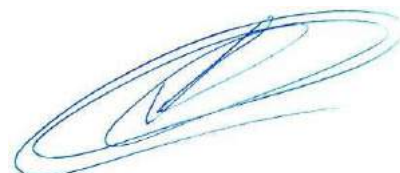


ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ  
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД ИМ. Н.В. ЦИЦИНА  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

*На правах рукописи*

УДК 582.536.15:575.86



**Юрманов Антон Алексеевич**

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

1.5.9. – Ботаника

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук,  
Романов Михаил Сергеевич

Москва – 2023

## Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. Общие сведения о семействах высших Alismatales.....	13
1.1. Особенности морфологии и таксономический состав семейств.....	13
1.1.1. Posidoniaceae .....	13
1.1.2. Ruppiaceae .....	15
1.1.3. Cymodoceaceae.....	22
1.1.4. Zosteraceae.....	25
1.1.5. Potamogetonaceae.....	27
1.2. Систематика высших Alismatales .....	40
1.3. Экология высших Alismatales .....	41
1.3.1. Морские высшие Alismatales .....	41
1.3.2. Пресноводные и солоноватоводные высшие Alismatales .....	48
1.4. Распространение высших Alismatales .....	52
1.4.1. Морские высшие Alismatales .....	52
1.4.2. Пресноводные и солоноватоводные высшие Alismatales .....	56
1.4.3. Современное распространение исследуемых видов .....	60
1.5. Палеоботанические данные .....	68
1.5.1. Фоссилии высших Alismatales .....	68
1.5.2. Морские высшие Alismatales .....	78
1.5.3. Пресноводные и солоноватоводные высшие Alismatales .....	81
1.6. Хозяйственное значение.....	83
Глава 2. Материал и методы исследования.....	86
2.1. Филогенетический анализ высших Alismatales .....	86
2.2. Наблюдения выбросов морских высших Alismatales.....	99
2.3. Карпологические исследования высших Alismatales.....	102
2.4. Морфологическая модель взаимоотношений высших Alismatales.....	102
Глава 3. Результаты.....	104
3.1. Результаты филогенетического анализа .....	104

3.1.1. Филогенетические взаимоотношения высших Alismatales .....	104
3.1.2. Сравнение результатов оригинальных филогенетических исследований с литературными данными .....	111
3.2. Результаты исследований выбросов морских высших Alismatales .....	112
3.2.1. Результаты наблюдений морских трав в российской части Балтийского моря .....	112
3.2.2. Результаты наблюдений морских трав на Курильских островах ...	116
3.3. Сравнительная карпология семейства Zosteraceae .....	118
3.4. Морфологическая кладограмма.....	121
Глава 4. Филогенетическая фитогеография высших Alismatales.....	124
4.1. Проблема расселения высших Alismatales .....	124
4.2. Проблема формирования ареалов высших Alismatales.....	128
4.3. Реконструкция истории расселения высших Alismatales .....	130
4.4. Филогенетическая фитогеография Ruppiaceae .....	133
4.5. Филогенетическая фитогеография Posidoniaceae .....	135
4.6. Филогенетическая фитогеография Cymodoceaceae.....	136
4.7. Филогенетическая фитогеография Zosteraceae.....	138
4.8. Филогенетическая фитогеография Potamogetonaceae .....	140
Выводы .....	144
Список литературы.....	146
Приложения .....	181
Приложение 1. Иллюстрации полевых сборов высших Alismatales.....	182
Приложение 2. Последовательности нуклеотидов маркеров высших Alismatales, полученные в результате секвенирования .....	190
Приложение 3. Морфологические признаки исследуемых видов .....	201

## Введение

Alismatales – порядок однодольных (monocots), состоящий из 14 семейств, 167 родов и включающий в себя порядка 4785 видов, большая часть которых тяготеет к пресноводным местообитаниям (Stevens, 2001). В нем выявляется группа таксонов, условно обозначаемая высшие или «ядро» (“core”) Alismatales (Xiaoxian & Zhe-Kun, 2009), занимающая на кладограммах терминальное положение в виде «компактной» группы (Stevens, 2001). Высшие Alismatales приспособлены к произрастанию в пресной, солоноватой и морской воде, и большинство из них цветут, опыляются и продуцируют плоды и семена под водой. К этой группе относятся семейства Posidoniaceae (*Posidonia*), Ruppiaceae (*Ruppia*), Cymodoceaceae (*Halodule*, *Cymodocea*, *Oceana*, *Syringodium*, *Thalassodendron*, *Amphibolis*), Zosteraceae (*Zostera*, *Phyllospadix*), Potamogetonaceae (*Potamogeton*, *Groenlandia*, *Althenia*, *Stuckenia*, *Zannichellia*), включающие в себя 15 родов и порядка 249 видов (APG IV, 2016; POWO, 2023; Macfarlane et al., 2017) (Таблица 1).

