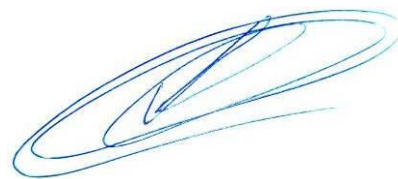


На правах рукописи



Юрманов Антон Алексеевич

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ФИТОГЕОГРАФИЯ
ВЫСШИХ ALISMATALES (MONOCOTYLEDONEAE):
POSIDONIACEAE, RUPPIACEAE, CYMODOCEACEAE,
ZOSTERACEAE, POTAMOGETONACEAE**

1.5.9. – Ботаника

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук».

Научный
руководитель: **Романов Михаил Сергеевич**
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник
ФГБУН «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской
академии наук».

Официальные
оппоненты: **Капитонова Ольга Анатольевна**
доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник
ФГБУН «Тобольская комплексная научная станция Уральского
отделения Российской академии наук».

Григорьевская Анна Яковлевна
доктор географических наук, кандидат биологических наук,
профессор кафедры геоэкологии и мониторинга окружающей
среды ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет».

Ведущая
организация ФГБУН «Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева
Российской академии наук»

Защита диссертации состоится -- ---- 2023 г. в 12:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.022.01 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук» по адресу: 27276, г. Москва, Ботаническая ул., д.4. Тел./факс) +7 499 977-91-45; e-mail: info@gbsad.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБС им. Н.В. Цицина РАН и на сайте сада: <https://gbsad.ru>.

Автореферат разослан -- ---- 2023 г. и размещен на сайтах <https://gbsad.ru> и <https://vak.minobrnauki.gov.ru>.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Рябченко
Андрей Сергеевич

Общая характеристика работы

Актуальность темы исследования. Исследование процессов эволюции и формирования ареалов ключевых групп цветковых растений является фундаментальной задачей филогенетической фитогеографии (Crisci et al., 2003). Высшие Alismatales включают 5 семейств водных растений (Posidoniaceae, Ruppiaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae, Potamogetonaceae), произрастающих в пресных, солоноватых или морских водах всех материков, кроме Антарктиды (Den Hartog, 1970; Kaplan, 2008; Ito et al., 2013; POWO, 2023). Интерес к исследованной группе вызван систематическим положением таксонов, входящих в ее состав, и их филогенетическими связями. Представление о положении семейств и об их числе многократно менялось (Den Hartog, 1970; APG I, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; APG IV, 2016; Xiaoxian & Zhe-Kun, 2009; POWO, 2023): ранее А.Л. Тахтаджяном (1966, 1987, 2009) выделялось семейство Zannichelliaceae, включенное в настоящее время в состав Potamogetonaceae, а отдельное семейство Ruppiaceae ранее считали подсемейством Potamogetonaceae (Jacobs & Brock, 1982, 2011). Вопрос о положении родов внутри семейств и об их составе был недавно пересмотрен на основании филогенетических исследований: из рода *Cymodocea* был выделен род *Oceana* с единственным видом *Oceana serrulata* (R. Br.) Byng & Christenh (Govaerts et al., 2021). Актуальной проблемой является реконструкция процессов формирования ареалов таксонов высших Alismatales.

В последнее время ведутся исследования по установлению роли морских трав в средообразовании и фиксации углекислого газа (The World Atlas of Seagrasses, 2003; European seagrasses..., 2004; Larkum et al., 2006). Ведется мониторинг морских трав у побережий городов (Final Report of the New York State Seagrass Task Force: Recommendations to the New York State Governor and Legislature, December 2009) и стран (Seagrasses of Australia: Structure, Ecology and Conservation, 2018). По мнению Хартога, современный интерес к высшим Alismatales связан с распространением гидробиологических (водолазных)

исследований, а также с внедрением молекулярных исследований (Short & Coles, 2002). Филогенетическая фитогеография расширяет представления о высших Alismatales посредством реконструкции процессов расселения растений с использованием методов молекулярной филогенетики и позволяет строить достоверные и верифицируемые модели формирования ареалов исследуемых таксонов.

Актуальность настоящего исследования проистекает из недостаточной изученности и необходимости продолжения работ по уточнению нуклеотидных последовательностей с применением молекулярно-генетических методов исследований и кладистических методик для установления филогенетических связей родов высших Alismatales и создания модели расселения отдельных таксонов с учетом данных палеоботаники.

Объектом исследования являются высшие Alismatales – представители 5 семейств: Posidoniaceae, Ruppiaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae, Potamogetonaceae.

Цель работы – реконструкция процессов расселения родов высших Alismatales.

В работе нами были поставлены следующие **задачи**:

1. Провести филогенетический анализ всех родов высших Alismatales посредством секвенирования генов и/или отбора последовательностей ДНК и РНК из открытой базы данных GenBank NCBI;
2. Выявить закономерности распространения представителей высших Alismatales на основе анализа оригинальных и литературных данных об ареалах, механизмах расселения и морфологических признаках изученных таксонов;
3. Определить гипотетические центры происхождения и создать модели расселения высших Alismatales на основе филогенетических и палеоботанических данных.

Соответствие диссертации паспорту специальности. Научные положения диссертационной работы соответствует паспорту специальности 1.5.9. – «Ботаника» по пунктам: 1, 2, 7, 11, 15.

Научная новизна исследования состоит из нескольких позиций.

1. Впервые установлены нуклеотидные последовательности для *Halodule emarginata* Hartog (5.8S, *trnL*, *rbcL*), *Cymodocea rotundata* Asch. & Schweinf. и *Zostera asiatica* Miki (*trnL*) в результате секвенирования генов (5.8S, *trnL*, *rbcL*);
2. Впервые проведен анализ последовательностей ДНК и РНК представителей всех родов высших Alismatales при использовании 5 генов (5.8S, *trnL*, *nad7*, *matK*, *rbcL*), построено филогенетическое дерево методом Байеса;
3. Получены новые сведения о распространении Zosteraceae в российской части акватории Балтийского и Охотского морей;
4. Описана анатомия перикарпия представителей Zosteraceae: *Phyllospadix iwatensis* Makino и *Zostera asiatica*;
5. Создана оригинальная модель расселения высших Alismatales из гипотетических центров происхождения на основании филогенетического анализа, особенностей экологии и палеоботанических данных.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования могут быть использованы экологами для решения прикладных природоохранных задач, поскольку в процессе сбора образцов были получены данные о распространении уязвимых видов высших Alismatales. Обнаруженные новые местообитания морских трав на Курильских островах способствовали обоснованию целесообразности создания особо охраняемой природной территории на о. Уруп, а на Камчатке – морского карбонового полигона. Помимо этого, в российской части прибрежных вод Балтийского моря выявлены факторы, препятствующие распространению морских трав, что может использоваться для оценки экологического состояния обследованных участков и разработки мероприятий по его улучшению. Последовательности нуклеотидов, полученные нами в результате секвенирования, выгружены и доступны в открытой базе данных GenBank NCBI, что позволит использовать их в исследованиях филогении и биогеографии высших Alismatales. Собранные образцы высших Alismatales дополнили гербарий им. А.К. Скворцова Главного ботанического сада им. Н.В.

