

Филогенетическая фитогеография семейства Zosteraceae

Phylogenetic phytogeography of the family Zosteraceae

Юрманов А. А.¹, Романов М. С.¹, Бобров А. В.²

Iurmanov A. A.¹, Romanov M. S.¹, Bobrov A. V.²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, г. Москва, Россия. E-mail: yurmanov-anton.ya.ru@yandex.ru, romanovmikhail@hotmail.com

¹ N. V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow, Russia

² Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: avfch_bobrov@mail.ru

² M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. Семейство Zosteraceae возникло, вероятно, в акваториях, соответствующих нынешней северной части Пацифики, и расселялось оттуда вдоль северных и южных побережий евразийских масс суши, проникнув в воды Южного полушария как минимум дважды.

Ключевые слова. История распространения, кладистический анализ, молекулярные данные, морские травы, Zosteraceae.

Summary. The Zosteraceae family probably originated in the waters corresponding to the present northern part of the Pacific and dispersed from there along the northern and southern coasts of Eurasian landmasses, penetrating the waters of the Southern Hemisphere at least twice.

Key words. Cladistics analysis, dispersal history, molecular data, sea grasses, Zosteraceae.

Zosteraceae Dumort. – семейство «морских трав» порядка Alismatales s. l., включающее два рода и 22 вида (Christenhusz, Byng, 2016), обитающих на литоральных субтропических, умеренных и бореальных морей (рис. 1) (Green, Short, 2003). Процессы расселения морских трав находятся в зависимости от агентов распространения диаспор. Основным способом распространения Zosteraceae является гидрохория. Так, у рода *Zostera* после оплодотворения семя развивается в перепончатом перикарпии, частично заполненном воздухом, что позволяет таким семенам разноситься течением и на ногах птиц на небольшие расстояния (Kuo et al., 1998). Вивипария не распространена у Zosteraceae (Larkum et al., 1989). Происхождение Zosteraceae остается неясным, но современные данные молекулярной филогенетики подтверждают концепцию, что Zosteraceae развивались в значительной мере параллельно двум другим семействам морских трав – Posidoniaceae и Cymodoceaceae (Les et al., 1997). Эволюция семейства Zosteraceae относительно хорошо документирована ископаемыми остатками. Хорошо сохранившиеся фоссилии *Archeozostera* (= *Archeozostera*), описанные К. Koriba и S. Miki. (1931, 1958), содержащие несколько видов, в том числе *Archeozostera pinnata* Koriba et Miki, были описаны из верхнемелового периода (99,7–66,043 млн лет назад) в нескольких районах в Японии, в частности Изуми, и рассматривались в качестве «protozosteroid» – предковых форм современных Zosteraceae (den Hartog, 1970; Larkum, den Hartog, 1989). Однако повторное изучение этих ископаемых привело к выводу, что *Archeozostera* вовсе не была морским однодольным растением (Kuo et al., 1998).

С целью реконструкции процессов расселения представителей Zosteraceae на основе молекулярно-генетического анализа были обработаны результаты секвенирования последовательностей отдельных генов у представителей обоих родов (11 видов из 22, распространенных в разных частях ареала семейства). Для молекулярно-генетического анализа был выбран ген 5.8S рибосомальной РНК. В качестве внешней группы (outgroup) была выбрана *Scheuchzeria palustris* F.Muell. (Scheuchzeriaceae). С

четыре видов: *Zostera capensis* Setch., *Zostera capricorni* Asch., *Zostera japonica* Asch. et Graebn., *Zostera noltii* Hornem. Индекс бутстрэпа в большинстве узлов кладограммы выше 64, что указывает на высокую степень достоверности.