Таблица 1. Таксономический состав порядка Alismatales.

Класс	Порядок	Семейство
Monocotylendoneae	Alismatales	Araceae Juss.
		Tofieldiaceae Takht.
		Hydrocharitaceae Juss.
		Butomaceae Mirb.
		Alismataceae Vent.
		Scheuchzeriaceae F. Rudolphi
		Aponogetonaceae Planch.
		Juncaginaceae Rich.
		Maundiaceae Nakai
		Posidoniaceae Vines
		Ruppiaceae Horan.
		Cymodoceaceae Vines
		Zosteraceae Dumort.
		Potamogetonaceae Bercht. & J. Presl

Из числа семейств высших Alismatales, Ruppiaceae и Potamogetonaceae – пресноводные и солоноватоводные растения, тогда как Posidoniaceae, Cymodoceaceae и Zosteraceae относятся к экологической группе морских трав, жизненный цикл представителей которой полностью проходит в морской воде.

Этимология названия этой экологической группы (от голландского “Zeegrass”, немецкого “Meeresgras” или “Seegrass”) объясняется их способностью образовывать подобие дерновины и формировать своеобразные «подводные луга», занимающие большие площади и привлекающие множество морских животных (Coleman & Williams, 2002) так же, как сообщества злаков (“Grasses”) привлекают травоядных млекопитающих. Впервые в научной литературе термином «фанерогамные морские травы» (“phanerogame Meergewächse”) морские цветковые растения были обозначены немецким ботаником Паулем Ашерсоном (Ascherson, 1871), в работе «Географическое распространение морских трав» (“Die geographische Verbreitung der Seegräser”). Хотя в немецком, голландском и, возможно, в скандинавских языках соответствующие слова были и ранее (Kuo & Hartog, 2001). Так как они образуют экологическую, а не таксономическую группу, то до этого они рассматривались как совокупность видов, а не как отдельные семейства. Ашерсоном были опубликованы детальные данные по таксономии, биологии и распространению морских трав (Ascherson, 1875), которые в наиболее проработанном виде были представлены в 1906 году в виде монографии, в которой он выделил 32 вида и 8 родов морских трав, распространенных в Мировом океане (Ascherson, 1906). Классификация морских трав Ашерсона расширялась его последователями, одним из которых стал автор монографии «Морские травы мира» (“The Sea-Grasses of the World”) Корнелис Хартог (den Hartog, 1970). Эта монография являлась на момент своего выхода наиболее полным таксономическим обзором морских трав с описаниями видов, данными по экологии и распространению каждого вида и рода, а также ключами для определения 47 видов (с 4 подвидами), отнесенных к 12 родам составляющим 2 семейства (Potamogetonaceae и Hydrocharitaceae).

На основе монографии Хартога и таксономических работ (Sachet & Fosberg, 1973; Cambridge & Kuo, 1979; Eiseman & McMillan, 1980; Kuo & Cambridge, 1984; Ravikumar & Ganesan, 1990) в 2002 году под редакцией Фредерика Шорта и Роберта Коулза была издана книга «Методы глобальных исследований морских трав» (“Global Seagrass Research Methods”, Short & Coles, 2002). В монографии размещен ключ-определитель видов морских трав и обзор литературных данных, подготовленные Хартогом. В монографии Short и Coles (2002) признается 60 видов морских трав, относящихся к 12 родам, принадлежащих к 4 семействам (Posidoniaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae, Hydrocharitaceae).

С XX века исследователи морских трав отмечали в первую очередь потенциал хозяйственного использования морских трав, но в XXI веке интерес к ним сформировался не столько как сырью, сколько как к средообразователям, играющим важную роль фиксации углекислого газа (The World Atlas of Seagrasses, 2003; European seagrasses..., 2004; Larkum et al., 2006). С учетом важной экосистемной роли, уязвимости и хозяйственного значения морских трав, очевидна необходимость регулярного мониторинга состояния и состава их сообществ. В настоящее время мониторинг морских трав ведется как у побережий городов (Final Report of the New York State Seagrass Task Force: Recommendations to the New York State Governor and Legislature, December 2009), так и целых стран (Seagrasses of Australia: Structure, Ecology and Conservation, 2018).

По мнению Хартога, значительный прорыв в исследования высших Alismatales произошел с одной стороны в связи с распространением гидробиологических, в том числе водолазных, исследований, открывающих новые глубоководные виды и местообитания, а с другой стороны – в связи с внедрением молекулярных исследований (Short & Coles, 2002). Одним из разделов ботаники, призванных расширить представления о высших Alismatales, является филогенетическая фитогеография, изучающая историю и закономерности географического распространения растений. Такая

реконструкция процессов расселения растений с использованием методов молекулярной филогенетики позволяет получить достоверные и верифицируемые модели формирования ареалов исследуемых таксонов.

