



УДК 582.675.1:581.4/.5(282.256.3)

Морфологические и экологические особенности жестколистного водяного лютика *Ranunculus subrigidus* (*Batrachium*, *Ranunculaceae*) в реке Енисей (Сибирь, Россия)

И. Д. Минаков^{1,6*}, И. Р. Путилин^{2,3,7}, Т. А. Зотина^{1,2,8}, И. Е. Ямских^{2,9}, М. Г. Куцев^{2,4,10}, Л. М. Киприянова^{5,11}

¹ Институт биофизики ФИЦ КНЦ СО РАН, ул. Академгородок, д. 50/50, г. Красноярск, 660036, Россия

² Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, д. 79, г. Красноярск, 660041, Россия

³ Институт леса им. В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, ул. Академгородок, д. 50/28, г. Красноярск, 660036, Россия

⁴ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, г. Барнаул, 656049, Россия

⁵ Институт водных и экологических проблем СО РАН, ул. Молодежная, д. 1, г. Барнаул, 656038, Россия

⁶ E-mail: ilya_99@list.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0009-0006-8465-4408>

⁷ E-mail: iputilin@sfu-kras.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1948-6808>

⁸ E-mail: t_zotina@ibp.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4792-1582>

⁹ E-mail: iyamskikh@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1424-9547>

¹⁰ E-mail: m_kucev@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2284-6851>

¹¹ E-mail: lkpriyanova@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9999-1956>

* Автор для переписки

Ключевые слова: водные растения, Красноярский край, макрофиты, филогения, флористические находки, *Ranunculus*.

Аннотация. В результате изучения водяных лютиков р. Енисей было подтверждено широкое распространение в реке недавно восстановленного жестколистного североамериканско-североазиатского вида *Ranunculus subrigidus* вместо приводившегося ранее европейского *R. circinatus*. Принадлежность растений к *R. subrigidus* подтверждена с помощью анализа нуклеотидной последовательности ITS региона и морфологических данных. В отличие от литературных данных, у образцов этого вида из р. Енисей не наблюдалось сидячих листьев, у половины образцов расстояние между первым и вторым рассечением листа превышало ранее описанное для вида максимальное значение в 0,2 см, у части образцов междоузлия были короче листьев, а также имелись разные варианты опушения частей побега. Условия произрастания этого вида в р. Енисей отличаются от ранее известных, это касается прежде всего жёсткости воды и характера течения. В районе Красноярска сезонное развитие *R. subrigidus* подвержено воздействию Красноярской ГЭС. Приведены геоботанические описания сообществ с доминированием и участием *R. subrigidus* в р. Енисей.

Morphological and ecological traits of the rigid-leaved water crowfoot *Ranunculus subrigidus* (*Batrachium*, Ranunculaceae) in the Yenisei River (Siberia, Russia)

I. D. Minakov¹, I. R. Putilin^{2,3}, T. A. Zotina^{1,2}, I. E. Yamskikh², M. G. Kutsev^{2,4}, L. M. Kipriyanova⁵

¹Institute of Biophysics SB RAS, Akademgorodok St., 50/50, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation

²Siberian Federal University, Svobodny Ave., 79, Krasnoyarsk, 660041, Russian Federation

³V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Akademgorodok St., 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation

⁴Altai State University, Lenina Pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

⁵Institute for Water and Environmental Problems SB RAS, Molodezhnaya St., 1, Barnaul, 656038, Russian Federation

Keywords: aquatic plants, floristic records, Krasnoyarsk Territory, macrophytes, phylogeny, *Ranunculus*.

Summary. The study of water crowfoots in the Yenisei River confirmed the wide distribution of recently restored rigid-leaved North American-North Asian species *Ranunculus subrigidus* instead of previously mentioned European *R. circinatus*. The species identification as *R. subrigidus* was confirmed by the analysis of the ITS region nucleotide sequence and morphological data. In contrast to literature data, samples of this species collected in the Yenisei did not have sessile leaves, in half of the samples, the length between first and second bifurcation was greater than the maximum of 0.2 cm previously described for the species, in some of the samples, internodes were shorter than the leaves, also different types of pubescence were observed on plant shoot parts. The conditions under which this species grows in the Yenisei River differ from the previously reported ones, primarily, in such parameters as the water hardness and the flow regime. At the city of Krasnoyarsk, seasonal development of *R. subrigidus* is affected by the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Plant. The paper presents a geobotanical description of the Yenisei River plant communities dominated by and containing *R. subrigidus*.

Введение

В ряде недавних исследований (Bobrov, Mochalova, 2014; Ivanova et al., 2017; Wiegler et al., 2017; Kipriyanova, 2018; Bobrov, 2020; Kipriyanova, Romanov, 2021) показано, что гомотилльные жестколистнные шелковники Сибири относятся к североамериканско-североазиатскому виду *Ranunculus subrigidus* W. B. Drew (= *Batrachium subrigidum* (W. B. Drew) Ritchie). Однако, из-за таксономической сложности данной группы растений, их часто ложно идентифицируют как представителей других видов. В настоящее время имеются данные о произрастании *R. subrigidus* в Красноярском крае в водоёмах водосборного бассейна р. Хатанги п-ова Таймыр (Pospelova, Pospelov, 2024), в неназванных водоёмах национального парка «Шушенский бор» Минусинской котловины (Efimova et al., 2022), и в пруду г. Абакан Республики Хакасия (Ivanov, 2024). Присутствие вида в основном течении крупных сибирских рек (Обь, Енисей, Ангара, Лена и др.) в литературе не приводится, однако он был обнаружен в водоёмах, находящихся

в долинах этих рек, и в заливах водохранилищ (Bobrov, Mochalova, 2014; Kipriyanova, 2018). Согласно сведениям, приведенным в базах данных и более ранних публикациях, во флоре водных объектов Красноярского края также указаны гомотилльные жестколистнные шелковники двух других видов. Это *Ranunculus circinatus* Sibth. (= *Ranunculus foeniculaceus* Gilib., *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, *Batrachium foeniculaceum* (Gilib.) V. I. Krecz.) (Krechetovich, 1937; Popov, 1957; Cherepnin, 1961; Polozhij, Reverdatto, 1976; *Opredelitel rasteniy yuga...*, 1979; Antipova, 2006, 2012; Stepanov, 2006; *Ranunculus circinatus*, 2023) и *Ranunculus confervoides* (Fr.) Fr. (= *Ranunculus eradicated* (Laest.) Johanss., *Batrachium confervoides* Fr., *Batrachium eradicated* (Laest.) Fr.) (Krechetovich, 1937; Cherepnin, 1961; *Opredelitel rasteniy yuga ...*, 1979; Timokhina, 1993; Antipova, 2006, 2012; Pospelova, Pospelov, 2007; Scherbina, 2009; Andreeva, Tupitsyna, 2014; Botany. CSBS SB RAS [Digital herbarium]. URL: <http://herb.csbg.nsc.ru:8081>; *Ranunculus confervoides*, 2023; Seregin, 2024). В публикациях упоминаются только три местонахождения *R. circinatus*, связанных с Ени-

сеем: в Абаканской протоке р. Енисей в Красноярске (Stepanov, 2006), в затопленном Красноярским водохранилищем неназванном водном объекте вблизи д. Батени, а также вблизи с. Частостровского, расположенного на левом берегу Енисея (Polozhij, Reverdatto, 1976). Тем не менее, сомнительно, что все приведённые выше упоминания *R. circinatus* и *R. confervoides* можно достоверно отнести именно к *R. subrigidus*. Коротколистная форма космополитного полиморфного вида *Ranunculus trichophyllus* Chaix (= *Ranunculus divaricatus* Schrank, *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch, *Batrachium divaricatum* (Schrank) Wimm.) может быть неотличима и от *R. subrigidus*, и от *R. circinatus*, и от *R. confervoides* (Wiegand et al., 2017). В частности, во «Флоре СССР» (Krechetovich, 1937) отмечается, что за Уралом растения видов *R. circinatus* и *R. confervoides* отличны от европейских. При этом описание азиатских «*R. circinatus*» в целом соответствует *R. subrigidus* (более нежные и опушённые побеги, чем у «европейской вариации»), а морфологическое описание азиатских «*R. confervoides*» скорее принадлежит коротколистной форме *R. trichophyllus*, который рассматривается в названном выше издании как отдельный вид. Также имеются сведения (Zarubina, Romanov, 2023), что в Красноярском крае несколько гербарных образцов длиннолистного *Ranunculus kauffmannii* P. Clerc долгое время были ложно идентифицированы как *R. confervoides*. Согласно «Определителю высших растений Якутии» (Bobrov, 2020), другим видом, к которому особи *R. subrigidus* ранее неверно относились, является европейский гетерофилльный *Ranunculus peltatus* Schrank (= *Batrachium peltatum* (Schrank) Bercht. et J. Presl). Он может образовывать гомотипильную форму, а также, подобно *R. subrigidus*, имеет грушевидные нектарники. *R. peltatus* упоминается для Приенисейской Сибири, в том числе для окрестностей р. Енисей (Timokhina, 1993; Antipova, 2012), однако эти упоминания могут относиться не только к *R. subrigidus*, но и к другому гетерофилльному виду, а именно к *Ranunculus mongolicus* (= *Batrachium mongolicum* (Krylov) V. I. Krecz.) (Bobrov, Mochalova, 2014). Гипотетически гомотипильные жестколистные водяные лютики Енисея могут быть представителями вида *Ranunculus rionii* Lagger (= *Batrachium rionii* (Lagger) Numan), распространённого в Западной Сибири (Timokhina, 1993). Таким образом, опираясь на доступные данные, нельзя сделать заключение о присутствии и степени распространения *R. sub-*