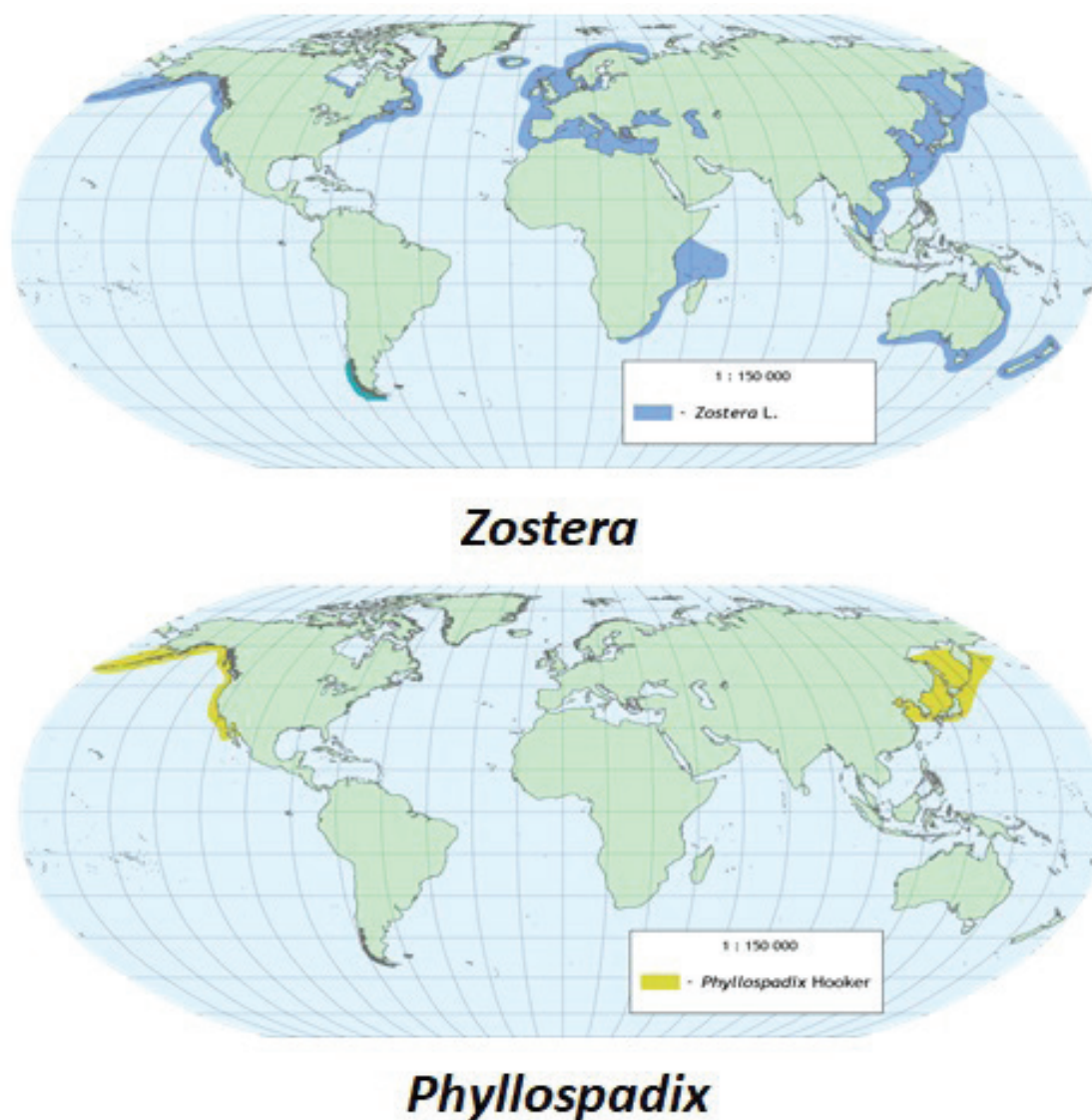


Рис. 1. Ареалы родов семейства Zosteraceae.

помощью данных о последовательностях нуклеиновых кислот, полученных из GenBank в программе WinClada, была построена молекулярно-генетическая кладограмма для Zosteraceae и внешней группы с применением бутстрэпирования (bootstrap analyze).

Молекулярно-генетическая кладограмма стала основой для реконструкции истории расселения семейства Zosteraceae. Полученная кладограмма была откалибрована актуальными палеоботаническими материалами. Клада (минимальный индекс бутстрэпа в которой 52), базальным в которой является представитель внешней группы – *Sheuchzeria palustris*, начинается с *Phyllospadix japonicus* Makino, обитающего на северо-западе Тихоокеанского побережья, за которым следует сестринская группа видов из *Phyllospadix torreyi* S. Watson и *Phyllospadix scouleri* Hook., распространенных на северо-востоке Тихоокеанского побережья. Виды рода *Zostera* образуют две сестринские клады, первая из которых включает *Zostera asiatica* Miki и сестринские виды *Zostera angustifolia* (Hornem.) Reichenb. и *Zostera marina* L.; во второй кладе базальным видом является *Zostera mucronata* Hartog, сестринской по отношению к которой является политомия из