Настоящее исследование основано на проведении анализа нуклеотидных последовательностей с применением молекулярно-генетических методов исследований и с использованием кладистических методик для установления филогенетических связей родов высших Alismatales и создания основанной на ней модели реконструкции процесса расселения избранных таксонов, в том числе – с использованием палеоботанических материалов.

**Актуальность работы.** Исследования процессов эволюции и формирования ареалов ключевых групп цветковых растений является фундаментальной задачей филогенетической фитогеографии (Takhtajan, 2009). Высшие Alismatales включают 5 семейств водных растений (Posidoniaceae, Ruppiaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae, Potamogetonaceae) с относительно немногочисленными представителями, произрастающими в пресных, солоноватых или морских водах всех материков кроме Антарктиды, (den Hartog, 1970; Kaplan, 2008; Ito et al., 2013; POWO, 2023). Помимо широкого ареала, интерес к исследованной группе вызван систематическим положением таксонов входящих в ее состав и их филогенетическими связями. Представление о положении семейств и их количестве многократно менялось (den Hartog, 1970; APG I, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; APG IV, 2016; Xiaoxian & Zhe-Kun, 2009; POWO, 2023), например, ранее А. Л. Тахтаджяном в его работах (1966, 1987, 2009) выделялось семейство Zannichelliaceae, входящее сейчас в состав Potamogetonaceae, а признаваемое в настоящее время семейство Ruppiaceae считали ранее подсемейством Potamogetonaceae (Jacobs & Brock, 1982, 2011). Актуальным остается вопрос о положении родов внутри семейств и их составе, который также регулярно пересматривается на основании филогенетических исследований, например из рода *Cymodocea* был недавно выделен род *Oceana*, с единственным видом *Oceana serrulata* (Govaerts et al.,

2021). Таким образом, актуальным является формирование гипотезы расселения и формирования ареалов таксонов высших Alismatales.

**Цель работы** – реконструкция процессов расселения родов высших Alismatales.

Исходя из цели работы, были поставлены следующие **задачи**:

- филогенетический анализ всех родов высших Alismatales с помощью проведения секвенирования генов и/или отбора необходимых последовательностей ДНК и РНК из открытой базы данных GenBank NCBI;
- выявление закономерностей распространения представителей высших Alismatales в пресноводных и морских акваториях на основе анализа оригинальных и литературных данных, сведений об их ареалах, механизмах расселения и морфологических признаков изученных таксонов;
- определение гипотетических центров происхождения и создание модели расселения высших Alismatales на основе филогенетических и палеоботанических данных;

**Научная новизна работы:**

- В результате проведения секвенирования генов (5.8S, *trnL*, *rbcL*) впервые установлены последовательности их нуклеотидов для *Halodule emarginata* (5.8S, *trnL*, *rbcL*), *Cymodocea rotundata* и *Zostera asiatica* (*trnL*).
- Впервые проведен анализ последовательностей ДНК и РНК представителей всех родов высших Alismatales при использовании 5 генов (5.8S, *trnL*, *nad7*, *matK*, *rbcL*) и построено филогенетическое дерево методом Байеса.
- Получены новые сведения о распространении Zosteraceae в российской части акватории Балтийского и Охотского морей
- Описана анатомия околоплодника представителей Zosteraceae: *Phyllospadix iwatensis* Makino и *Zostera asiatica* Miki.
- Создана оригинальная модель расселения высших Alismatales из гипотетических центров происхождения, учитывающая результаты филогенетического анализа, особенности экологии и палеоботанические данные.



**Практическая значимость.** 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. Полученные результаты могут быть также использованы в преподавании фитогеографии.

**Основные 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, удалённых 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 образуемому материковому шельфу распадающейся Гондваны по литоральям, с последующим видообразованием и обособлением локальных эндемиков, в том числе пресноводных.

**Апробация материалов исследования.** Материалы работы были представлены на «VI Международной научно-практической конференция «Морские исследования и образование: MARESEDU-2017» (г. Москва, 2017), на научно-практической конференции “6th International Conference on Comparative Biology of Monocotyledons” (г. Натал, 2018), на всероссийской научной конференции с международным участием «Наследие академика Н.В. Цицина. Современное состояние и перспективы развития» (г. Москва, 2019), на всероссийской научной конференции с международным участием «Флора и охрана генофонда, посвященной 80-летию со дня рождения В.С.Новикова» (г. Москва, 2020), на международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2020» (г. Москва, 2020), на III всероссийской научной конференции с международным участием «Карпология и репродуктивная биология высших растений, посвященной 85-летию профессора А. П. Меликяна» (г. Москва, 2020), на Конкурсе работ молодых ученых ГБС РАН, посвященному Году науки и технологий в России (г. Москва, 2021).

