли, возможно, из-за незрелости. Семена, образовавшиеся из клейстогамных цветков и собранные в апреле 2017 г. на р. Неутер, были пустые.

Наблюдения за сезонным развитием *R. nipponicus* в покрытых зимой льдом и лучше прогреваемых летом водотоках, преобладающих на территории Магаданской обл., отрывочны. В протоке р. Олы в середине мая сразу после ледохода было собрано ~10 коротких побегов растения длиной 10–15 см с мелкими жесткими листьями темно-зеленого цвета и без цветочных почек. В устье притока р. Кава в конце сентября (уже образовывались забереги, но до формирования сплошного ледового покрова было около месяца) наблюдались длинные плагиотропные побеги *R. nipponicus* с мелкими зелеными листьями и малочисленными мелкими цветочными почками на коротких цветоножках.

После схода льда активный рост побегов начинается в июне. Массовое цветение и плодоношение происходит при низком уровне воды и теплой погоде. Такие условия складываются не каждый год, поэтому круглогодичная вегетация без перехода к массовому цветению обычна для *R. nipponicus*. Массовое цветение возможно с середины июля до середины августа. В редких случаях (после резких перепадов уровня воды) вторичное цветение наблюдается в середине сентября. Плодоношение происходит не каждый год, плоды отмечаются на мелководье после первой декады августа. В разные годы сроки наступления фаз могут различаться.

Феноритмотип *R. nipponicus* определен как длительно вегетирующий вечнозеленый без зимнего покоя. В незамерзающих водотоках северо-охотского побережья ритм сезонного развития вида характеризуется отсутствием фазы зимнего



покоя и предгенеративного пика биомассы, постоянной вегетацией при редко наблюдающемся массовом цветении и плодоношении.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сезонное развитие и морфология *Ranunculus* секции *Batrachium* изучены в европейской части России в водоемах и водотоках Ярославской обл., в зимний период покрытых льдом [5, 6, 9, 19]. Естественный ритм развития для всех исследованных видов водяных лютиков одинаков. Растения зимуют в виде небольшого побега с укороченными междоузлиями, несколькими листьями и зачатками боковых побегов. Вегетация начинается после схода льда в апреле–мае, как правило, с повышением температуры воды до  $+5^{\circ}\text{C}$  и заканчивается в сентябре. После зимнего покоя идет накопление вегетативной массы. Максимум морфологических показателей совпадает с низким уровнем воды и ее температурным максимумом. Летом растения могут перейти к массовому цветению и плодоношению при стабильном небольшом уровне воды. В полноводные годы сроки наступления фенофаз смещаются, отдельные фазы могут выпадать. В разные годы отмечается от одного до трех волн цветения. После плодоношения преобладают процессы отмирания, и побеги перезимовывают. Водяные лютики могут развиваться как многолетние растения в относительно постоянных условиях обитания или как однолетники в условиях сильных колебаний уровня воды [9].

Одной из важнейших особенностей развития *R. kauffmannii* Clerc и *R. trichophyllus* из европейской части России — пик биомассы перед цветением. Активное нарастание вегетативной массы, состоящей из множества тонких основных и боковых побегов, предшествует началу генеративного периода. У *R. nipponicus* на североохотском побережье накопление биомассы в предгенеративный период почти не выражено.

Преобладание вегетативного размножения над семенным характерно для большинства видов водяных лютиков, произрастающих в европейской части России [9]. По нашим наблюдениям, у *R. nipponicus* и *R. trichophyllus*, произрастающих в океаническом климате североохотского побережья, преобладает вегетативное размножение. Надводное цветение нерегулярное и сильно зависит от климатических и гидрологических условий. В р. Углицан зарегистрировано только подводное клейстогамное цветение. Массовое надводное цветение, как и образование плодов, не отмечено здесь, вероятно, из-за постоянно низкой температуры воды, недостаточной для запуска механизма массового цветения. После клейстогамного цветения плоды обычно не вызревают. В Магаданской обл. солнечная погода и невысокий уровень воды в реках

бывают редко, либо не сохраняются достаточно долго для формирования семян. Возможно, отсутствие регулярного семенного возобновления способствовало сохранению подводного цветения у этого вида на северо-востоке Азии. В работе по водяным лютикам Японии [24] упоминается, что появление клейстогамных цветков, раскрывающихся под водой, характерно для многих видов этой группы.