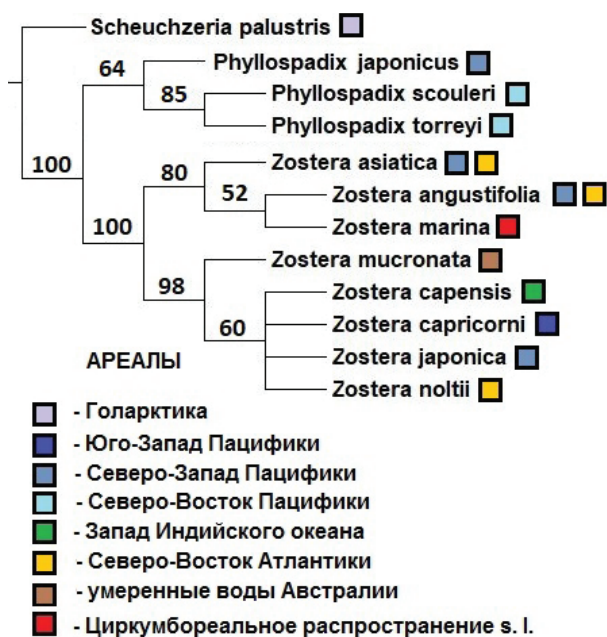


Рис. 2. Молекулярно-генетическая кладограмма семейства Zosteraceae (анализ 5.8S рибосомальной РНК); *Scheuchzeria palustris* – внешняя группа; цифры – индекс бутстрэпа.

Предположительно, род *Phyllospadix* расселился на североамериканское побережье северной Пацифики – с запада на восток; весьма вероятно, что тем же путем последовали некоторые виды рода *Zostera*, также возникшего, скорее всего, именно в акватории, соответствующей нынешним дальневосточным морям. У рода *Zostera* в дальнейшем расселении могло быть два не исключаящих друг друга трека. Первый – вдоль северных побережий Евразии. Подтверждает этот факт то, что современная *Zostera marina* в этом

Сопоставление имеющихся палеоботанических данных с результатами молекулярно-генетического анализа позволяет реконструировать процесс расселения этого семейства. *Archeozostera pinnata*, обнаруженная в верхнем мелу той части акватории западной Японии, которая еще 23 млн лет назад представляла собой систему внутренних пресноводных водоемов и водотоков, является одним из пресноводных предков Zosteraceae. Однако 15–20 млн лет назад эта внутренняя пресноводная акватория открылась, образовав Японское и Охотское моря. Таким образом, даже если *Archeozostera pinnata* являлась пресноводным растением, нельзя исключить того, что, адаптировавшись к условиям морских литоралей, именно этот род стал предком современных Zosteraceae, которые довольно устойчивы к опреснению. Следовательно, мы можем предположить, что расселение представителей этого семейства началось именно из этой акватории. Базальным видом на кладограмме (рис. 2) является *Phyllospadix japonicus*, обитающий в акватории Китая, Кореи, Японии, а виды *Phyllospadix* с западного побережья Северной Америки являются сестринскими по отношению к первому таксону. Предположительно, род *Phyllospadix* расселился на североамериканское побережье северной Пацифики – с запада на восток; весьма вероятно, что тем же путем последовали некоторые виды рода *Zostera*, также возникшего, скорее всего, именно в акватории, соответствующей нынешним дальневосточным морям. У рода *Zostera* в дальнейшем расселении могло быть два не исключаящих друг друга трека. Первый – вдоль северных побережий Евразии. Подтверждает этот факт то, что современная *Zostera marina* в этом