Цицина РАН. Результаты могут быть использованы в преподавании фитогеографии.

Методология и методы исследования. Диссертационное исследование основано на фундаментальных работах в области филогенетической фитогеографии (Crisci et al., 2003). Для достижения цели работы были проведены исследования с использованием следующих методов: источниковедческого, анализа ситуаций, кладистического, филогенетического, а также экспедиционных, морфологических, молекулярных исследований. Методологической основой исследования являются представления о таксономии и классификации Alismatales, разработанные в трудах Den Hartog (1970), Sachet & Fosberg (1973), Cambridge & Kuo (1979), Eiseman & McMillan (1980), Kuo & Cambridge (1984), Ravikumar & Ganesan (1990), Stevens (2001), Xiaoxian & Zhe-Kun (2009), Macfarlane (et al.) (2017) и отраженные в базах данных: The World Atlas of Seagrasses (2003), POWO (2023) и др., а также молекулярные данные, представленные в трудах Short & Coles (2002) и APG IV (2016) и отраженные в базе данных GenBank NCBI. Метод «анализа ситуаций» (case study) применялся для анализа гидрохорного распространения высших Alismatales, метод бутстрэпа – для оценки достоверности результатов.

В основу исследования легли результаты собственных исследований автора за период 2017-2023 гг. Автором исследования были собраны образцы высших Alismatales в Ростовской, Калининградской, Ленинградской и Сахалинской областях (100 км побережья островов Уруп и Итуруп), Приморском и Камчатском краях, г. Москве, Бразилии, Джибути, ОАЭ, Вьетнаме, а также на Кубе и Новой Каледонии. Посредством междисциплинарной сети полевого сбора научного материала «Окружающий мир РГО» образцы для исследований были получены из Карелии и Крыма, Мурманской и Сахалинской областей, Приморского и Камчатского краев, Турции. Были проанализированы гербарные коллекции ГБС РАН, ИО РАН, АО ИО РАН, КФ ТИГ ДВО РАН, БИН РАН, МГУ, СПбГУ и Музея мирового океана.

Положения, выносимые на защиту.

1. Все роды высших Alismatales образуют монофилетические группы в двух сестринских кладах – Ruppiaceae-Posidonaceae-Cymodoceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae. В кладе Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae базальное положение занимают сестринские друг другу роды *Ruppia* и *Posidonia*. В кладе Zosteraceae-Potamogetonaceae базальное положение занимают представители семейства Zosteraceae – сестринские роды *Phyllospadix* и *Zostera*.

2. Расселение высших Alismatales происходило постепенно, гидрохорно и зоохорно, посредством распространения плодов, фрагментов вегетативных побегов и целых растений, отделившихся от субстрата. Дальний перенос имел существенное значение при формировании высших Alismatales, удаленных от центра происхождения.

3. Процессы формирования родов высших Alismatales завершились не позднее нижнего мела, а их расселение началось из пресных акваторий, соответствующих современной Восточной Азии. Расселение представителей Potamogetonaceae происходило по пресноводным водоемам и водотокам Гондваны, с последующим видообразованием. Представители же Ruppiaceae, Zosteraceae, Posidoniaceae и Cymodoceaceae начали свое расселение по образующемуся материковому шельфу распадающейся Гондваны, с последующим видообразованием и обособлением локальных эндемиков, в том числе пресноводных.

Степень достоверности и апробация результатов.

Результаты работы были представлены на VI Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование: MARESEDU-2017», на конференции “6th International Conference on Comparative Biology of Monocotyledons”, на Всероссийской научной конференции с международным участием «Наследие академика Н.В. Цицина. Современное состояние и перспективы развития», на Всероссийской научной конференции с международным участием «Флора и охрана генофонда», посвященной 80-летию со дня рождения В.С. Новикова, на Международной научной конференции

студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2020», на III Всероссийской научной конференции с международным участием «Карпология и репродуктивная биология высших растений», посвященной 85-летию профессора А.П. Меликяна, на Конкурсе работ молодых ученых ГБС РАН, посвященном году науки и технологий в России. По теме диссертации опубликовано 9 печатных работ, в том числе 3 – в журналах, индексируемых в Scopus, 1 – в WoS, а также 5 тезисов докладов.

Структура и объем работы. Диссертация включает введение, 4 главы, выводы, список литературы (338 источников, в том числе 272 – на иностранных языках), 3 приложения. Общий объем работы – 206 страниц. Работа содержит 38 рисунков, 9 таблиц.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю к.б.н. М.С. Романову за чуткое руководство и обучение навыкам самостоятельной научной работы, д.б.н. И.А. Шанцеру, д.б.н. Н.М. Решетниковой, к.б.н. И.Ю. Попову, к.б.н. Н.Ю. Оюн, к.б.н. А.Т. Лейнсоо, к.б.н. Е.И. Мальцеву, к.г.н. В.Г. Папунову, добровольцам проекта «Окружающий мир», коллективам ЭЦ МО РФ и ВОО «РГО» за всестороннее содействие на этапах диссертационного исследования, а также М.С. Рослову, Н.С. Здравчеву, П.С. Иовлеву, Ю.М. Лебедеву, А.Е. Гнеденко, Я.О. Лебедеву за постоянную поддержку и помощь. Исследования по теме диссертационной работы выполнены на базе УНУ «Фондовая оранжерея» по гранту №19-34-90164 конкурса РФФИ на лучшие проекты фундаментальных научных исследований, выполняемые молодыми учеными, обучающимися в аспирантуре.

Основное содержание работы

Во введении обоснована актуальность исследования, сформулированы цель, задачи, методология и методы исследования, охарактеризована научная новизна диссертационной работы, описана практическая и теоретическая значимость исследования, приведены сведения об апробации и степени

достоверности результатов диссертационного исследования, а также приведен комплекс полевых, лабораторных и аналитических работ.

Глава 1. Общие сведения о семействах высших Alismatales.

В главе приведен подробный обзор особенностей морфологии и таксономического состава, пространственного распространения, экологии, хозяйственного значения семейств высших Alismatales, представлены палеоботанические данные. Описаны изменения, произошедшие в классификации в связи с уточнением морфологических признаков, применении молекулярных методов исследования семейств высших Alismatales.

Рассмотрены затронутые исследователями вопросы необходимости пересмотра таксономической структуры отдельных семейств, родов и их состава (*Ruppiaceae*, *Potamogeton*, *Althenia* и др.; Jacobs & Brock, 1982, 2011), а также влияние молекулярно-филогенетических данных на уточнение объема некоторых семейств. Рассмотрены связи между экологией высших Alismatales, их географическим распространением и палеоботаническими данными, позволяющими судить о возможных путях распространения, изученных автором высших Alismatales.

Глава 2. Материал и методы исследования.