**Публикации результатов исследований.** По теме исследования опубликовано 7 статей, из них 3 в журналах, включенных в Scopus, 1 в журнале, включенном в WoS, а также 5 тезисов докладов.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 209 страницах, включает введение, 4 главы, выводы, список литературы (337 источников, в том

числе 271 на иностранных языках), 3 приложения. Работа содержит 9 таблиц, иллюстрирована 38 рисунками.

**Личный вклад автора.** Основные результаты, представленные в диссертации, получены самим автором или при его непосредственном участии. Вклад автора является определяющим на всех этапах исследования: от участия в постановке задач, полевом сборе материалов, лабораторном исследовании, обсуждении результатов в научных публикациях. Проведение молекулярно-генетических исследований проводилось совместно и под руководством Н.Ю. Оюн и А.Т. Лейнсоо. Бионформатическая математико-статистическая обработка данных проводилась совместно и под руководством Е.И. Мальцева и Ю.М. Лебедева.

**Благодарности.** Автор выражает большую благодарность следующим коллегам и специалистам: коллективам Экспедиционного центра Министерства обороны Российской Федерации и ВОО «Русское географическое общество» за помощь в организации экспедиционных поездок по теме исследования; добровольцам, участвовавшим в сборе высших Alismatales по программе «Окружающий мир»; к.б.н., с.н.с. биологического факультета СПбГУ Игорю Юрьевичу Попову за помощь в проведении полевых работ и ценные замечания при подготовке текста работы; д.б.н., г.н.с. ГБС имени Н.В. Цицина РАН Ивану Алексеевичу Шанцеру за консультации по подготовке материалов для секвенирования и их последующей обработки; д.б.н., в.н.с. ГБС имени Н.В. Цицина Наталью Михайловну Решетникову за помощь при определении сложных в систематическом отношении видов; к.б.н., с.н.с. Первого МГМУ имени И.М. Сеченова, Институт медицинской паразитологии, тропических и трансмиссивных заболеваний им. Е.И. Марциновского Надежде Юрьевне Оюн за организацию и помощь в проведении молекулярно-генетических исследований видов «высших» Alismatales; к.б.н., с.н.с. НИИ Скорой помощи имени Н.В. Склифосовского Арво Томасовича Лейнсоо за помощь в экстракции тотальной ДНК из гербарных материалов; Юрию Михайловичу Лебедеву за консультацию по выравниванию отобранных последовательностей;

к.б.н., в.н.с. ИФР имени К.А. Тимирязева РАН Мальцеву Евгению Ивановичу за консультации по методам построения филогенетических деревьев; аспиранту географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова Максиму Станиславовичу Рослову, н.с. ГБС имени Н.В. Цицина РАН Никите Сергеевичу Здравчеву и м.н.с. ГБС имени Н.В. Цицина РАН Петру Сергеевичу Иовлеву за консультации по вопросам исторической фитогеографии; аспиранту Института географии РАН Ангелине Евгеньевне Гнеденко за консультации по подготовке картосхем; д.б.н., профессору географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова Алексею Владимировичу Боброву за ценные замечания при подготовке рукописи.

Отдельно автор выражает благодарность к.г.н. Валерию Григорьевичу Папунову, скоропостижно скончавшемуся 6 января 2021 г., за обучение методам подводных исследований.

Исследование выполнено на базе УНУ «Фондовая оранжерея» за счет грантового проекта конкурса РФФИ на лучшие проекты фундаментальных научных исследований, выполняемые молодыми учеными, обучающимися в аспирантуре, № 19-34-90164.

## Глава 1. Общие сведения о семействах высших Alismatales

### 1.1. Особенности морфологии и таксономический состав семейств

#### 1.1.1. Posidoniaceae

Семейство Posidoniaceae включает в себя один род *Posidonia* с 9 видами: *Posidonia angustifolia* Cambridge & J.Kuo, *Posidonia australis* Hook. f., *Posidonia coriacea* Cambridge & J.Kuo, *Posidonia denhartogii* J.Kuo & Cambridge, *Posidonia kirkmanii* J.Kuo & Cambridge, *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Posidonia ostenfeldii* Hartog, *Posidonia robertsonae* J.Kuo & Cambridge, *Posidonia robertsoniae* J.Kuo & Cambridge, *Posidonia sinuosa* Cambridge & J.Kuo. (POWO, 2023).

Представители семейства Posidoniaceae – многолетние травянистые корневищные морские (или эстуарные) погруженные растения (Kuo & McComb, 1998b). Ветвление корневища моноподиальное, форма корневища цилиндрическая, но у некоторых уплощенная (*P. australis*); одревеснение корневища не характерно (Cambridge & Kuo, 1979). *Posidonia monomerous*

Листорасположение очередное двурядное, прикрепление листа к стеблю можно охарактеризовать как сидячее; влагалище листа открытое; лигула присутствует; аурикулы присутствуют; интравагинальные чешуйки присутствуют. Листья линейные, лентовидные, параллельнонервные или четырехгранные мононервные с развитыми влагалищами, верхушка листа срезанная. Устьица отсутствуют (Kuo & McComb, 1998).