rigidus в русле р. Енисей, где экологические условия выглядят неподходящими для вида, предпочитающего глубокие стоячие воды.

В нашей работе был проведен анализ гомотипильных жестколистных шелковников, произрастающих в основном русле р. Енисей, которые габитуально были подобны *R. subrigidus*. Целью работы было определение их видовой принадлежности на основании анализа морфологических признаков и ДНК-маркеров, а также описание их экологии и биологии в р. Енисей.

Материалы и методы

Полевые работы и камеральная обработка

Основой для исследования послужили гербарные образцы, которые были собраны в р. Енисей на участке от Красноярской ГЭС до устья р. Ангара, а также вблизи устья р. Подкаменная Тунгуска, в летний и осенний периоды 2011–2023 гг. (рис. 1). Наименования географических объектов и расстояние до точек сбора гербарных образцов определяли от речного порта Красноярск с использованием судоводных карт р. Енисей (Karta reki..., 2006, 2008).

В местах отбора растений фиксировалась глубина воды и тип грунта, делались фотографии растений и их сообществ *in situ*. Также проводилось фитоценологическое описание методом Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964) со следующей шкалой: г – вид чрезвычайно редок; «+» – вид встречается редко, степень покрытия мала; 1 – число особей велико, степень покрытия мала или особи разрежены, но покрытие большое; 2 – проективное покрытие от 5 до 25 %; 3 – от 25 до 50 %; 4 – от 50 до 75 %; 5 – более 75 %. При необходимости часть живых растений после сбора помещалась в климатическую комнату с фотопериодом для доведения до цветения и вызревания плодов. Гербаризированные и живые растения изучались в лаборатории с использованием бинокулярного микроскопа. В ходе морфологического анализа учитывались: длина черешка, длина рассечённой части листа, длина всего листа, расстояние между первым и вторым рассечением листа, длина конечного сегмента листа, длина междоузлий и её отношение к длине соседних листьев, длина лепестков, длина плодов, наличие волосков на разных частях побега, жёсткость листовой пластинки, формы нектарников и плодов. Всего было изучено более сотни образцов растений из 13 мест отбора. Параметры листьев и междоузлий были измерены

у 92 образцов, для них были рассчитаны средние значения и стандартные отклонения. Также были изучены гербарные коллекции KRAS, KRM и KRSU. Собранные гербарные материалы

хранятся в Институте биофизики СО РАН, дубликаты переданы в Гербарий Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (ALTU).

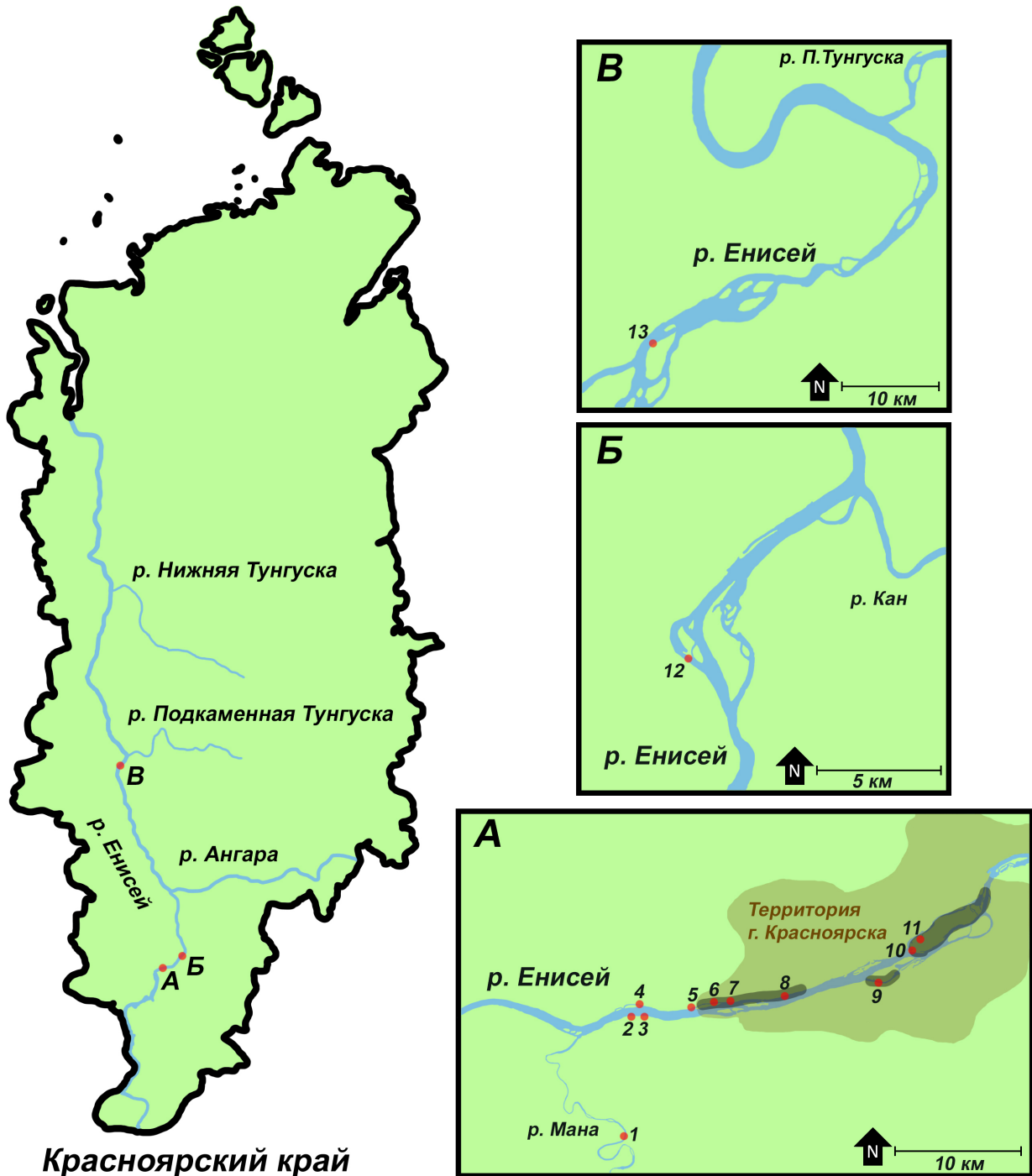


Рис. 1. Картограмма точек сбора образцов *Ranunculus subrigidus* в р. Енисей и его притоке. Серым цветом отмечены области, в которых могут располагаться места сбора образцов, относящихся к р. Енисей, из гербарных фондов.

Филогенетический анализ

Образцы для выделения ДНК были отобраны из трёх разных ценопопуляций в р. Енисей (рис.