Сведения о сезонном развитии различных видов водяных лютиков за пределами России немногочисленны. Выраженная фаза зимнего покоя в регионах с более мягким климатом, чем в Ярославской и Магаданской областях, не описана, хотя отмечается замедление или остановка роста растений в холодное время года. В Корее [18] и Великобритании [12, 13] начало активного роста у различных водяных лютиков наблюдается в марте–мае, также упоминается об образовании единичных цветков в течение всего периода вегетации, в том числе зимой.

Круглогодичное цветение и циклы развития двух разновидностей *R. nipponicus* описаны в Японии ( $35^{\circ}38'$  с.ш.,  $133^{\circ}27'–133^{\circ}38'$  в.д.) [16]. Круглогодичное цветение с пиком в июне–июле отмечено у *R. nipponicus* var. *submersus*, произрастающего в р. Хонги со стабильной ( $\sim 13–15^{\circ}\text{C}$ ) температурой воды в течение всего года (среднемесячная температура изменяется от  $9^{\circ}\text{C}$  в феврале до  $16^{\circ}\text{C}$  в сентябре). В то же время у *R. nipponicus* var. *okayamaensis*, произрастающего в р. Утсумия со значительными колебаниями температуры воды в течение года (от  $2.5$  до  $19.5^{\circ}\text{C}$ ), цветки распускались лишь с мая по ноябрь. Скорость роста побегов у этих разновидностей различалась. У *R. nipponicus* var. *submersus*, произрастающего при стабильной температуре воды, максимальная скорость роста отмечалась в сентябре, постепенно увеличиваясь с июня, а небольшие пики усиления роста наблюдались в феврале, апреле и декабре. Пик цветения приходился на июнь–июль. У *R. nipponicus* var. *okayamaensis* скорость роста постепенно нарастала к маю, потом немного снижалась и достигала максимума в июле, после чего начинала падать. Массовое цветение было в мае–июле. В лабораторных условиях скорости роста обеих разновидностей почти не различались [16]. Вероятно, круглогодичное цветение и многопиковая кривая скорости роста связана со стабильными температурными условиями в водотоках.

*R. nipponicus* — светолюбивое, очень холодостойкое растение. В относительно стабильных температурных условиях незамерзающих водотоков североохотского побережья на  $59^{\circ}$  с.ш., где температура воды относительно постоянна (от  $+0.1$  до  $+5.8^{\circ}\text{C}$ ) (рис. 1), сезонный цикл развития *R. nipponicus* во многом сходен с ритмом развития этого вида, растущего при стабильной, но более высокой

температуре в Японии почти на 25° южнее. Рост растений в обоих местонахождениях не прекращается в течение всего года. Наиболее активное образование молодых корней у “магаданских” растений происходит в феврале—марте. Единичные клейстогамные цветки отмечались нами во все месяцы холодного периода года (с октября по май). Летний пик цветения приходится на июль, как и у растений из Японии, однако он возможен лишь в отдельные годы при благоприятных погодных и гидрологических условиях.

Время цветения — генетически наследуемый признак у большинства покрытосеменных [2, 26]. Цветение у разных видов водяных лютиков происходит с марта—апреля до августа, наиболее ранние сроки цветения выявлены в марте—апреле у *R. otiophyllus* Ten. в Великобритании и *R. kadzusenensis* Makino в Корее [13, 18]. Такие же сроки появления наибольшего числа клейстогамных подводных цветков отмечены у *R. nipponicus* в Магаданской обл. в зоне климата тундры и лесотундры. Наблюдается совпадение сроков цветения у разных видов *Ranunculus* секции *Batrachium* в разных климатических зонах. Вероятно, весенний пик цветения может быть связан с длиной светового дня, который в марте, около дня весеннего равноденствия, примерно одинаков на различных широтах. В большинстве северных регионов водоемы и водотоки в марте еще подо льдом или только освобождаются ото льда, поэтому весенний пик роста и цветения в марте невозможен. На северном побережье Охотского моря возможность круглогодичной вегетации и цветения обеспечивается существованием специфических местообитаний — незамерзающих водотоков.