Соцветия пазушные, цветки собраны в колосовидные (2) 3–5-ти цветковые подводные соцветия, иногда собранные в сложную кисть, подстилаемую 2 или 4 редуцированными листьями; брактей при цветке отсутствуют. Перед началом цветения колоски освобождаются от обертки влагалищ листьев. Цветки обоеполые, часто трибрактеолатные, актиноморфные, циклические, тримерные, гипогиничные, апохламидные (Kuo

& McComb, 1998; Den Hartog & Kuo, 2006; Remizowa et al., 2010; Remizowa et al., 2012). Андроцей состоит из 3 (редко из 4) петалоидных сильно уплощенных тычиночных нитей, на каждой с наружной стороны по всей длине прикреплены 2 больших продолговатых пыльника (Kuo & McComb, 1998). В обоеполых цветках пыльники практически касаются рыльца, но оплодотворение происходит до созревания собственных пыльников. В терминальном цветке пестик либо отсутствует, либо является стерильным – представляет собой роговидный придаток, а тычинки, не поддерживаемые пестиком, свернуты вовнутрь. Терминальные мужские цветки становятся зрелыми раньше, чем базальные. Оплодотворение обязательно происходит в открытой воде. При созревании многие цветки abortируются (Kuo & McComb, 1998). Пыльники сидячие тетрапорангиатные, сепарированные, фактически дорзальные на мощном уплощенном петалоидном связнике; вскрываются продольными щелями; у *P. oceanica* развит шиловидный надсвязник. При вскрытии (взрыве) пыльников, пыльца плотно заполняет объем воды, в котором находятся 2 других цветка. Морфологию пыльцевого зерна можно характеризовать как нитевидную (угревидную), инапертурную, лишённую экзины. Гинецей апокарпный, мономерный; карпелла с апикальным сидячим дисковидным нерегулярно лопастным рыльцем, покрытым папиллами; завязь верхняя. Стилodium отсутствует. Семязачаток один, битегмальный, плацентация апикальная; ориентация семязачатка ортотропная; цветки протоандричные. Опыление гипгидрофильное.

Плод – сочная односемянная однолисточка, которая вскрывается по вентральному шву. Вивипария практически не выражена (Kuo & McComb, 1998). Семена с дифференцированным зародышем, лишённые эндосперма. Диссеминация гидрохорная или эндозоохорная – сочные плоды поедаются рыбами и морскими птицами (Kuo & McComb, 1998). Семя развивается неравномерно: первоначально оно прикреплено к одной из латеральных стенок плода, затем разрастается и заполняет всю полость завязи. Внутри плода, прикрепленного к материнскому растению, начинает развиваться проросток.

Семядоля начинает усыхать пропорционально росту почки (Kuo & McComb, 1998).

### 1.1.2. Ruppiaceae

Монотипное семейство Ruppiaceae включает род *Ruppia*, в котором признается 11 видов: *Ruppia bicarpa* Yu Ito & Muasya, *Ruppia brevipedunculata* Shuo Yu & Hartog, *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande, *Ruppia didyma* Sw. ex Wikstr., *Ruppia drepanensis* Tineo, *Ruppia filifolia* (Phil.) Skotts., *Ruppia maritima* L., *Ruppia megacarpa* R.Mason, *Ruppia polycarpa* R.Mason, *Ruppia sinensis* Shuo Yu & Hartog, *Ruppia tuberosa* J.S.Davis & Toml. (POWO, 2023).

Представители семейства – однодомные многолетние травянистые растения, полностью или почти полностью погруженные в воду, с длинными и тонкими ползучими корневищами, от узлов которых отходят 1 или 2 неразветвленных корня с многочисленными очень тонкими корневыми волосками, с прямостоячими побегами. Базальный стебель с придаточными корнями. Произрастают в водоемах от слабосоленных до гипергалинных.

Побеги от очень коротких до более 2,5 м высотой, в последнем случае обильно разветвленные (Den Hartog & Kuo, 2006). Междоузлия удлиненные, переменной длины. Ветвление вегетативных стебля и корневища моноподиальное, соцветия – симподиальное. Некоторые виды могут растут и цветут в свободно плавающем состоянии, прирастая к субстрату, при первой возможности, с помощью придаточных корней. Листья сидячие, простые узколинейные, двояковыпуклые, с очень большим количеством таниновых клеток; от острых до усеченных на верхушке, с узкими рядами лакун, окаймляющих среднюю жилку, обычно слабо заметную жилкой (Цвелев, 1979). Края гладкие, на верхушке листа неравномерно зубчатые; по обе стороны от средней жилки имеются широкие воздушные лакуны. Приростая к нижней части, прилистники образуют охватывающее стебель открытое трубчатое амplexикулярное влагалище с перепончатым лоскутом и небольшими

аурикулами по бокам; имеется перекрытие закрылков; лигулы нет; присутствуют незаметные аксиллярные внутривлагалищные чешуйки (Den Hartog & Кuo, 2006). Листья располагаются очередно, на верхушке имеются одна или две пары супротивных или почти супротивных листьев с немного более вздутыми влагалищами (Мавродиев, Соколов, 1998).