1, точки № 4, № 7, № 13). Выбранные образцы имели морфологические различия. Выделение ДНК производилось с использованием СТАВ-метода

(Doyle J. J., Doyle J. L., 1987). Для амплификации ITS (ITS1-5.8S-ITS2) ядерной ДНК использовались универсальные для сосудистых растений праймеры (Kutsev et al., 2014) по следующему протоколу: 95 °C (300 с) – денатурация белковых комплексов для активации Таq-полимеразы; 13 циклов: 95 °C (20 с) – денатурация ДНК, 55 °C (45 с, понижение температуры на 0,7 °C в каждом последующем цикле) – присоединение праймеров, 72 °C (90 с) – элонгация цепей; 25 циклов: 95 °C – денатурация ДНК, 44 °C (30 с) – присоединение праймеров, 72 °C (90 с) элонгация цепей; 72 °C (420 с) – достройка всех цепей. Визуализация полученных продуктов ПЦР производилась в 2%-м агарозном геле с использованием этидиумбромиды ($C_{21}H_{20}BrN_3$). Секвенирование производилось с помощью набора реактивов BigDye Terminator v3.1 (Applied Biosystems, Мэриленд, США) методом Сэнгера на секвенаторе ABI 3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems, MD, USA) (ЦКП «Геномика» СО РАН, г. Новосибирск). Полученные секвенограммы были обработаны в программе MEGA 11 (Tamura et al., 2021). Для анализа также использовали 17 последовательностей ITS-региона из базы данных GenBank (URL: www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank) (табл. 1). В качестве внешней группы приведён вид *Laccopetalum giganteum* (Wedd.) Ulbr. Последовательности были выравнены в программе MAFFT v.7.505 (Katoh, 2013) и отфильтрованы в программе Gblocks v0.91b (Castresana, 2000). Подбор модели нуклеотидных замен и построение филогенетического дерева производилось в программе IQ-TREE v.2.2.2.7 (Nguyen, 2016) со следующими параметрами: Substitution model – Auto, Bootstrap analysis – Ultrafast (Number of bootstrap iterations – 10000). Подходящая модель нуклеотидных замен была выбрана согласно Байесовскому информационному критерию (BIC) – TIM3e+G4. Стратегия построения деревьев – Maximum-Likelihood (ML). Визуализация деревьев производилась в web-сервисе iTOL v5 (Letunic, Bork, 2021).

Результаты

Морфологическая характеристика

В основном русле р. Енисей были обнаружены растения с морфологическими особенностями вида *Ranunculus subrigidus* (рис. 2А–Ж). Основным признаком, позволившим установить принадлежность всех цветущих образцов к этому виду, а не к иным гомотильным жестколист-

ным шелковникам, упоминаемым для Красноярского края, стал нектарник грушевидной формы (рис. 2Г). Образцы без цветков, габитуально подобные *R. subrigidus*, были предварительно идентифицированы как этот вид, основываясь на вегетативных признаках. У образцов *R. subrigidus*, проанализированных в данной работе, наблюдалась определённая морфологическая изменчивость ключевых вегетативных признаков. Междоузлия были длиннее листьев в срединной и базальной частях побега в два – три раза. В апикальной части и по всей длине побега у низкорослых образцов, которых было большинство, междоузлия были равны, или на 0,1–0,2 см короче листьев. Число междоузлий у низкорослых образцов доходило до 12, а у высоких (рис. 2А) до 15. Длина междоузлий составляла $1,90 \pm 0,95$ см. Расчёт морфометрических параметров листа показал, что длина черешка составляла $0,47 \pm 0,11$ см; длина рассечённой части листа – $1,00 \pm 0,22$ см; длина листа – $1,47 \pm 0,28$ см; длина между первым и вторым рассечением листа – $0,21 \pm 0,05$ см; длина конечного сегмента – $0,45 \pm 0,08$ см. Прилистники были покрыты волосками почти у всех образцов, а стебли и листья – у половины. При этом цветущие растения с хорошо выраженными грушевидными нектарниками не отличались по морфологическим признакам от нецветущих.

Филогенетический анализ

Длина последовательностей ITS-регионов после выравнивания варьировалась от 573 до 726 нуклеотидов, а после фильтрации полученных выравниваний окончательная длина каждой последовательности составила 571 нуклеотид. Количество переменных сайтов – 64. При построении филогенетического дерева (рис. 3) последовательности исследуемых нами экземпляров из р. Енисей (RU_KRAS_4, RU_KRAS_7, RU_KRAS_13), габитуально подобных *R. subrigidus*, объединились в одну общую кладу с последовательностями этого вида из водоёмов Якутии и США, а также с образцами *Ranunculus circinatus* Sibth. (коэффициент бутстрепа – 70). Сестринскую кладу сформировали последовательности вида *Ranunculus rionii* Lagger (коэффициент бутстрепа – 99). Последовательности RU_KRAS_4, RU_KRAS_7, RU_KRAS_13 полностью идентичны образцам *R. subrigidus* из Якутии, что подтверждает их видовую принадлежность.

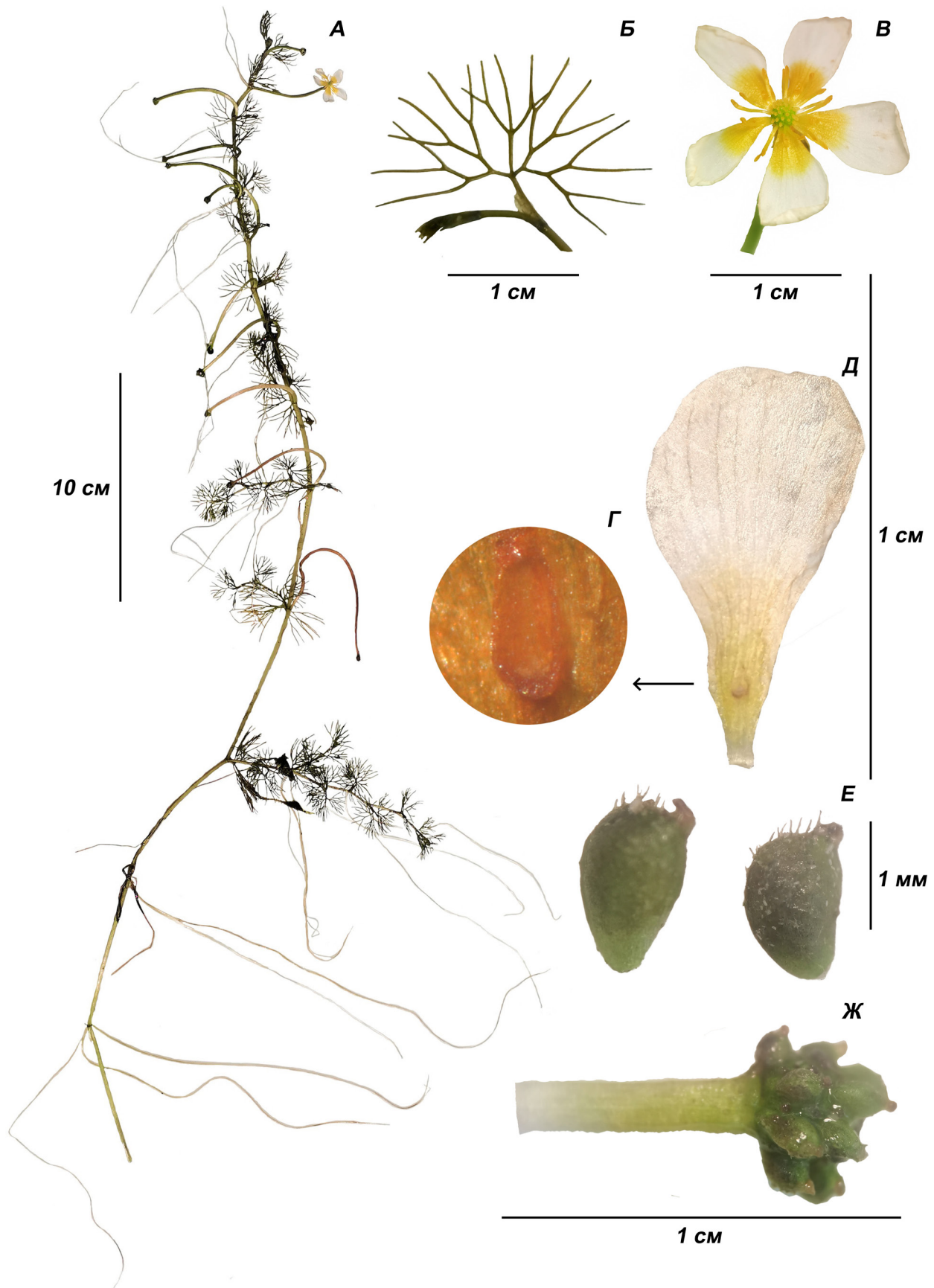


Рис. 2. Морфология *Ranunculus subrigidus*, собранного в г. Красноярске. А – общий вид; Б – лист; В – цветок; Г – нектарник; Д – лепесток; Е – плоды; Ж – плоды на округлом цветоложе.