В главе приводятся данные об использованных в исследовании образцах (собранных автором или полученных от коллег и из гербарных коллекций). В исследование было вовлечено более 100 образцов, относящихся к 23 видам из 10 родов, 4 семейств. Для молекулярно-генетических исследований использовались образцы 12 видов.

В данной главе также приводятся предложенные теоретико-методологические подходы к определению регионов происхождения и реконструкции вероятных сценариев расселения высших Alismatales. Приведены

обоснования использования автором набора методов исследования: кладистического метода (Hall, 2011) – для определения регионов происхождения и расселения таксонов, филогенетического метода (Wiens, 2000) – для анализа данных по 87 видам (из 249 описанных) высших Alismatales. Для исследования были выбраны традиционно используемые гены 5.8S (5.8S ribosomal RNA, рибосомальная РНК), *trnL* (tRNA-Leu, хлоропластная ДНК), *nad7* (NAD7 alignment, митохондриальная ДНК), *matK* (Maturase K, хлоропластная ДНК), *rbcL* (Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase Large, хлоропластная ДНК). Описаны также особенности отбора последовательностей ДНК, анализа нуклеотидных последовательностей с Ridom TraceEdit v.1.1.0 и Mega v.X (Kumar et al. 2018), их выравнивание с Mafft v.7 по модели G-INS-i (Katoh & Toh, 2010) и депонирование в GenBank NCBI. Длина единой матрицы (5.8S – *trnL* – *nad7* – *matK* – *rbcL*) в исследовании после выравниваний составила 4727 п.н.

Параллельно с анализом последовательностей ДНК был проведен филогенетический анализ матрицы, включающей 37 морфологических признаков, в IQ-TREE методом максимального правдоподобия (Maximum-Likelihood) для построения филогенетических деревьев по методу Байеса (BI) в Beast v.1.10.1. (Drummond & Rambaut, 2007) с использованием байесовского информационного критерия (BIC) в jModelTest v.2.1.10 (Darriba et al., 2012) по отношению к модели дерева-предшественника типа Yule. Для оценки достоверности результатов использовался метод бутстрэпа.

Приводится анализ локусов 15 родов из 5 семейств высших Alismatales для определения регионов происхождения и реконструкции вероятных сценариев расселения высших Alismatales кладистическим методом (Hall, 2011) в FigTree v.1.4.4.

Глава 3. Результаты.

3.1. Результаты филогенетического анализа.

В главе приводятся результаты филогенетического анализа, исследований выбросов высших Alismatales, сравнительной карпологии, приведена построенная автором морфологическая кладограмма.

Приводится оригинальное байесовское филогенетическое дерево высших Alismatales с монофилетическими группами родов (рис. 1). Исследуемые таксоны в ходе анализа были разделены на две сестринские клады, включающие семейства Ruppiaceae, Posidoniaceae, Cymodoceaceae (рис. 2) и Zosteraceae, Potamogetonaceae (рис. 3).

В кладе Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae базальное положение занимает род *Ruppia*, отдельные клады образуют роды *Posidonia*, *Halodule* и *Cymodocea*. Далее следует разделение на сестринские подклады *Oceana-Syringodium* и *Thalassodendron-Amphibolis*.

В кладе Zosteraceae-Potamogetonaceae базальное положение занимает род *Phyllospadix* (Zosteraceae), базальными в котором являются сестринские виды *P. scouleri* и *P. torreyi*, распространенные вдоль западных берегов Северной Америки.

Выявленное автором в результате проведения филогенетического анализа деление высших Alismatales на две клады – Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae – согласуется с большим количеством исследований (Les & Cleland, 1997; Les & Tippery 2013; Iles et al., 2013; Ross et al., 2016; Du et al., 2016). Установленное нами терминальное положение Potamogetonaceae среди высших Alismatales было показано в более ранних работах (Les & Cleland, 1997; Les & Tippery, 2013; Du et al., 2016), однако Li & Zhou (2009) рассматривают семейства Potamogetonaceae и Zosteraceae базальными по отношению к Posidoniaceae и Cymodoceaceae.

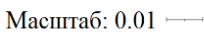


Рисунок 1. Филогенетическое дерево для исследованных высших Alismatales с указанием ареалов (1 – воды Северной Атлантики; 2 – тропические воды Атлантики; 3 – воды Большой Австралийской бухты (Южного океана); 4 – воды Северной Пацифики; 5 – тропические воды Индо-Пацифики; 6 – Голарктика; 7 – Средиземноморье; 8 – Палеотропики; 9 – Неотропики; 10 – Капский регион; 11 – Австралия), сконструированное на основе анализа нуклеотидных последовательностей генетических маркеров *matK*, *5.8S*, *nad7*, *rbcL*, *trnL* для 87 представителей высших Alismatales (* – полученные в ходе настоящего исследования нуклеотидные последовательности) и внешней группы: *Hydrocharis morsus-ranae* и *Scheuchzeria palustris*. Над горизонтальными линиями показаны значения байесовских апостериорных вероятностей (<0,9 не указаны).