Известно, что наиболее распространенный тип цветения в растительном мире — это ежегодное цветение, когда растения цветут 1 раз в год. Непрерывное цветение — редкое явление, широко распространенное только в некоторых типах тропических лесов. Отдельные виды, непрерывно цветущие в течение всего вегетационного периода, встречаются во всех климатических зонах от тропиков до тундр [2]. Изученный нами *R. nipponicus* относится к видам, для которых возможно непрерывное цветение при наличии благоприятных (постоянных) условий среды.

**Выводы.** Впервые на территории России зарегистрированы круглогодичные вегетация и цветение водяного лютика без прохождения стадии зимнего покоя. Ранее круглогодичное цветение *R. nipponicus* отмечено в Японии в водотоках со среднемесячной температурой воды в холодное время года ~+10°C. На северном побережье Охотского моря (59° с.ш.) благодаря наличию незамерзающих водотоков, связанных с пойменными таликами, возможны круглогодичный рост и цветение *R. nipponicus*. Во все месяцы года наблюда-

ется рост побегов, формирование молодых корней, бутонов и клейстогамных цветков, при среднемесячной температуре воды от +0.1 до +5.8°C. Клейстогамное цветение редко приводит к формированию и вызреванию плодов, возможно, из-за слишком низкой температуры воды. Массовое появление подводных цветков шелковника в начале весны не связано с повышением температуры воды.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за помощь в проведении полевых работ И.В. Учуеву и В.А. Остапчене (заповедник “Магаданский”), О.Н. Вохминой и Л.А. Зеленской (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН), а также А.А. Боброву (Институт биологии внутренних вод РАН) за консультации при написании статьи.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госзаданий (тема № 115020430035, Институт биологии проблем Севера ДВО РАН и № АААА-А18-118012690095-4, Институт биологии внутренних вод РАН), при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 15-29-02498-офи\_м, 16-04-01308-а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андриянова Е.А., Мочалова О.А. Лютики, цветущие в морозы // Природа. 2018. № 4. С. 24–33.
2. Жмылев П.Ю., Карпущина Е.А., Жмылева А.П. Вторичное цветение: индукция и нарушение развития // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 3. С. 262–272.
3. Иогансен В.Е., Кузнецов А.С., Деев Г.Н. Реки // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 186–188.
4. Клюкин Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 101–132.
5. Лебедева О.А. Особенности фенологического развития *Batrachium kauffmannii* (Ranunculaceae) в малых реках Ярославской области // Ярослав. пед. вестн. 2012. № 1. Т. III (Естественные науки). С. 98–102.
6. Лебедева О.А., Лануров А.Г. Особенности онтогенеза *Batrachium trichophyllum* (Ranunculaceae) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 11. С. 1744–1752.
7. Михайлов В.М. Пойменные талики северо-востока России. Новосибирск: Изд-во “Гео”, 2013. 244 с.
8. Михайлов В.М. Пойменные талики в долинах меандрирующих водотоков северо-востока России // Криосфера Земли. 2016. Т. 20. № 2. С. 41–48.
9. Мовержоз Е.А., Бобров А.А. Сравнительная морфология и биология водяных лютиков *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllum* и *R. kauffmannii* (Batrachium, Ranunculaceae) в Средней России // Тр. ИБВВ РАН. 2016. Вып. 76(79). С. 93–118.
10. Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT/IOPB chromosome data 21 // Taxon. 2016. V. 65. № 3. P. 673.