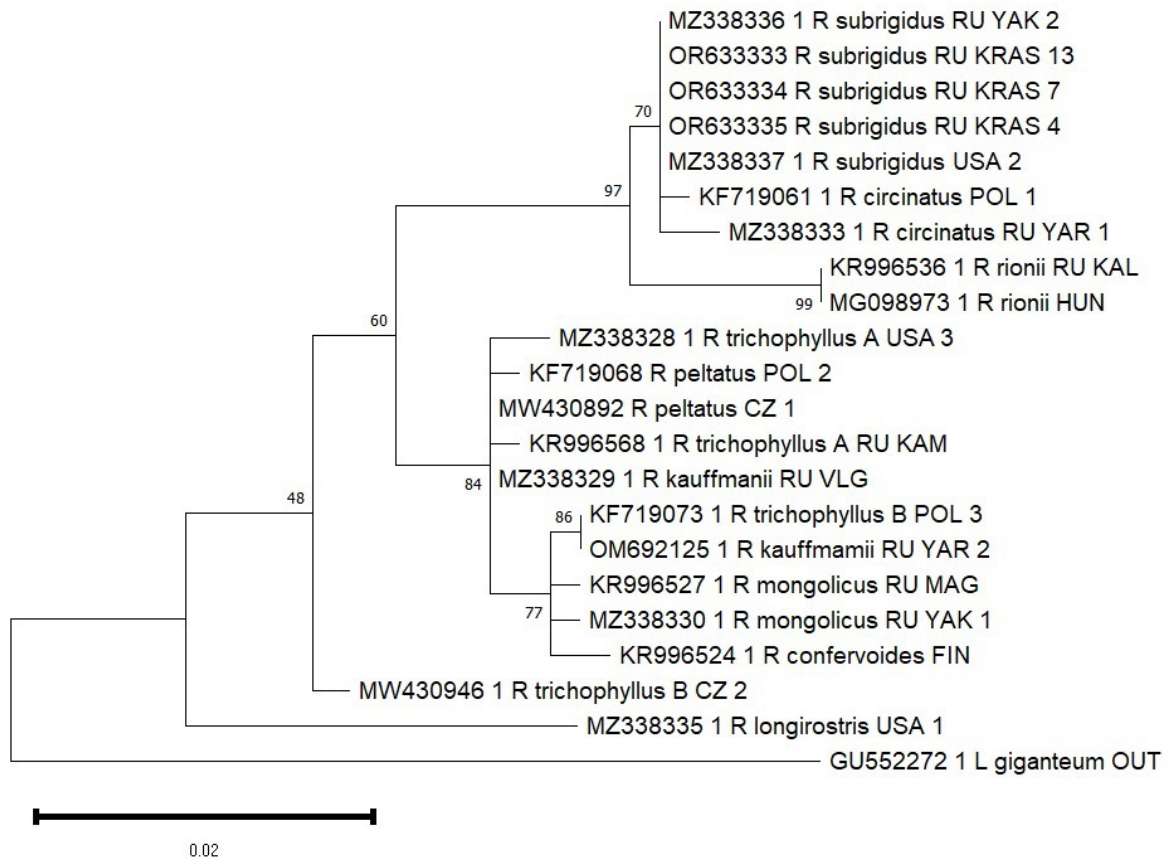


Рис. 3. Филогенетическое дерево видов р. *Ranunculus*, построенное на основании сравнения последовательностей ITS-регионов геномной ДНК методом максимального правдоподобия (ML). Цифры при узлах дерева обозначают значения коэффициентов бутстрепа. Масштаб обозначает среднее количество нуклеотидных замен на сайт.

Таблица 1

Нуклеотидные последовательности ITS-региона использованные для изучения филогении

Код в данной работе	Таксон	Номер GenBank	Страна и регион происхождения
Образцы секвенированные для данного исследования			
RU_KRAS_4	<i>Ranunculus subrigidus</i>	OR633333.1	Россия: Красноярский край, р. Енисей, о-в Овсянский (рис. 1, точка № 4)
RU_KRAS_7	<i>Ranunculus subrigidus</i>	OR633334.2	Россия: Красноярский край, р. Енисей, г. Красноярск (рис. 1, точка № 7)
RU_KRAS_13	<i>Ranunculus subrigidus</i>	OR633335.1	Россия: Красноярский край, р. Енисей, о-в Вампеев (рис. 1, точка № 13)
Образцы из других исследований			
POL_1	<i>Ranunculus circinatus</i>	KF719061.1	Польша
RU_YAR_1	<i>Ranunculus circinatus</i>	MZ338333.1	Россия: Ярославская область
FIN	<i>Ranunculus confervoides</i>	KR996524.1	Финляндия
RU_VLG	<i>Ranunculus kauffmanii</i>	MZ338329.1	Россия: Вологодская область
RU_YAR_2	<i>Ranunculus kauffmanii</i>	OM692125.1	Россия: Ярославская область
USA_1	<i>Ranunculus longirostris</i>	MZ338335.1	США: Штат Коннектикут
RU_MAG	<i>Ranunculus mongolicus</i>	KR996527.1	Россия: Магаданская область
RU_YAK_1	<i>Ranunculus mongolicus</i>	MZ338330.1	Россия: Республика Якутия
POL_2	<i>Ranunculus peltatus</i>	KF719068.1	Польша
CZ_1	<i>Ranunculus peltatus</i>	MW430892.1	Чехия
RU_KAL	<i>Ranunculus rionii</i>	KR996536.1	Россия: Республика Калмыкия

Таблица 1 (окончание)

Код в данной работе	Таксон	Номер GenBank	Страна и регион происхождения
HUN	<i>Ranunculus rionii</i>	MG098973.1	Венгрия
RU_YAK_2	<i>Ranunculus subrigidus</i>	MZ338336.1	Россия: Республика Якутия
USA_2	<i>Ranunculus subrigidus</i>	MZ338337.1	США: Штат Мэн
POL_3	<i>Ranunculus trichophyllus</i> B	KF719073.1	Польша
CZ_2	<i>Ranunculus trichophyllus</i> B	MW430946.1	Чехия
RU_KAM	<i>Ranunculus trichophyllus</i> A	KR996568.1	Россия: Камчатский край
USA_3	<i>Ranunculus trichophyllus</i> A	MZ338328.1	США: Штат Мэн
OUT	<i>Laccopetalum giganteum</i>	GU552272.1	Перу

Распространение и экология

Ranunculus subrigidus был обнаружен в 12 точках в р. Енисей и в одной точке его правостороннего притока р. Мана (рис. 1). Описания местонахождений представлены в таблице 2.

В гербарных фондах Красноярска были изучены образцы *R. subrigidus*, определённые А. А. Бобровым в 2019 г. вместо их первоначальных определений как *R. circinatus*, *R. confervoides*, *R. trichophyllus*, *R. kauffmanii* и некоторых их синонимов. Согласно этим материалам, вид встре-

чается в Красноярском крае в прудах Красноярска, оз. Манском, р. Мана, р. Бузим и в других водных объектах. В р. Енисей было собрано три образца *R. subrigidus*: один хранится в KRSU и два в KRAS, примерные места их сбора также указаны на рис. 1. Следует отметить, что часть образцов в гербарных коллекциях, определённых до 2019 г. как синонимы жестколистного *R. circinatus*, оказались представителями полиморфного *R. trichophyllus* и длиннолистного *R. kauffmanii*.