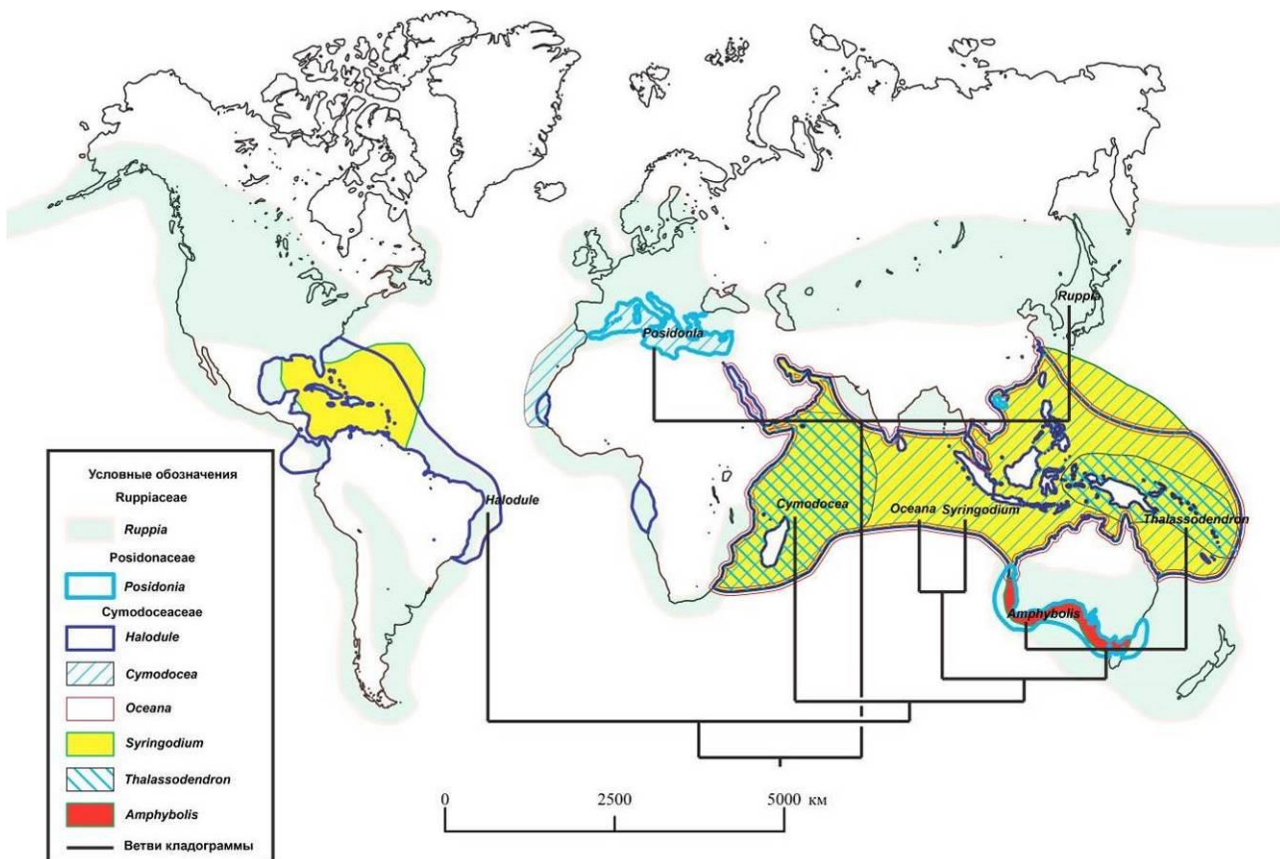


Рисунок 2. Картосхема филогенеза и рецентных ареалов родов клады Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae.

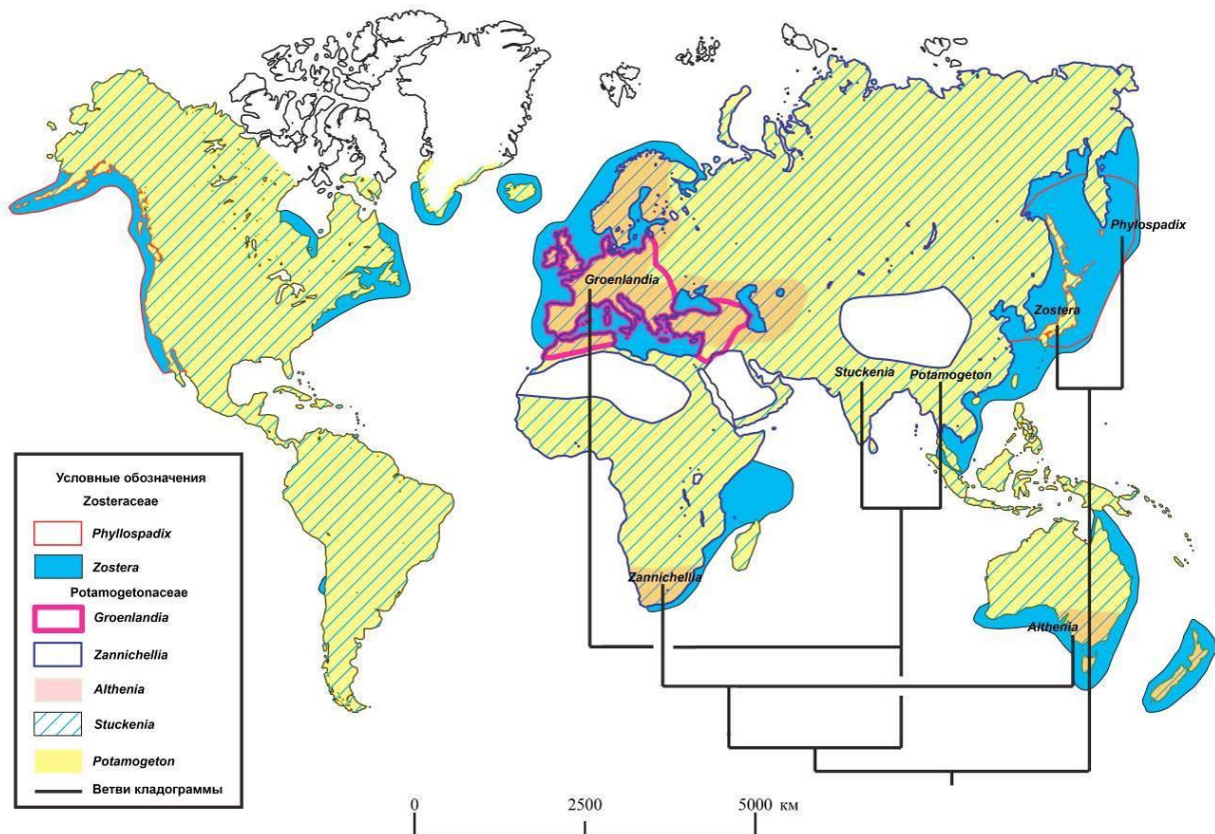


Рисунок 3. Картосхема филогенеза и рецентных ареалов родов клады Zosteraceae-Potamogetonaceae.

Более ранние исследования объединяли семейства Ruppiaceae и Cymodoceaceae, поскольку выявляли в них полифилию (Les & Cleland, 1997; Les & Tipper, 2013), однако монофилия семейства Cymodoceaceae была подтверждена в ряде более поздних работ (Li & Zhou, 2009; Petersen et al., 2016). В нашем исследовании отмечено, что все исследуемые таксоны Ruppiaceae и Cymodoceaceae разделяются на две сестринские клады, включающие роды *Groenlandia*, *Stuckenia*, *Althenia* и *Potamogeton* с одной стороны и *Zannichellia*, *Ruppia*, *Posidonia*, *Oceana*, *Cymodocea*, *Thalassodendron*, *Amphibolis*, *Syringodium*, *Halodule*, *Phyllospadix* и *Zostera* – с другой. Все роды, кроме *Halodule* и *Stuckenia*, образуют монофилетические группы. *Groenlandia densa* является базальным к *Stuckenia*, *Althenia* и *Potamogeton*. По результатам анализа морфологических признаков клада *Potamogeton* является сестринской по отношению к кладе *Stuckenia*. Виды клады *Althenia* являются дочерними по отношению к *Stuckenia amblyophylla*.

3.2. Результаты исследований выбросов морских высших Alismatales.

Приведены результаты исследования естественного расселения морских высших Alismatales на большие расстояния по береговым выбросам. В гербарных коллекциях обнаружено 7 образцов (точек сбора) *Zostera marina* в Калининградской области (один образец – водолазный сбор). Образцы *Z. marina* были обнаружены в 3 из 7 обследованных районах: выбросы морских трав в Ленинградской области не были обнаружены; в Сахалинской области на островах Итуруп и Уруп обнаружены сообщества из *Phyllospadix iwatensis*, в то время как *Z. asiatica* и *Z. marina* (на о. Уруп – впервые) были отмечены только в выбросах.

3.3. Сравнительная карпология семейства Zosteraceae.