Цветки собраны в пазушные, абрактеатные, колосовидные, акропетальные соцветия, формирующиеся между раздутыми основаниями влагалищ двух верхушечных листьев; ось соцветия короткая, прямостоячая, иногда утолщается после цветения; длина соцветий различна – от нескольких сантиметров до более чем метра, оси часто удлиняются за счет растяжения клеток в процессе цветения; у большинства видов после цветения соцветия спирально сворачиваются, опуская созревающие плоды на дно. Так, например, у *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande основание соцветия быстро удлиняется, по мере роста скручивается в виде спирали. Парциальные соцветия открытые двухцветковые (реже из 1 или 3 цветков). Междоузлие под соцветием в начале цветения короткое, но затем заметно удлиняется. Ниже этого междоузлия расположено 2 сближенных узла, несущих листья с развитой пластинкой. В пазухах таких листьев образуются боковые побеги, которые в целом повторяют строение главного побега. Такие же боковые побеги находятся и в пазухах нижележащих, листьев. Первое междоузлие на боковых побегах всегда укороченное. Все остальные листья имеют развитые пластинки. Каждое парциальное соцветие состоит из двух сближенных обоеполых цветков. Цветки расположены по разные стороны оси, но очень близко друг к другу (Цвелев, 1979).

Цветки апохламидные, но имеют два очень мелких чешуевидных выроста, расположенных у основания тычинок и часто описываются, как рудименты околоцветника (Цвелев, 1979). Андроцей из двух противоположных тычинок. Тычинки свободные, с очень короткой нитью и широким связником; пыльники экстрорзные, с двумя биспорангиатными теками, вскрывающимися продольно. Теки от округлых до широкоэллиптических, опадают после выброса



пыльцы. Широкий связник пыльника и сидячие теки, охватывающие ось соцветия, создают ложное впечатление четырехтычиночного цветка (Kaul, 1993).

Гинецей апокарпный из 2–16 сидячих или почти сидячих карпелл (Haynes et al., 1998a), чаще их 4, две из которых противолежат тычинкам, а не чередуются с ними, как у *Potamogeton*. Завязи яйцевидные, с небольшим чешуйчатым дискообразным рыльцем. У большинства видов после оплодотворения у основания каждого плодолистика развивается подогин (основание гинецея), который и придает завиткам зонтиковидный вид. Семязачаток один, кампилотропный (Мавродиев, Соколов, 1998).

У *Ruppiaceae* хорошо выражена протандрия, препятствующая самоопылению. Цветки каждого соцветия у рупший проходят как бы две фазы развития – сначала мужскую, потом – после выброса пыльцы, женскую. Однако единого мнения на счет определения цветка нет. Так, Н. В. Уль (Uhl, 1947) отмечал, что цветок *Ruppiaceae* – это собрание мужских и женских цветков (псевданций). По мнению же большинства других исследователей (Тахтаджян, 1987; Singh, 1965; Posluszny & Sattler, 1974; Kaul, 1993) цветок *Ruppiaceae* – это истинный цветок. Б. Р. Кауль (Kaul, 1993) отмечает, что независимость процессов морфогенеза гинецея и андроеца у рупиевых – это черта, характерная для истинного цветка, а не псевданция.

До созревания пыльников, практически одновременно (иногда одна немного опережает другую) развиваются две карпеллы в трансверзальном положении. Вскоре после них в медианной плоскости возникает вторая пара, эти карпеллы противолежат тычинкам, вышерасположенная карпелла немного опережает в развитии нижерасположенную. Первая пара карпелл удерживает лидирующую позицию в отношении размеров очень короткое время, вторая пара быстро их догоняет (Локк, 2015). Иногда четвертая карпелла, расположенная медианно-абаксиально, не развивается (абортивная карпелла). В других случаях четвертая карпелла не закладывается вовсе, и цветок имеет только три карпеллы, но место для четвертой карпеллы остается, и филлотаксис

в цветке не меняется (Kaul, 1993). В цветке с 8 карпеллами (например, у *R. occidentalis* S. Watson) сначала попарно возникают четыре карпеллы, как это было описано выше для цветка с 4 карпеллами (Локк, 2015). Затем, чередуясь с первыми четырьмя примордиями карпелл, возникают еще 4 примордия, причем не обязательно синхронно. Их заложение идет в косо-вертикальном направлении (Ремизова, 2007). Две вышележащих карпеллы часто опережают в развитии две нижележащих. Изредка развивается девятая карпелла. Она формируется около центра гинецея и может быть фертильной или стерильной (Kaul, 1993). В процессе развития карпеллы стенка завязи постепенно окружает единственный семязачаток. На этом этапе на каждой карпелле развивается абаксиальный вырост. Рыльце возникает в виде кольцевого зачатка. Стилodium и рыльце каждой карпеллы становятся более выпуклыми в связи с увеличением размеров карпеллы на более поздних стадиях развития (Lacroix & Kemp, 1997).