Таблица 2

Новые местонахождения вида *Ranunculus subrigidus* в р. Енисей и его притоке – р. Мана

№	Местонахождение	Р	Координаты, с. ш., в. д.	Глубина, м	Грунт	П	Фенофаза
1	Красноярский край, Берёзовский р-н, р. Мана, правый берег, правосторонний приток Енисея, расстояние до устья около 15 км. 12 VIII 2023	–	55°52'26', 92°32'36'	0,2–0,5	п.- и.+г.	д. д.	Растения без генеративных органов
2	Красноярский край, Емельяновский р-н, с. Овсянка, р. Енисей, правый берег, 19 IX 2019	–21	55°57'46', 92°33'18'	–	п.- и.+г.	д. д.	Растения без генеративных органов
3	Красноярский край, Емельяновский р-н, с. Овсянка, р. Енисей, правый берег. 06 IX 2022	–20	55°57'45', 92°33'55'	–	п.- и.+г.	д. д.	Растения в состоянии плодоношения
4	Красноярский край, Емельяновский р-н, р. Енисей, левый берег, о-в Овсянский. 07 X 2021, 11 X 2022, 08 XI 2022 и 11 IX 2023	–21	55°58'09', 92°33'39'	1–1,5	п.- и.+г.	д. д.	Только образцы 2023 года обладали цветами и плодами
5	Красноярский край, Емельяновский р-н, р. Енисей, левый берег, СНТ «Караульная дача», заводь. 09 VIII 2023	–17	55°58'11', 92°37'40'	–	п.- и.+г.	д. д.	Единичный плавающий образец. Растение в состоянии цветения

Таблица 2 (окончание)

№	Местонахождение	P	Координаты, с. ш., в. д.	Глубина, м	Грунт	П	Фенофаза
6	Красноярский край, г. Красноярск, мкрн. Удачный, р. Енисей, левый берег, окрестности пляжа. 30 VIII 2022	-15	55°58'22', 92°39'04'	0,3	п.- и.+г.	д. д.	Растения без генеративных органов
7	Красноярский край, г. Красноярск, мкрн. Удачный, р. Енисей, левый берег, 07 IX 2011 и 06 X 2022	-14	55°58'24', 92°40'16'	–	п.- г.+и.	–	Только образцы 2011 года обладали цветами и плодами
8	Красноярский край, г. Красноярск, мкрн. Удачный, р. Енисей, левый берег, окр. Успенского монастыря, заводь. 07 X 2019 и 27 VIII 2023	-9	55°58'46', 92°44'45'	0,3–0,5	п.- и.+г.	д. д.	Растения без генеративных органов
9	Красноярский край, г. Красноярск, р. Енисей, правый берег, Абаканская протока. 25 VIII 2022	-2	55°59'38', 92°53'09'	1,1	п.-г.	д. д.	Растения без генеративных органов
10	Красноярский край, г. Красноярск, р. Енисей, левый берег, о-в Татышев, залив у вантового моста. 09 VII 2023	1	56°00'50', 92°54'22'	0,1; 2	п.-г.	–	Растения в состоянии цветения
11	Красноярский край, г. Красноярск, р. Енисей, левый берег, о-в Татышев, небольшая заводь у протоки Татышева. 17 VIII 2023	2	56°01'12', 92°55'13'	0,5	п.- и.+г.	д. д.	Растения в состоянии цветения и плодоношения
12	Красноярский край, Сухобузимский р-н, с. Хлоптуново, р. Енисей, левый берег, протока Хлоптуновская. 22 IX 2023	96	56°27'39', 93°39'25'	1	п.-и.	д. д.	Растения в состоянии цветения и плодоношения
13	Красноярский край, Туруханский р-н, р. Енисей, левый берег, о-в Вампеев. 30 VIII 2013	828	61°22'00', 89°38'24'	1	–	–	Растения без генеративных органов

Примеч.: номера точек в таблице соответствуют таковым на карте (рис. 1); P – расстояние от речного порта г. Красноярска по судоходным картам (Karta реки..., 2006, 2008); грунт: п.-и. – песчано-илистый; п.-и.+г. – песчано-илистый с примесью гальки; п.-г. – песчано-галечный; п.-г.+и. – песчано-галечный с примесью ила; П – прозрачность: д. д. – до дна; «–» – данные отсутствуют.

Описание сообществ

Ranunculus subrigidus в р. Енисей образует ассоциацию *Ranunculetum subrigidi* Kiriya-pova 2022 класса *Potamogetonetea* Klika in Klika et Novák 1941, а также входит в состав ассоциаций того же класса с доминированием таких макрофитов, как *Potamogeton gramineus* L. (ассоциация *Potamogetonetum graminei* Lang 1967) и *Myriophyllum sibiricum* Kom. (ассоциация *Myriophylletum sibirici* Taran 1998). Вид встречается в сообществах харовых водорослей (класс *Charetea intermediae* F. Fukarek 1961). Геобота-

нические описания этих сообществ представлены в таблице 3.

Обсуждение

Морфологическое описание

Прежде всего следует отметить, что наиболее часто встречаемая, как на мелководьях, так и на глубоководных участках, низкорослая форма *R. subrigidus* имеет до 12 междоузлий небольшой длины ($1,90 \pm 0,95$ см). Это число междоузлий сопоставимо и с длинными образцами из

р. Енисей, и с данными по морфологии шелковников из водных объектов Поволжья (Movergoz, Bobrov, 2016). Особенно важно то, что междоузлия у низкорослых форм могут быть на 0,1–0,2 см короче листьев, хотя в идентификационных ключах (Wiegleb et al., 2017; Bobrov, 2020) обычно указывается что междоузлия длиннее листьев. Это справедливо, в частности, для молекулярно подтверждённых образцов, собранных в р. Енисей в районе устья Подкаменной Тунгуски (RU_KRAS_13). Как было отмечено ранее (Movergoz, 2020), соотношение длины междоузлия к соседнему листу зависит от глубины произрастания и рассматриваемой части побега, в частности, в апикальной его части оно может составлять 1 : 1. Следовательно, при идентификации шелковников, нужно использовать соотношение длины листа и междоузлия средней наиболее вызревшей части побега только у длинных, растущих ортотропно растений.

Согласно литературным данным (Wiegleb et al., 2017; Bobrov, 2020; Movergoz, 2020), у представителей *R. subrigidus* листья обычно сидячие, или на черешках длиной от 0,1–0,3 до 0,5–0,6 см,

редко до 0,8–1 см. Изученные нами водяные лютики этого вида из р. Енисей обладали длиной черешков ($0,47 \pm 0,11$ см), близкой к верхней границе этого диапазона, а сидячих листьев не наблюдалось вовсе. Расстояние между первым и вторым рассечением листа у половины измеренных нами растений превышало ранее описанное для вида максимальное значение в 0,2 см (Wiegleb et al., 2017). Это справедливо, в частности, для молекулярно подтверждённого образца (RU_KRAS_13).

В ряде работ (Garbey et al., 2004; Movergoz, Bobrov, 2016) отмечается, что глубина произрастания, скорость течения, а также гидрохимические параметры местообитания шелковников могут оказывать значительное влияние на их вегетативные параметры. Мы предполагаем, что непропорциональное удлинение большинства вегетативных частей изученных нами растений может быть обусловлено особенностями среды обитания в р. Енисей, а именно выраженным течением.

Таблица 3

Сообщества с доминированием и участием *Ranunculus subrigidus* в р. Енисей

Синтаксон	<i>Ranunculetum subrigidi</i>		<i>Potamogetonum graminei</i>	<i>Myriophylletum sibirici</i>	<i>Charetea intermediae</i>
Площадь описания, м ²	9	100	100	100	100
ОПП, %	100	80	70	100	80
Общее число таксонов	3	3	6	2	3
Точка на карте (рис. 1)	6	9	11	10	4
Номер описания	1	2	3	4	5
Диагностический вид ассоциации <i>Ranunculetum subrigidi</i>					
<i>Ranunculus subrigidus</i> Drew.	4	5	2	+	1
Диагностический вид ассоциации <i>Myriophylletum sibirici</i>					
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	2	.	.	5	1
Диагностический вид ассоциации <i>Potamogetonum graminei</i>					
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	.	r	4	.	.
Диагностический вид класса <i>Charetea intermediae</i>					
<i>Chara</i> sp.	.	.	3	.	5
Прочие таксоны					
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	.	3	.	.	.
<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner	.	.	1	.	.
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	2	.	2	.	.
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	.	.	+	.	.

В литературе упоминается как диагностическая значимость наличия опушения на верхней части стеблей, прилистниках, листьях (Wiegleb et al., 2017), так и его отсутствие, представленность единичными волосками на прилистниках (Movergoz, 2020). Среди изученных нами растений встречались хорошо опушённые во всех частях образцы, а также образцы с отсутствующим или представленным единичными волосками опушением на листе или стебле. Образцов полностью голых во всех вышеназванных частях было меньше всего. Среди особей одной ценопопуляции, за редким исключением, не наблюдалось высокой изменчивости этого признака. Молекулярный анализ подтвердил принадлежность к виду *R. subrigidus* хорошо опушённой особи (RU_KRAS_7), особи с отсутствием волосков на листьях (RU_KRAS_4), и особи с незначительным количеством волосков на всех вегетативных частях (RU_KRAS_13).