В разделе приводятся результаты сравнительно-карпологического изучения представителей семейства Zosteraceae, включающего оценку роли плодов представителей семейства Zosteraceae в процессах семенного распространения видов *Phyllospadix* и *Zostera*. Так, односеменные не вскрывающиеся костянки Prunus типа, характерные для *Phyllospadix iwatensis*, и дорзально вскрывающиеся односеменные листовки Myristica типа, характерные для *Zostera asiatica*, распространяются гидрохорно или зоохорно. В случае *Phyllospadix* единицей диссеминации является плод, тогда как в случае с *Zostera* – еще не вскрывшийся плод, или семя, которое высвобождается после вскрывания листовки (Iurmanov et. al., 2021). В работе также установлены различия строения перикарпия высших Alismatales – Potamogetonaceae, Posidoniaceae, Ruppiaceae и Cymodoceaceae.

3.4. Морфологическая кладограмма

Все исследуемые таксоны разделяются на две сестринские клады, включающие роды *Groenlandia*, *Stuckenia*, *Althenia* и *Potamogeton* с одной стороны и *Zannichellia*, *Ruppia*, *Posidonia*, *Oceana*, *Cymodocea*, *Thalassodendron*, *Amphibolis*, *Syringodium*, *Halodule*, *Phyllospadix* и *Zostera* – с другой. Все роды,

кроме *Halodule* и *Stuckenia*, образуют монофилетические группы. *Groenlandia densa* является базальным к *Stuckenia*, *Althenia* и *Potamogeton*. По результатам нашего анализа морфологических признаков клада *Potamogeton* является сестринской к кладе *Stuckenia*. Виды клады *Althenia* являются дочерними *S. amblyophyla*.

Глава 4. Филогенетическая фитогеография высших Alismatales.

В главе рассмотрены факторы, ограничивающие расселение высших Alismatales в новые акватории, палеогеографические условия их распространения до границ современных ареалов. На основе методик, приведенных в главе 2, был проведен филогенетический анализ фитогеографического расселения исследованных семейств Ruppiaceae, Posidoniaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae, Potamogetonaceae, результаты которого представлены автором в формате картографических реконструкций.

Отмечено, что расселению отдельных групп высших Alismatales способствуют адаптации как к гидрохории, так и к эндозоохории, а путями расселения на ранних стадиях формирования их ареала стали как открывающиеся вследствие распада Гондваны акватории, так и зоны литорали обособливающих материков. Высшие Alismatales возникли, вероятнее всего, в приливной зоне, получили свое развитие в морских экосистемах, а затем как минимум 2 раза заселяли пресноводные материковые экосистемы (Ruppiaceae, Potamogetonaceae).

На основе филогенетического анализа установлено, что современный ареал *Ruppia cirrhosa* и *R. maritima* является результатом поэтапного заселения территории (рис. 4). Терминальное положение в роде на филогенетическом дереве занимают сестринские по отношению друг к другу космополитный вид *R. cirrhosa* и средиземноморский вид *R. drepanensis*, базальным по отношению к ним является также космополитный *R. maritima*.

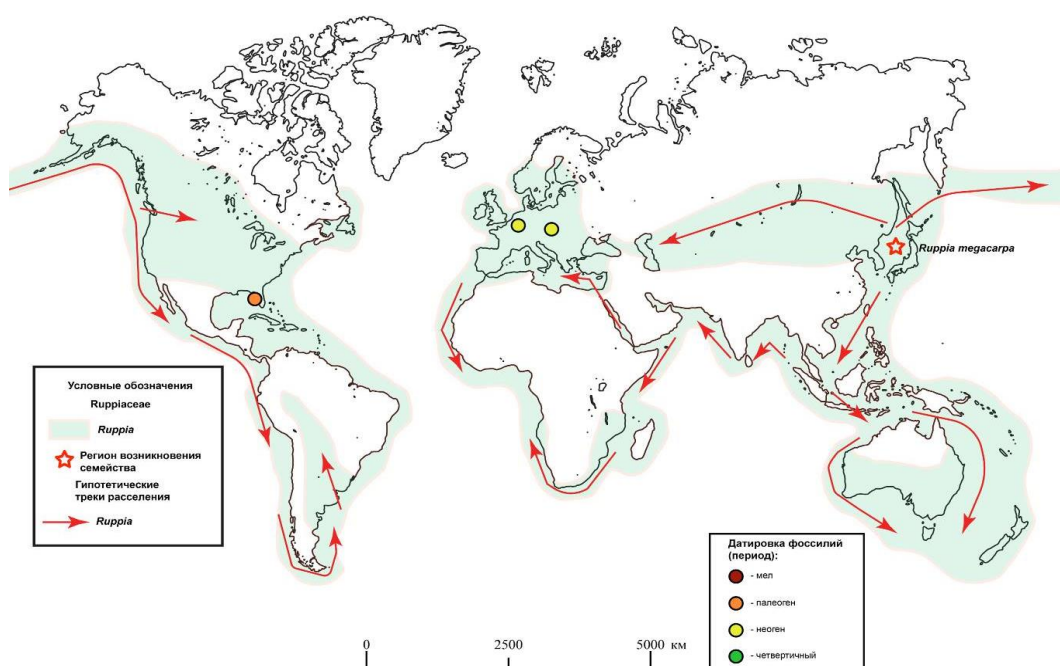


Рисунок 4. Реконструкция истории расселения представителей семейства Ruppiaceae.

Отмечено, что ввиду отсутствия фоссилий на территории между Средиземным морем и Австралией и отсутствия современных представителей рода на этих территориях наиболее вероятным способом расселения представителей рода *Posidonia* был дальний транспорт диаспор (рис. 5).

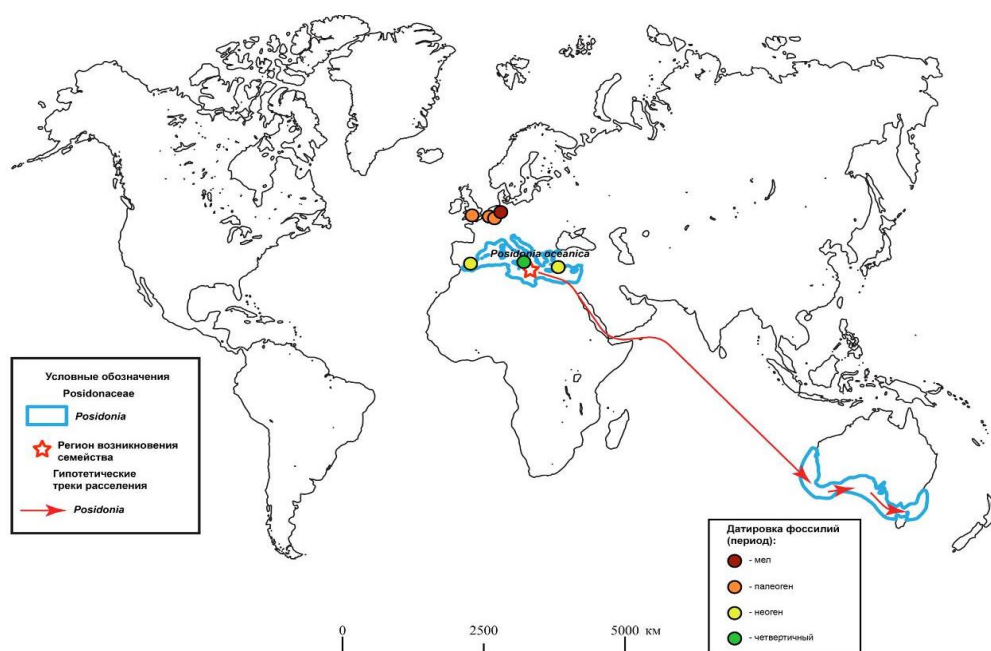


Рисунок 5. Реконструкция истории расселения представителей семейства Posidoniaceae.