На дорзальном выросте карпеллы из устьища выделяются пузырьки газа. Они, вероятно, служат для обеспечения плавучести соцветия в воде и для улавливания пыльцы (Kaul, 1993). На поздней стадии развития цветка на тычиночной нити появляется абаксиальный придаток (чешуйка). Он имеет почти радиальное строение, затем уплощается в дорзовентральном направлении. Проводящие ткани в чешуйке отсутствуют (Posluszny & Sattler, 1974). Природа абаксиальных чешуек у *Ruppia* и их функции недостаточно изучены. Некоторые исследователи считают, что они сопоставимы с сегментами перианта, как, например, у *Potamogeton*, однако отличаются от них своим поздним заложением и отсутствием проводящих тканей. Так, Е. В. Мавродиев и Д. Д. Соколов (1998), принимая происхождение чешуек из сегментов перианта, считают их структурой, подвергшейся сильной редукции, что, возможно, объясняет и изменение времени их заложения. При таком рассмотрении потеря проводящих тканей может возникать из-за маленьких размеров чешуек, их короткой жизни и водной среды существования растения (Kaul, 1993). Тем не менее, по данным И. Э. Локк (2015) чешуйка у *Ruppia* закладывается позже тычинок. Это подтверждает гипотезу о том, что чешуйка

является выростом связника, а не сегментам перианта (Тахтаджян, 1987; Posluszny & Sattler 1974;), так как в противном случае она должна была бы закладываться первой. Кроме того, общее число карпелл у *Ruppia* варьирует в достаточно широких пределах. Так, по данным Б. Р. Кауля (Kaul, 1993), в канадских популяциях *R. maritima* L. и *R. occidentalis* S. Watson, большинство растений имели 4 карпеллы, а около 30% растений – 3 карпеллы. По данным И. Э. Локк (2015), разброс в числе карпелл в цветках *R. maritima* составлял от 4 до 9. Однако, большая часть изученных соцветий соответствовала типичной для этого рода схеме строения цветка и имела четыре карпеллы. При этом Б. Р. Кауль (Kaul, 1993) отмечает, что число тычинок и их положение в цветке не зависит от числа и положения карпелл. Небольшую вариабельность в андроеце констатировали У. Послушный и Р. Саттлер (Posluszny & Sattler, 1974): в одном из изученных цветков они наблюдали abortивную теку тычинки, а в другом цветке тычиночная нить имела, по-видимому, раздвоенный вырост связника. По мнению Д.Д. Соколова и его соавторов (Sokoloff et al., 2006) и И. Э. Локк (2015) различия в числе и строении тычинок *R. maritima* могут зависеть от степени срастания цветков друг с другом. В целом, между разными популяциями одного вида *Ruppia* структура цветка может варьировать в разной степени, что, скорее всего, связано с генетической вариабельностью растений.

Попадая в воду после вскрытия пыльников, часто почти почковидные пыльцевые зерна свободно плавают в воде, постепенно поднимаясь к ее поверхности, и затем попадают на рыльца цветков, находящихся в женской фазе. Если у менее галофильного вида – *R. maritima* – опыление обычно осуществляется в воде и лишь отчасти на ее поверхности, то у *R. cirrhosa* и других видов, обитающих в более соленой (и потому более тяжелой) воде, пыльцевые зерна быстро поднимаются на ее поверхность, где в основном и происходит опыление. Расположению соцветий этих видов руппии во время женской фазы цветков на поверхности воды помогают длинные оси соцветий, спиральные изгибы которых позволяют реагировать на изменения глубины водоемов во время приливов и отливов или во время волнения моря. Кроме

того, эти спиралеобразные оси могут вращать соцветия на поверхности воды, вследствие чего увеличивается возможность контакта их с плавающей пылью. Чаще всего опыление происходит на поверхности воды, но также отмечается и под водой в воздушном пузыре, а для видов с выступающими над водой соцветиями отмечается возможность опыления при помощи ветра (Цвелев, 1981).