Филогенетический анализ

Водяные лютики являются таксономически сложной группой гидрофитов в связи с высокой морфологической пластичностью, изменчивостью числа хромосом, нерегулярностью цветения, а также распространённостью гибридизации в этой секции (Cook, 1966; Wiegleb et al., 2017), поэтому достоверное их определение по морфологическим признакам затруднено. Молекулярные методы помогают в идентификации похожих видов и гибридов (Telford et al., 2011; Wiegleb et al., 2022). В результате филогенетического анализа образцы *R. subrigidus* образовали отдельный кластер вместе с последовательностями *R. circinatus* (рис. 3), что обусловлено тем, что это близкие аллопатрические виды (Wiegleb et al., 2017). Сестринскую кладу образовали образцы другого диплоидного вида из этой группы, *R. rionii*. Другую большую группу образовали тетраплоидные виды. Среди них как встречающиеся в Восточной Сибири *R. kauffmannii*, *R. trichophyllus*, *R. mongolicus*, так и распространённые западнее в Европе *R. confervoides* и *R. peltatus*. Отдельно от остальных образцов на филогенетическом дереве располагается североамериканский *R. longirostris*.

Распространение и экология

Проведенное исследование показало, что *R. subrigidus* распространен на участке р. Енисей, от плотины Красноярской ГЭС до устья р. Ангары. Наибольшее число местонахождений ло-

кализировано в окр. Красноярска, что обусловлено доступностью данного участка для исследования, однако вид был зарегистрирован и в более удалённых точках, в частности в районе устья р. Подкаменная Тунгуска (около 828 км от речного порта Красноярска). Учитывая тот факт, что вид встречается в бассейне р. Хатанга п-ова Таймыр на севере Красноярского края (Pospelova, Pospelov, 2024), можно предположить, что *R. subrigidus* способен произрастать в р. Енисей и ниже устья р. Подкаменная Тунгуска. Находка *R. subrigidus* в р. Мана, а также имеющиеся в гербарных фондах материалы, позволяют предполагать, что вид может произрастать и в других притоках Енисея. Таким образом, можно считать *R. subrigidus* фоновым видом в р. Енисей.

Наиболее часто вид регистрируется на слабoproточных прибрежных участках и в заводях основного русла Енисея на небольшой глубине. Подобные предпочтения вида к глубине были отмечены и для Западной Сибири (Kipriyanova, 2018; Kipriyanova, Romanov, 2021), в то время как в Якутии (Bobrov, 2020) отмечается его произрастания только в стабильно глубоководных местообитаниях. По нашим данным, *R. subrigidus* может произрастать при высокой прозрачности воды, как на илисто-песчаном, так и на песчано-галечном грунте. Согласно имеющимся в литературе данным (Wiegleb et al., 2017; Movergoz, 2020), вид произрастает в жёстких, и даже солоноватых водах. Однако вода в р. Енисей, в районе Красноярска, имеет жёсткость около 75 ppm, что близко к нижней границе средней жёсткости воды, а минерализация воды составляет около 0,085 г/л (Anishchenko et al., 2023). В местах произрастания этого вида в Западной Сибири минерализация воды составляла 0,14 г/л (Kipriyanova, Romanov, 2021) и 0,85 г/л (Kipriyanova, 2022).

Согласно нашим наблюдениям, цветение шелковников в основном русле Енисея является нерегулярным, что согласуется с наблюдениями для других регионов (Cook, 1966; Lebedeva, Lapirova, 2009; Movergoz, Bobrov, 2016). С экологической точки зрения это можно объяснить чрезвычайной эффективностью распространения вегетативных фрагментов по течению реки и гибелью всходов при изменении уровня воды (Lebedeva, Lapirova, 2009; Bobrov, Movergoz, 2016), что актуально также для р. Енисей. Цветение у шелковников вида *R. subrigidus* в р. Енисей в окр. Красноярска зафиксировано в период с начала июля до начала октября. Вегетация водяных лютиков в том же районе может продолжаться

до ноября. По сравнению с *R. circinatus* и другими шелковниками в бассейне р. Волги (Bobrov, Movergoz, 2016), у *R. subrigidus* на среднем участке р. Енисей все фенофазы начинаются и заканчиваются на один – два месяца позже. Данный сдвиг, вероятно, связан с температурным режимом реки в нижнем бьефе Красноярской ГЭС. Так, бутонизация *R. circinatus* в Ярославской области начинается в июне при средней температуре воды +21 °С (Bobrov, Movergoz, 2016), а в р. Енисей в районе Красноярска средняя температура воды в июне составляет +6,5 °С; максимума (+12 °С) она достигает только в августе – сентябре, а в ноябре она лишь на 1,3 °С ниже июньской (Kosmakov, 2001; Karta reki..., 2008; Zuev et al., 2021).

Вследствие повышения средней температуры, строительства гидротехнических сооружений и появления новых типов местообитаний, например, на Верхней Волге наблюдается сокращение ценопопуляций холодолюбивых, произрастающих на быстром течении видов (*R. kauffmannii*), их замещение гибридами с более теплолюбивыми, характерными для стоячих вод видами (*R. circinatus*) (Bobrov et al., 2022). Поскольку данные по состоянию ценопопуляций водяных лютиков в р. Енисей до строительства Красноярской ГЭС чрезвычайно малочисленны, трудно сказать насколько сильно они изменились. Примером влияния антропогенных факторов на распространение *R. subrigidus* в р. Енисей может служить ситуация в Абаканской протоке (рис. 1, точка № 9). Условия в её верховьях, в результате замедления течения дамбой, сложились благоприятно для развития *R. subrigidus*, но в её низовьях, где имеется сброс тёплых вод с ТЭЦ, шелковник замещён роголистником и элодеей (Kravchuk et al., 2021). В водных объектах Приенисейской Сибири, в отличие от Европы, пока не были обнаружены гибриды водяных лютиков.

Сообщества

Ассоциация *Ranunculetum subrigidi* Kipriyanova 2022 была ранее зарегистрирована только в водоёмах Западной Сибири (оз. Титово, Кулундинский канал и Новосибирское водохранилище) (Kipriyanova, 2022). В р. Енисей у Красноярска, эта ассоциация может занимать на обследованных нами участках достаточно большие площади – до 100 м², и имеет на них общее

проективное покрытие 80–100 %. Также вид включается единично и с частным проективным покрытием до 15 % в другие сообщества макрофитов, произрастая, как правило, небольшими пятнами. Может занимать как верхний, так и нижний ярусы сообществ.