11. Bobrov A.A., Zalewska-Galosz J., Jopek M., Movergoz E.A. *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*. 2015. V. 233. № 2. P. 101–138.
12. Cook C.D.K. Studies in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. II. General morphological considerations in the taxonomy of the subgenus // *Watsonia*. 1963. V. 5. № 5. P. 294–303.
13. Cook C.D.K. A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray // *Mitt. Bot. Staatssammlung München*. 1966. № 6. P. 47–237.
14. Garbey C., Thiebaut G., Muller S. Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in response to environmental variables // *Plant Ecol.* 2004. V. 173. № 1. P. 125–137.
15. Jo I.S., Han D.U., Cho Y.J., Lee E.Ju. Effects of light, temperature, and water depth on growth of a rare aquatic plant, *Ranunculus kadszensis* // *J. Plant Biol.* 2010. V. 53. № 1. P. 88–93.
16. Kimura Y., Kunii H. Comparison of morphological traits and growth characteristics in *Ranunculus nipponicus* var. *submersus* and *R. nipponicus* var. *okayamaensis* // *Jap. J. Ecol.* 1998. V. 48. P. 257–264.
17. Koga K., Kadono Y., Setoguchi H. The genetic structure of populations of the vulnerable aquatic macrophyte *Ranunculus nipponicus* (Ranunculaceae) // *J. Plant Res.* 2007. V. 120. № 3. P. 471–480.
18. Ku Y.B., Oh H.K., Lee J.H. et al. Distribution and genetic uniformity of an endangered aquatic plant, *Ranunculus kadszensis*, in a South Korean rice paddy // *Weed Biol. Manag.* 2007. V. 7. P. 120–123.
19. Lebedeva O.A., Lapirov A.G. The rhythm of the seasonal development and morphological polyvariation of *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach at the Rybinsk reservoir // *Inland Water Biol.* 2009. V. 2. № 3. P. 223–227. <https://doi.org/10.1134/S1995082909030055>
20. Nakaya S., Usami A., Yorimoto T., Miyazawa M. Characteristic chemical components and aroma-active compounds of the essential oils from *Ranunculus nipponicus* var. *submersus* used in Japanese traditional food // *J. Oleo Sci.* 2015. V. 64. № 6. P. 595–601.
21. Takafumi H., Matsumoto A., Aotani K., Yoshida T. The cross-ecosystem impact of deer on an endangered submerged macrophyte, *Ranunculus nipponicus* var. *submersus* // *Glob. Ecol. Conserv.* 2015. V. 4. P. 581–588.
22. Takayanagi S.T., Hiroshi Y.H. The shoot of *Ranunculus nipponicus* var. *submersus*, a submerged vascular plant, can actively take up nitrate from cool water // *Plant Biotechnol. J.* 2015. V. 32. P. 97–102.
23. Wiegleb G., Bobrov A.A., Zalewska-Galosz J. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae) // *Phytotaxa*. 2017. V. 319. № 1. P. 1–55.
24. Wiegleb G. Notes on Japanese *Ranunculus* subgenus *Batrachium* // *Acta Phytotax. Geobot.* 1988. V. 39. № 4–6. P. 117–132.
25. Zander B., Wiegleb G. Biosystematische Untersuchungen an Populationen von *Ranunculus* subgen. *Batrachium* in Nordwest-Deutschland // *Bot. Jahrb. Syst.* 1987. Bd 109. Hf. 1. S. 81–130.
26. Zimmerman M., Pyke G.H. Pollination ecology of christmas bells (*Blandfordia nobilis*): Effects of pollen quantity and source on seed set // *Aust. J. Ecol.* 1988. V. 13. P. 301–309.

## Ecology and Seasonal Development of *Ranunculus nipponicus* Nakai (*Batrachium*, Ranunculaceae) in Nonfreezing Watercourses on the Northern Coast of the Sea of Okhotsk

E. A. Andriyanova<sup>a</sup>, O. A. Mochalova<sup>a, \*</sup>, and E. A. Movergoz<sup>b</sup>

<sup>a</sup>*Institute of Biological Problems, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

<sup>b</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia*

\*e-mail: [mochalova@inbox.ru](mailto:mochalova@inbox.ru)

The ecology and seasonal development of *Ranunculus nipponicus* in nonfreezing watercourses on the northern coast of the Sea of Okhotsk (59° N) were studied. For the first time on the territory of Russia the year-round vegetation and flowering without the formation of a resting stage of the water crowfoot were marked. During all months of the year, growth of shoots, the formation of young roots, buds and cleistogamous flowers are observed at an average monthly water temperature of +0.1 to +5.8°C. The most intensive formation of young roots in February–March and the most appearance of underwater flowers in late March–early April is not associated with increase of water temperature. Cleistogamous flowering rarely leads to the formation and maturation of the fruit, perhaps because of too low a water temperature.

**Keywords:** aquatic vascular plants, *Ranunculus nipponicus*, ecology, seasonal development habitat conditions, Magadan Region, Russia