В акватории современного Индийского океана от рода *Oceana* обособился род *Syringodium*, из двух видов которого, представленных в анализе, один (*S. isoetifolium*) распространен в акватории Индийского океана, а второй (*S. filiforme*) – в Карибском море и Атлантическом океане (рис. 6). Роды *Thalassodendron* и *Amphibolis*, вероятнее всего, возникли на литорали современной Австралии, так как большинство представителей клады *Thalassodendron-Amphibolis* распространены в океанических водах Австралии, при этом *T. ciliatum* расселился впоследствии в современную акваторию Индийского океана.

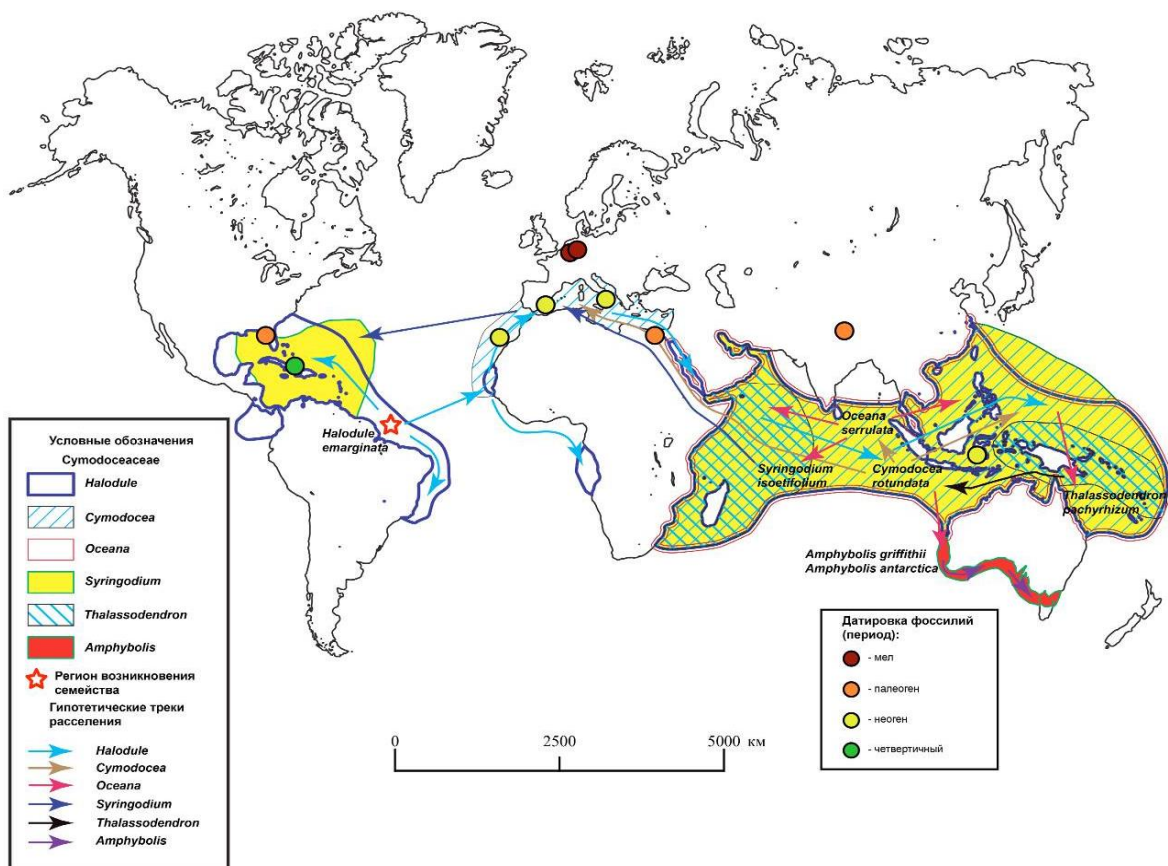


Рисунок 6. Реконструкция истории расселения представителей семейства Cymodoceaceae.

Zosteraceae слабо представлена в геологической летописи, как и реконструкция расселения слабо подкреплена палеоботаническими данными. Отмечено наличие двух, не исключających друг друга, путей расселения рода *Zostera*: вдоль северных побережий Евразии или Северной Америки. Это подтверждает факт, что современная *Z. marina* зимует подо льдом и переносит

опреснение (акватория Белого моря), а отдельные виды расселялись с запада на восток по литоральям Берингии, как это было отмечено для ряда таксонов наземных покрытосеменных, например, *Hamamelidaceae* (Бобров и др., 2020); другой путь расселения *Zostera* проходил через юго-запад Тихого и Индийского океанов. Возможная конкуренция с прочими видами исконно тропических «морских трав» могла существенно осложнять процессы расселения рода *Zostera* в акваториях юга Индийского и Тихого океанов (рис. 7).