Заключение

В результате морфологического и молекулярного анализов было подтверждено присутствие и широкое распространение *Ranunculus subrigidus* в р. Енисей. Вид произрастает в р. Енисей и р. Мана на слабопроточных участках, на небольшой глубине, при высокой прозрачности и средней жёсткости воды, на илисто-песчаном и на песчано-галечном грунте, где он образует сообщества или включается в сообщества других макрофитов. В специфичных условиях Енисея, у образцов *R. subrigidus*, в отличие от литературных данных, не наблюдалось сидячих листьев, у половины образцов расстояние между первым и вторым рассечением листа превышало ранее описанное для вида максимальное значение в 0,2 см, а у части образцов междуузлия были короче листьев, также имелись разные варианты опушения частей побега. Наступление и окончание фенофаз *R. subrigidus* в основном русле Енисея в районе Красноярска происходило на один – два месяца позже по сравнению с близким видом *R. circinatus* из водных объектов Верхнего Поволжья, что, вероятно, обусловлено температурным режимом р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС. Таким образом, *R. subrigidus* можно считать фоновым видом для р. Енисей. Найденные особенности морфологии, скорее всего, обусловлены наличием выраженного течения в местообитаниях вида.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Е. Д. Мехряковой (Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева, г. Красноярск) за помощь при работе с гербарием, А. А. Боброву (Институт биологии внутренних вод РАН, п. Борок) за консультацию по нуклеотидной последовательности OR633334. Работа выполнена в рамках темы государственного финансирования ИБФ СО РАН (№ 0287-2022-0002) и ИВЭП СО РАН (№ 121031200178-8).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Andreeva E. B., Tupitsyna N. N.** 2014. *Flora zapovednika "Stolby"* [Flora of the "Stolby" Nature Reserve]. Novosibirsk: SB RAS Press. 300 pp. [In Russian] (**Андреева Е. Б., Тупицына Н. Н.** Флора заповедника «Столбы». Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. 303 с.).
- Antipova E. M.** 2006. Aquatic vegetation of the northern forest-steppes of Central Siberia. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V. P. Astafyeva* [Bulletin of Krasnoyarsk state pedagogical university named after V. P. Astafiev] 2: 5–14. [In Russian] (**Антипова Е. М.** Настоящая водная растительность северных лесостепей Средней Сибири // Вестник Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева, 2006. № 2. С. 5–14).
- Antipova E. M.** 2012. *Flora vnutrikontinentalnykh ostrovnykh lesostepey Sredney Sibiri* [Flora of the intracontinental island forest-steppes of Central Siberia]. Krasnoyarsk: Krasnoyarskiy gosudarstvennyy pedagogicheskiy universitet im. V. P. Astafyeva. 660 pp. [In Russian] (**Антипова Е. М.** Флора внутриконтинентальных островных лесостепей Средней Сибири. Красноярск: Красноярский гос. пед. ун-т им. В. П. Астафьева, 2012. 660 с.).
- Bobrov A. A.** 2020. *Ranunculus* sect. *Batrachium*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Yakutii* [Key to the higher plants of Yakutia, 2nd ed., revised and additional]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; Novosibirsk: Nauka. Pp. 437–439. [In Russian] (**Бобров А. А.** *Ranunculus* sect. *Batrachium* // Определитель высших растений Якутии. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Тов-во науч. изд. КМК; Новосибирск: Наука, 2020. С. 437–439).
- Bobrov A. A., Butkuvienė J., Chemeris E. V., Patamsytė J., Lambertini C., Aučina A., Sinkevičienė Z., Naugžemys D.** 2022. Extensive hybridization in *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae) in rivers of two post-glacial landscapes of East Europe. *Sci. Rep.* 12, 12088: 1–15. DOI: 10.1038/s41598-022-16224-0
- Bobrov A. A., Mochalova O. A.** 2014. Notes on aquatic vascular plants of Yakutia based on materials from Yakut herbariums. *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 45: 122–144. [In Russian] (**Бобров А. А., Мочалова О. А.** Заметки о водных сосудистых растениях Якутии по материалам якутских гербариев // Новости сист. высш. раст., 2014. Т. 45. С. 122–144).
- Bobrov A. A., Movergoz E. A.** 2014. Ecological and phytocoenotic features of *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum* and *B. kauffmannii* (Ranunculaceae). *Bot. Zhurn.* 99(3): 325–339. [In Russian] (**Бобров А. А., Мовержоз Е. А.** Экологические и фитоценологические особенности *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum* и *B. kauffmannii* (Ranunculaceae) // Бот. журн., 2014. Т. 99, № 3. С. 325–339).
- Botany.* CSBS SB RAS [Digital herbarium] [2024]. URL: <http://herb.csbg.nsc.ru:8081/> (Accessed 22 April 2024).
- Braun-Blanquet J.** 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3. Aufl. Wien; New York. 865 pp. DOI: 10.1007/978-3-7091-8110-2
- Castresana J.** 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Mol. Biol. Evol.* 17(4): 540–552.
- Cherepnin L. M.** 1961. *Flora yuzhnoy chasti Krasnoyarskogo kraya* [Flora of the southern part of the Krasnoyarsk Territory]. Iss. 3. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Publishing House. 252 pp. [In Russian] (**Черепнин Л. М.** Флора южной части Красноярского края. Вып. 3. Красноярск: Красноярское кн. изд-во, 1961. 252 с.).
- Cook C. D. K.** 1966. A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. *Mitt. Bot. Staats-samm. München* 6: 47–237.
- Doyle J. J., Doyle J. L.** 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 19: 11–15.
- Efimova L. A., Tolmachev A. V., Efimov D. Yu.** 2022. Aquatic vascular plants in the National park "Shushensky bor" (Minusinsky steppe basin). *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia* 21, 2: 34–37. [In Russian] (**Ефимова Л. А., Толмачев А. В., Ефимов Д. Ю.** Водные сосудистые растения в Национальном парке «Шушенский бор» (Минусинская котловина) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2022. Т. 21, № 2. С. 34–37). DOI: 10.14258/pbssm.2022050
- Garbey C., Thiébaud G., Muller S.** 2004. Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in response to environmental variables. *Plant Ecol.* 173: 125–137. DOI: 10.1023/B:VEGE.0000026336.44576.ff
- GenBank* [2024]. In: *The National Center for Biotechnology Information. National Library of Medicine*. URL: www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank (Accessed 22 April 2024).
- Ivanov D.** 2024. *Ranunculus subrigidus*. In: *iNaturalist contributors, iNaturalist* [2024]. iNaturalist Research-grade Observations. iNaturalist.org. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ab3s5x> accessed via GBIF.org on 2024-06-01. URL: <https://www.gbif.org/occurrence/3881594511>
- Ivanova M. O., Volkova P. A., Kopylov-Guskov Yu. O., Bobrov A. A.** 2017. Floristic finds in the southern natural regions of the Republic of Tuva and in the buffer zone of the reserve "Ubsunur depression". *Turczaninowia* 20, 4: 15–25. [In Russian] (**Иванова М. О., Волкова П. А., Копылов-Гуськов Ю. О., Бобров А. А.** Флористические находки в южных природных районах Республики Тувы и в охранной зоне заповедника «Убсунурская котловина» // Turczaninowia, 2017. Т. 20, № 4. С. 15–25). DOI: 10.14258/turczaninowia.20.4.2

Karta reki Yenisey ot Krasnoyarskoy GES do ustya reki Angara [Navigation chart of the Yenisei River from the Krasnoyarsk HPP to the mouth of the Angara river]. 2008. A. V. Verstakova (ed.). St. Petersburg: GBU Volgo-Balt. 91 pp. [In Russian] (*Карта реки Енисей от Красноярской ГЭС до устья реки Ангара*. Под ред. А. В. Верстаковой. СПб.: ГБУ Волго-Балт, 2008. 91 с.).

Karta reki Yenisey ot ustya reki Angara do ustya reki Podkamennaya Tunguska [Navigation chart of the Yenisei River from the mouth of the Angara river to the mouth of the Podkamennaya Tunguska river]. 2006. L. V. Izhitskaya (ed.). St. Petersburg: GBU Volgo-Balt. 81 pp. [In Russian] (*Карта реки Енисей от устья реки Ангара до устья реки Подкаменная Тунгуска*. Под ред. Л. В. Ижицкой. СПб.: ГБУ Волго-Балт, 2006. 81 с.).

Katoh K., Standley D. M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* 30, 4: 772–780.

Kipriyanova L. M. 2018. About new locations of little-known and rare aquatic plants in Western Siberia. *Bull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol.* 123, 3: 84–85. [In Russian] (**Киприянова Л. М.** О новых местонахождениях малоизвестных и редких для Западной Сибири водных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2018. Т. 123, вып. 3. С. 84–85).

Kipriyanova L. M. 2022. Diversity of aquatic plant communities in the lakes of the Ob-Irtysh interfluvium (West Siberia). *Rastitelnost Rossii* [Vegetation of Russia] 43: 60–87. [In Russian] (**Киприянова Л. М.** Разнообразие сообществ водной растительности озер Обь-Иртышского междуречья (Западная Сибирь)) // Растительность России, 2022. Т. 43. С. 60–87). DOI: 10.31111/vegus/2022.43.60

Kipriyanova L. M., Romanov R. E. 2021. Floristic finds in the Republic of Altai. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [Tomsk State University Journal of Biology] 54: 176–185. [In Russian] (**Киприянова Л. М., Романов Р. Е.** Флористические находки в Республике Алтай // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология, 2021. № 54. С. 176–185). DOI: 10.17223/19988591/54/9

Kosmakov I. V. 2001. *Termicheskiy i ledovyy rezhim v verkhnikh i nizhnikh befakh vysokonapornykh gidroelektrostantsiy na Yeniseye* [Thermal and ice regime in the upper and lower reaches of high-pressure hydroelectric power plants on the Yenisei]. Krasnoyarsk: Claretianum. 144 pp. [In Russian] (**Космаков И. В.** Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: Кларетианум, 2011. 144 с.).

Kravchuk E. S., Dubovskaya O. P., Shulepina S. P., Anishchenko O. V., Ivanova E. A., Glushchenko L. A., et al. 2021. Effect of anthropogenic factors on the ecosystem of the Yenisei River anabranch within the City of Krasnoyarsk. *Journal of Siberian Federal University. Biology* 14(2): 208–237. [In Russian] (**Кравчук Е. С., Дубовская О. П., Шулепина С. П., Анищенко О. В., Иванова Е. А., Глущенко Л. А. и др.** Влияние антропогенных факторов на экосистему протоки р. Енисей в черте города Красноярска // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2021. Т. 14, № 2. С. 208–237). DOI: 10.17516/1997–1389–0331

Krechetovich V. I. 1937. *Batrachium*. In: *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Vol. 7. Moscow; Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR. Pp. 335–350. [In Russian] (**Креchetovich В. И.** *Batrachium* // Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 335–350).