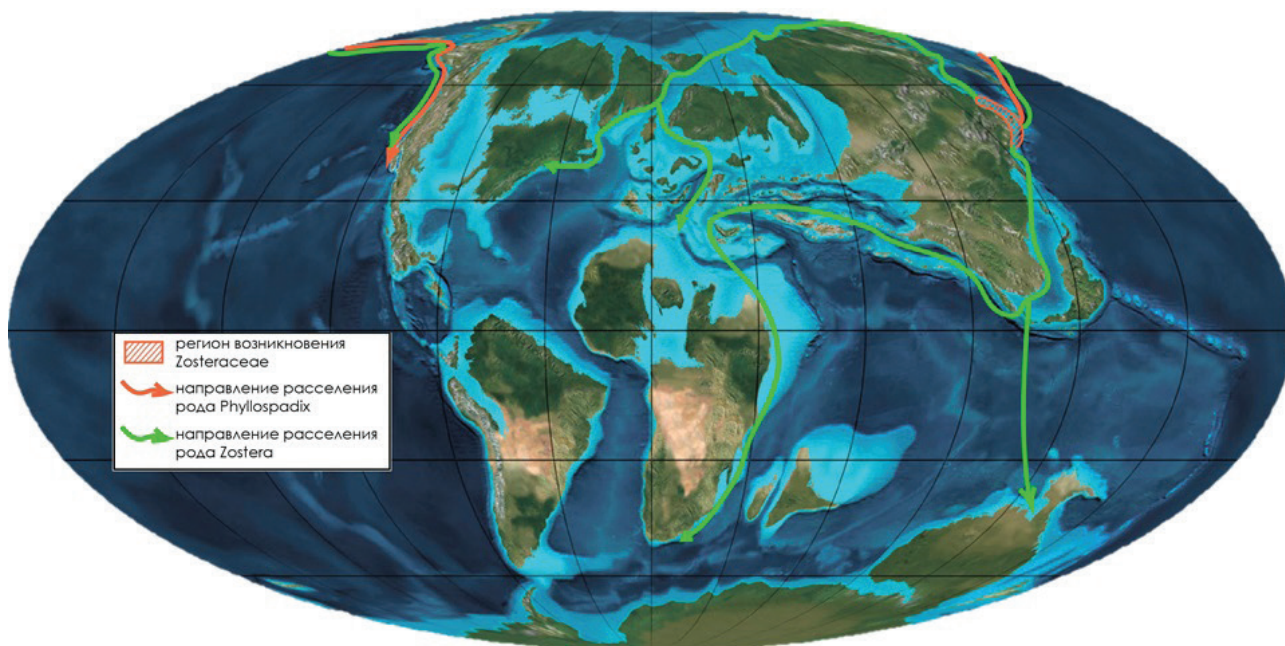


Рис. 3. Формирование ареала семейства Zosteraceae (положение суши соответствует Верхнему мелу 100,5–66,0 млн лет назад).

регионе зимует подо льдом и выносит опреснение (акватория Белого моря), то есть, возможно, имело место расселение *Zostera* «северным путем» вдоль мест впадения крупных рек и дальнейший занос диаспор на запад, что позволило представителям рода достичь северо-восточной Атлантики и далее – северо-западной части ее акватории. В то же время сестринские по отношению к *Zostera marina* виды – *Zostera angustiflora* и *Zostera asiatica* – расселялись с запада на восток по литоральям Берингии. Другой трек расселения *Zostera* проходил через юго-запад Пацифики и Индийский океан, достигнув Австралии (*Zostera mucronata*), Новой Зеландии и Новой Гвинеи (*Zostera capricorni*), восточного побережья Африки (*Zostera capensis*). Возможная конкуренция с прочими видами исконно тропических «морских трав» (а гипотетически – и с обильными в умеренно-теплых акваториях Южного полушария водорослями-макрофитами) могла существенно осложнять процессы расселения рода *Zostera* в акваториях юга Индийского и Тихого океанов. Таким образом, можно утверждать, что Zosteraceae возникли в акваториях, соответствующих нынешней северной части Пацифики, и расселялись оттуда вдоль северных и южных побережий евразийских масс суши, проникнув в воды Южного полушария как минимум дважды (рис. 3).

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-34-90164. Работа выполнена М.С. Романовым и А.А. Юрмановым в рамках госзадания ГБС РАН № 18-118021490111-5 на базе УНУ Фондовая оранжерея и А.В. Бобровым по программе МГУ им. М.В. Ломоносова «Географические закономерности происхождения биоразнообразия».

Acknowledgments. The reported study was funded by RFBR, project number 19-34-90164. The work was carried out by M. S. Romanov and A. A. Iurmanov in accordance to Institutional research project № 118021490111-5 at the Unique Scientific Installation Fund Greenhouse, and by A. V. F. Ch. Bobrov in accordance to M. V. Lomonosov Moscow State University theme «The geographical legitimacy of origin of the biodiversity».

ЛИТЕРАТУРА

- Christenhusz M. J. M., Byng J. W.** The number of known plants species in the world and its annual increase // *Phytotaxa*, 2016. – Vol. 261, № 3. – Pp. 201–217.
- Green E. P., Short F. T.** (eds). *World Atlas of Seagrasses*. – Berkeley, CA: University of California Press, 2003. – 298 p.
- Hartog C.** *Seagrasses of the World*. – Den Haag: Academia, 1970. – 275 p.
- Koriba K., Miki S.** Archeozostera, a new genus from Upper Cretaceous in Japan // *The Palaeobotanist*, 1958. – Vol. 7. – Pp. 107–111.
- Koriba K., Miki S.** Observation on Archeozostera (new named) from Upper Cretaceous Izumi Sandstones // *Chikyū*, 1931. – Vol. 15. – Pp. 165–201.
- Kuo J., McComb A. J.** Zosteraceae. In: Kubitzki K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants*. – Vol 4. Monocots. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). – Berlin: Springer, 1998. – Pp. 496–502.
- Larkum A. W. D., Hartog C.** Evolution and biogeography of seagrasses. In: Larkum A. W. D., McComb A. J., and Shepherd S. A. (eds). *Biology of Seagrasses. A Treatise on the Biology of Seagrasses with Special Reference to the Australian Region*. – Amsterdam: Elsevier, 1989. – Pp. 112–156.
- Larkum A. W. D., McComb A. J., Shephard S. A.** (eds.). *Biology of Seagrasses*. – Amsterdam: Elsevier, 1989. – 609 pp.
- Les D. H., Cleland M. A., Waycott M.** Phylogenetic studies in Alismatidae, II: Evolution of marine angiosperms (Seagrasses) and hydrophily // *Systematic Botany*, 1997. – Vol. 22 – Pp. 443–463.