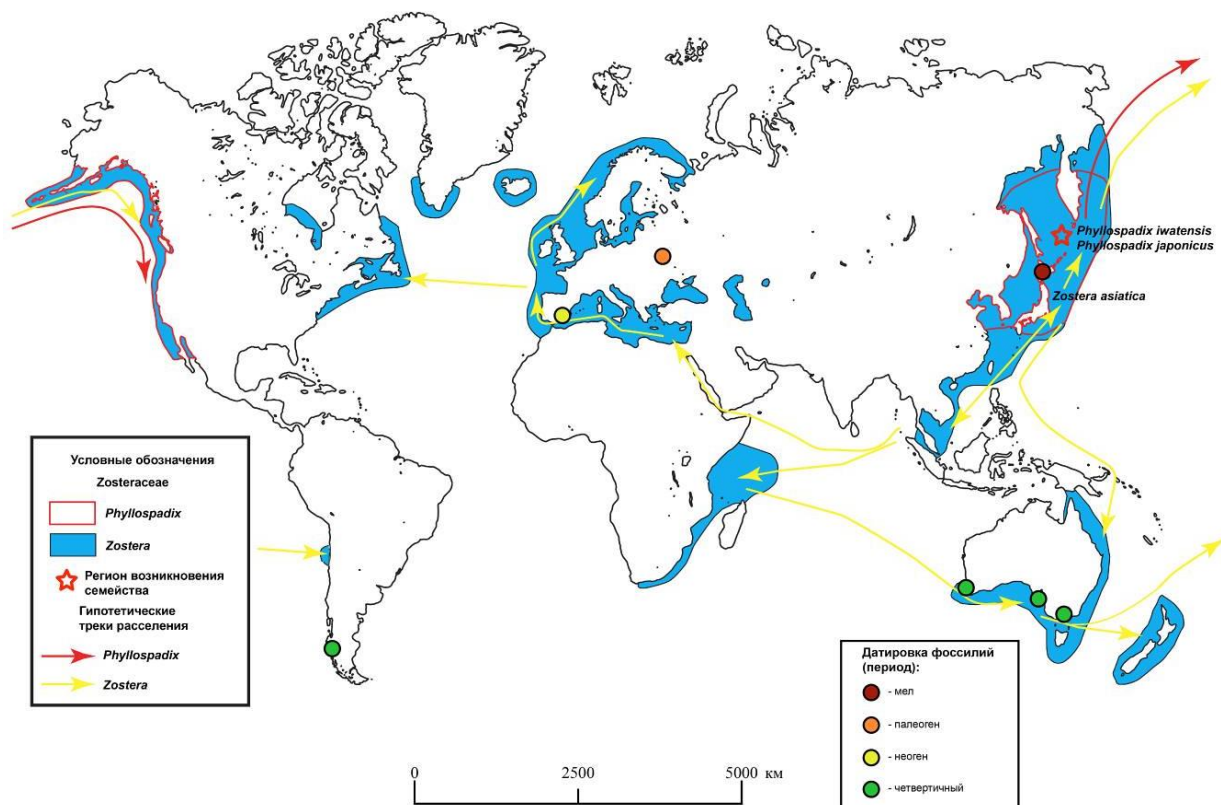


Рисунок 7. Реконструкция истории расселения представителей семейства Zosteraceae.

Приведенный в главе филогенетический анализ показал, что Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae образуют сестринские клады, а Ruppiaceae и Zosteraceae ведут свое происхождение из современной Восточной Азии, как и, предположительно, все представители семейства. Фоссилии *Potamogeton wrightii* из Китая, датированные нижним мелом (125,0–113,0 млн. лет назад), значительно древнее всех остальных ископаемых остатков, известных для рода, что позволяет считать Восточную

Азию областью происхождения рода. Выдвинуто предположение, что современная филогенетическая структура рода и его ареал сформировались в результате многочисленных эпизодов дисперсии и не поддаются полноценному анализу при текущем объеме доступных данных.

Автор рассматривает фитогеографию 2 клад семейства Potamogetonaceae: *Althenia-Zannichellia* и *Groenlandia-Stuckenia-Potamogeton* (рис. 8). В кладе *Althenia-Zannichellia* отмечены европейские виды: *Althenia filiformis* распространена в Европе, а *A. orientalis* – в Европе и Западной Азии; *Zannichellia contorta*, *Z. obtusifolia* и *Z. peltata* распространены в Европе и Северной Африке. Областью происхождения принимается Средиземноморье, которое является остатком океана Тетис, откуда происходило расселение представителей рода *Althenia* в Южную Африку и дважды в Австралию, а представителей рода *Zannichellia* – в Южную Африку и на запад Южной Америки.

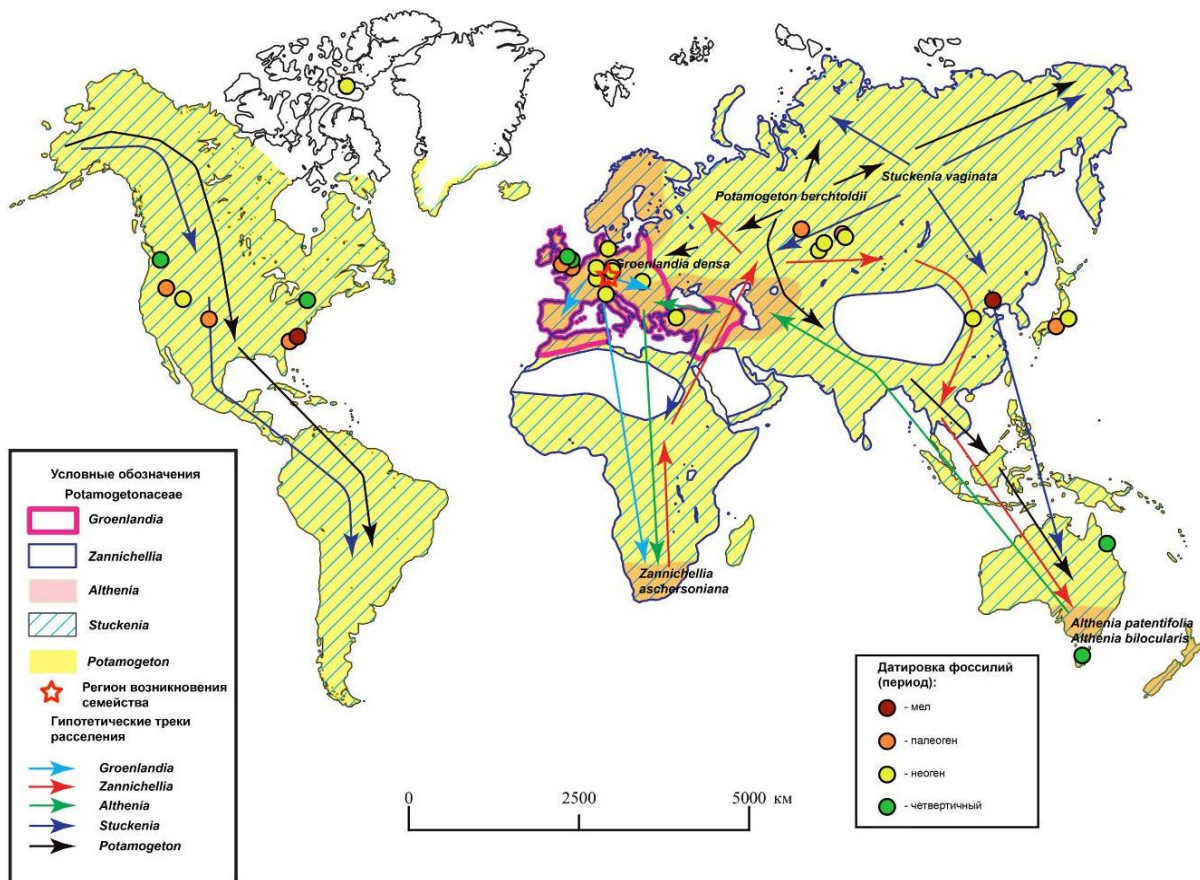


Рисунок 8. Реконструкция истории расселения представителей семейства Potamogetonaceae.