Kutsev M. G., Uvarova O. V., Sinitsyna T. A. 2014. A set of synthetic oligonucleotides for amplification and sequencing of ITS1-5.8S-ITS2 of vascular plants. Patent for invention No. 2528063, copyright holder FGBOU VPO "Altai State University", issued on 07.16.14, priority 02.18.2013. [In Russian] (**Куцев М. Г., Уварова О. В., Синицына Т. А.** Набор синтетических олигонуклеотидов для амплификации и секвенирования ITS1-5,8S-ITS2 сосудистых растений. Патент на изобретение № 2528063, правообладатель ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», выдан 16.07.14, приоритет 18.02.2013).

Lebedeva O. A., Lapirov A. G. 2009. The rhythm of seasonal development and morphological multivariance of *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach in the Rybinsk reservoir. *Biologiya vnutrennikh vod* [Inland Water Biology] 3: 36–40. [In Russian] (**Лебедева О. А., Ланиров А. Г.** Ритм сезонного развития и морфологическая поливариантность *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach на Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод, 2009. № 3. С. 36–40).

Letunic I., Bork P. 2021. Interactive tree of Life (ITOL) v5: an online tool for phylogenetic tree display and annotation. *Nucleic Acids Res.* 49, W1: W293–W296. DOI: 10.1093/nar/gkab301

Movergoz E. A. 2020. Biomorphological features of Asian-North American homophyllous water crowfoot *Ranunculus subrigidus* (*Batrachium*, Ranunculaceae). In: *Proceedings of IX International scientific conference on aquatic macrophytes "Hydrobotany 2020"* (Borok, 17–21 October, 2020). Borok: IBIW RAS; Yaroslavl: Filigran. Pp. 115–116. [In Russian] (**Мовержоз Е. А.** Биоморфологические особенности азиатско-североамериканского гомофильного водяного лютика *Ranunculus subrigidus* (*Batrachium*, Ranunculaceae) // Материалы IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам «Гидрботаника 2020» (Борок, Россия, 17–21 октября 2020 г.). Борок: ИБВВ РАН; Ярославль: Филлигрань, 2020. С. 115–116).

Movergoz E. A., Bobrov A. A. 2016. Comparative morphology and biology of water crowfoots *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllus* and *R. kauffmannii* (*Batrachium*, Ranunculaceae) in Central Russia. *Trudy Inst. Biol. Papanina*

[Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS] 76(79): 93–118. [In Russian] (**Мовержоз Е. А., Бобров А. А.** Сравнительная морфология и биология водяных лютиков *Ranunculus circinatus*, *R. trichophyllus* и *R. kauffmannii* (*Batrachium*, Ranunculaceae) в Средней России // Труды ИБВВ РАН, 2016. № 76(79). С. 93–118).

Nguyen L. T., Schmidt H. A., von Haeseler A., Minh B. Q. 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 32(1): 268–274. DOI: 10.1093/molbev/msu300

Opredelitel rasteniy yuga Krasnoyarskogo kraya [Determinant of plants of the south of the Krasnoyarsk Territory]. 1979. I. M. Krasnoborov, L. I. Kashina (eds.). Novosibirsk: Publishing House of Science Siberian Branch. 670 pp. [In Russian] (*Определитель растений юга Красноярского края*. Под ред. И. М. Красноборова, Л. И. Кашиной. Новосибирск: Изд-во «Наука». Сибирское отд-е, 1979. 670 с.).

Polozhij A. V., Reverdatto V. V. 1976. Ranunculaceae. In: *Flora Krasnoyarskogo kraja [Flora of the Krasnoyarsk Territory]*. Iss. 5, part. 3. Tomsk: Tomsk State University Press. Pp. 41–115. [In Russian] (**Положий А. В., Ревердатто В. В.** Ranunculaceae // Флора Красноярского края. Вып. 5, ч. 3. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1976. С. 41–115).

Popov M. G. 1957. *Flora Sredney Sibiri [Flora of the Central Siberia]*. Vol. 1. Moscow; Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR. 556 pp. [In Russian] (**Попов М. Г.** Флора Средней Сибири. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 556 с.).

Pospelova E. B., Pospelov I. N. 2007. *Flora sosudistyx rasteniy Taymyra i sopredelnykh territoriy. Chast 1. Annotirovannyy spisok flory i ee obshchiy analiz [Vascular flora of Taimyr peninsula and neighboring territories. Part 1. The annotated list of flora and his common analysis]*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 457 pp. [In Russian] (**Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н.** Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. 1. Аннотированный список флоры и ее общий анализ. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 457 с.).

Pospelova E. B., Pospelov I. N. [2024]. *Flora Taymyra. Informatsionno-spravochnaya sistema [Flora of Taimyr. Information-reference system]*. URL: <http://byrranga.ru/index.htm> (Accessed 22 April 2024) [In Russian] (**Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н.** Флора Таймыра. Информационно-справочная система. 2007–2024. URL: <http://byrranga.ru/index.htm> (дата обращения: 22.04.2024)).

Ranunculus circinatus Sibth. [2023]. In: *GBIF Secretariat. GBIF Backbone Taxonomy*. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2024-06-01. URL: <https://www.gbif.org/species/3033382>

Ranunculus confervoides (Fr.) Fr. [2023]. In *GBIF Secretariat. GBIF Backbone Taxonomy*. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2024-06-01. URL: <https://www.gbif.org/species/3921004>

Scherbina S. S. 2009. Flora of vascular plants of the Central Siberian State Biosphere Reserve and adjacent territories. *Turczaninowia* 12, 1–2: 71–241. [In Russian] (**Щербина С. С.** Флора сосудистых растений Центральносибирского государственного биосферного заповедника и сопредельных территорий // *Turczaninowia*, 2009. Т. 12, № 1–2. С. 71–241).

Seregin A. P. (ed.) [2024]. *Moscow Digital Herbarium: Electronic resource*. Moscow: Moscow State University. URL: <https://plant.depo.msu.ru/> (Accessed 22 April 2024). [In Russian] (Серегин А. П. (ред.) Цифровой гербарий МГУ: Электронный ресурс. М.: МГУ, 2024. URL: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения: 22.04.2024)).

Stepanov N. V. 2006. *Flora severo-vostoka Zapadnogo Sayana i ostrova Otdykha na Yeniseye (g. Krasnoyarsk) [Flora of the north-east of the Western Sayan and Otdykha Island on the Yenisei (Krasnoyarsk)]*. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk state university. 170 pp. [In Russian] (**Степанов Н. В.** Флора северо-востока Западного Саяна и острова Отдыха на Енисее (г. Красноярск). Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 2006. 170 с.).

Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis. Version 11. *Mol. Biol. Evol.* 38(7): 3022–3027. DOI: 10.1093/molbev/msab120

Telford A., O'Hare M. T., Cavers S., Holmes N. 2011. Can genetic bar-coding be used to identify aquatic *Ranunculus* L. subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray? A test using some species from the British Isles. *Aquat. Bot.* 95(1): 65–70. DOI: 10.1016/j.aquabot.2011.03.004

Timokhina S. A. 1993. *Batrachium*. In: *Flora Sibiri [Flora of Siberia]*. Vol. 6. Novosibirsk: Nauka. Pp. 161–165. [In Russian] (**Тимохина С. А.** *Batrachium* // Флора Сибири. Т. 6. Новосибирск: Наука, 1993. С. 161–165).

Wiegleb G., Bobrov A. A., Zalewska-Galosz J. 2017. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae). *Phytotaxa* 319(1): 1–55. DOI: 10.11646/phytotaxa.319.1.1

Wiegleb G., Desfayes M., Bobrov A. A. 2022. *Ranunculus oblitus* (section *Batrachium*, Ranunculaceae), a new species from South America. *Phytotaxa* 559(2): 132–144. DOI: 10.11646/phytotaxa.559.2.2

Zarubina E. Y., Romanov R. E. 2023. Floristic novelties for the territory of the National Park “Krasnoyarskie Stolby”. *Turczaninowia* 26, 1: 57–70. [In Russian] (**Зарубина Е. Ю., Романов Р. Е.** Флористические находки на территории Национального парка «Красноярские столбы» // *Turczaninowia*, 2023. Т. 26, № 1. С. 57–70). DOI: 10.14258/turczaninowia.26.1.6

Zuev I. V., Andrushchenko P. Y., Zotina T. A. 2021. Seasonal formation of annual rings on the scales of Baikal grayling inhabiting the middle reaches of the Yenisei River under altered temperature regime. *Environ. Biol. Fishes* 104: 1293–1302. DOI: 10.1007/s10641-021-01155-y