Отмечено, что в кладе *Groenlandia-Stuckenia-Potamogeton* единственный вид рода *Groenlandia* распространен в Европе и Западной Азии; многие виды родов *Stuckenia* и *Potamogeton* имеют широкие ареалы, охватывающие почти все континенты (*S. filiformis*, *S. pectinata*, *P. nodosus*, *P. pusillus*) или только Северное полушарие (*S. amblyophylla*, *S. vaginata*, *P. natans*, *P. gramineus*). Это быть связано с относительно недавними многочисленными дисперсиями, однако выявление путей расселения внутри видов требует несколько иного методического подхода, поэтому вопросы формирования космополитных ареалов отдельных видов автором не затрагиваются. Такое распространение свидетельствует о сохранении во всех кладах рода приспособления к эффективному распространению, в связи с чем поиск отдельных эпизодов расселения может быть крайне затруднителен.

Заключение

Представители Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae начали расселение с территории образующегося материкового шельфа распадающейся Гондваны, соответствующей современной Восточной Азии, двумя основными путями: (1) по литорали Мирового океана, с последующим видообразованием и обособлением локальных эндемиков (*Ruppia*), и (2) по акватории современного Средиземного моря через затопленные участки формирующихся Евразии и Африки, мигрируя в акватории современных побережий Австралии (*Posidonia*). Расселение Cymodoceaceae, вероятнее всего, началось с территории современного Средиземного моря к восточному побережью Южной Америки (*Halodule*), откуда началась обратная миграция представителей до акватории современного Индийского океана, где началось расселение и видообразование представителей семейства (*Cymodocea*, *Oceana*), в том числе на литорали современной Австралии (*Thalassodendron*, *Amphibolis*), а затем в обратном направлении из акватории современного Индийского океана, на запад в Атлантику (*Syringodium*) и на восток до современного Малайского архипелага.

Расселение представителей клады *Zosteraceae-Potamogetonaceae* началось в Восточной Азии, где находится центр происхождения *Zostera* и *Potamogeton*, и происходило в случае *Zosteraceae* по многим направлениям по литорали Гондваны и, впоследствии, по литоралим всех материков, а в случае *Potamogetonaceae* – по пресноводным водоемам Гондваны, с последующим видообразованием на территории всех современных материков, кроме Антарктиды.

Выводы

Проведенные исследования позволяют сформулировать следующие основные выводы диссертационной работы:

1. Полученные результаты подтверждают и детализируют модель филогенетических взаимоотношений – разделение высших *Alismatales* на две сестринские клады: *Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae* и *Zosteraceae-Potamogetonaceae*, в которых каждый род является монофилетическим. В кладе *Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae* самый ранее дивергировавший таксон – *Ruppia*, а в кладе *Zosteraceae-Potamogetonaceae* – *Phyllospadix*.

2. Таксоны высших *Alismatales* имеют адаптации к гидрохорному распространению диаспор (развитие толстой кутикулы на поверхности плодов, образующей гидрофобную поверхность, и формирование аэренхимы в перикарпии, обеспечивающей плавучесть плодов) и их зоохорному распространению (формирование в перикарпии косточки, обеспечивающей механическую защиту семени от разрушения), обеспечивающие дальний перенос плодов. Дальний транспорт также обеспечивается расселением на большие расстояния фрагментов вегетативных побегов или целых растений, отделившихся от субстрата, что также позволяет расширять ареал и образовывать новые сообщества, удаленные от центра происхождения.

3. Представители семейств *Posidoniaceae*, *Ruppiaceae*, *Cymodoceaceae*, *Zosteraceae* и *Potamogetonaceae* возникли как растения приливной зоны

(Ruppiaceae), получили свое развитие в океанических водах (Posidoniaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae), а затем освоили пресные внутриматериковые водоемы и водотоки (Potamogetonaceae). Расселение родов высших Alismatales началось в акваториях, в настоящее время соответствующих территориям Восточной Азии, на что указывает преимущественно восточноазиатское распространение базальных представителей клад Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

В изданиях из списка Web of Science и/или Scopus:

1. Iurmanov, A.A. Phylogenetic phytogeography of selected groups of seagrasses (Monocotylendoneae - Alismatales) based on analysing of genes 5.8S rRNA and RuBisCo large subunit / A.A. Iurmanov // Geography, Environment, Sustainability. – 2022. – Vol. 15. – No. 1. – P. 61 – 69. doi:10.24057/2071-9388-2021-111
2. Iurmanov, A.A. Seagrasses At The Islands Iturup And Urup Of Kuril Archipelago / A.A. Iurmanov, I.Yu. Popov, M.S. Romanov // Geography, Environment, Sustainability. – 2022. – 4(15), – P. 39 – 43. doi:10.24057/2071-9388-2022-017
3. Iurmanov, A.A. Fruit morphology and histology of *Zostera asiatica* Miki and *Phyllospadix iwatensis* Makino (Zosteraceae) in connection with comparative carpology of higher Alismatales / A.A. Iurmanov, M. Romanov, A.V.F.C. Bobrov // Botany Letters. – 2021. – 168(4). – P. 570 – 576. doi:10.1080/23818107.2021.1914157
4. Iurmanov, A.A. Seagrass *Zostera* In the Russian Section Of the Baltic Sea / A.A. Iurmanov, M.S. Romanov, M.A. Gerb, A.A. Volodina, I.B. Baikova, I.Y. Popov, M.Y. Markovets // Geography, Environment, Sustainability. – 2022. – 2(15). – P. 111 – 115. doi:10.24057/2071-9388-2022-013

В прочих изданиях:

5. Юрманов А. А., Романов М. С., Бобров А. В. Филогенетическая фитогеография семейства *Cymodoceaceae* // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – Т. 2. – Барнаул: Барнаул, 2020. – С. 94 – 97.

6. Юрманов А.А., Романов М.С., Бобров А.В. Филогенетическая фитогеография семейства *Zosteraceae* // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – Т. 2. – Барнаул: Барнаул, 2020. – С. 98 – 101.

7. Юрманов А.А., Романов М. С., Бобров А. В. Представители семейства *Zosteraceae* на Курильских островах Итуруп и Уруп // Флора и охрана генофонда: Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения В.С. Новикова / Под ред. Т.И. Варлыгина, С.В. Ефимов, К.В. Киселева и др. – Т. 1. – Москва: Москва, 2020. – С. 160 – 166.

8. Юрманов А.А., Романов М.С., Бобров А.В. Сравнительная карпология *Phyllospadix iwatensis* Makino и *Zostera asiatica* Miki. (*Zosteraceae*) // Карпология и репродуктивная биология высших растений. Материалы III Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 85-летию профессора А.П. Меликяна (7 - 8 октября 2020 г., Москва). – ГБС РАН, Москва, 2020. – С. 17.

9. Юрманов А.А., Романов М.С. Филогенетическая фитогеография избранных групп морских трав (*Monocotylendoneae* – *Alismatales*) // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2020» / Отв.ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. – Электрон. текстовые дан. (1500 Мб.) – М.: МАКС Пресс, 2020. – С. 1–3.