Невскрывающиеся односемянные плодики руппий обычно имеют обратногрушевидную форму, сидячие или на плодоножке, симметричные или очень асимметричные; экзокарпий губчатый, быстро разлагающийся; эндокарпий твердый; в апикальной части карпеллы в эндокарпии образуется небольшое отверстие, форма которого имеет диагностическое значение на уровне вида. Таким образом, плоды *Ruppia* – олигомерные костянки Laurus типа с однослойным одревесневшим эндокарпием (Ascherson and Graebner 1907; Terekhin 1985b), так как наружная оболочка у них мясистая и богатая крахмалом, а внутренняя очень твердая. Вероятно, их распространяют рыбы и птицы, использующие в пищу их мясистую оболочку, в то время как твердая косточка проходит через пищевод животных без повреждений (эндозоохория); также отмечается гидрохория (Haynes et al., 1998a). Руппии легко размножаются и вегетативно, с помощью частей корневищ и плавающих побегов, способных укореняться. Зрелые плодики обычно долго сохраняются на материнских побегах и могут вместе с ними перемещаться ветром и морскими течениями на большие расстояния.

С конца XVIII века было описано около 90 видов и разновидностей *Ruppia*. В настоящее время к роду *Ruppia* относят от 8 до 11 видов, в базе данных POWO (2023) признаются 11 видов. Однако проблема идентификации видов внутри рода до сих пор остается нерешенной. Так, *R. maritima* и *R. cirrhosa* считаются наиболее широко распространенными видами (Mannino et al., 2015). Во “Flora Europaea” (Dandy, 1980b) и в “Analytical Flora of Palestine” (Eig et al., 1948) выделяют только 2 вида (*R. maritima* и *R. cirrhosa*) на территории Европы и Палестины соответственно. А по мнению Н. Н. Цвелева

(1979), в Восточной Европе встречается четыре вида: *R. cirrhosa*, *R. maritima*, *R. brachypus*, *R. drepanensis*. В последние годы молекулярно-филогенетические исследования (Ito et al., 2013, 2015, 2017) все чаще опровергают традиционные представления о видах *Ruppia*: было обнаружено большое разнообразие видов руппии (в частности, Средиземноморском регионе), были впервые описаны виды, цветки которых содержат два плодолистика (тогда как для большинства изученных представителей *Ruppia* характерны 4 или 8 плодолистиков) и т. д.

Основным представителем рода, который признают все исследователи, является *Ruppia maritima* – пресноводные или солоноватоводные многолетние травянистые растения. Корневища тонкие, ползучие диаметром 0,8–1 мм, длина междоузлий – 5–10 мм. Стебель тонкий, ветвистый, до 50 см длиной. Листья очередные, нитевидные, линейные, 4–6 см длиной и 0,3–0,5 мм шириной, с одной жилкой, верхушка острая, зубчатая (Цвелев, 1979). Соцветия колосовидные пазушные, с 2 (редко 1 или 3) сближенными обоеполыми цветками, лишенными околоцветника; цветоножки длиной 0,6–20 мм. Цветки погруженные; тычинок 2, сидячие, 0,8–1 мм длины; карпелл 4–10, свободные; завязь, длиной 0,5–1 мм (den Hartog & Kuo, 2006). Плод круглой формы, состоит из 4–10 мелких, 1,7–2,4 мм длиной и 1–1,5 мм шириной (den Hartog & Kuo, 2006), односемянных костянок, располагающихся зонтиковидно на ножках 10–20 мм длиной (Кашина, 1988а). Семя яйцевидное.

Отмечалась возможность опыления ветром цветков руппиевых, если они возвышаются над поверхностью воды. Однако в настоящее время для всех видов этого рода установлена гидрофилия. Попадая в воду после вскрытия пыльников, почковидные пыльцевые зерна часто почти свободно плавают в воде, постепенно поднимаясь к ее поверхности, затем прикрепляются к рыльцам цветков. Если у менее галофильной *Ruppia maritima* опыление обычно осуществляется в воде и лишь отчасти на ее поверхности, то у *R. cirrhosa* и других видов, обитающих в более соленой и плотной воде, пыльцевые зерна быстро поднимаются на ее поверхность, где в основном и происходит опыление (den Hartog & Kuo, 2006).

Вследствие больших морфологических различий между популяциями *Ruppia* и частично из-за различий в окружающей среде, детерминация видов рода все еще неудовлетворительна. Высказывалось мнение о том, что в роде всего один изменчивый вид, но исследования, основанные на изучении живых растений, гербарного материала и анализа хромосом в образцах из Европы (Reese, 1962; Verhoeven, 1979), Австралии (Jacobs & Brock, 1982) и Новой Зеландии (Mason, 1967) показали, что это неверно, и в *Ruppia* было выделено более 10-ти видов. Всё это указывает на необходимость пересмотра таксономической структуры рода (Verhoeven, 1979; Jacobs & Brock, 1982).

### 1.1.3. Cymodoceaceae

В семейство входит 6 родов, включающие 17 видов: *Amphibolis* (2 вида), *Cymodocea* (3 вида), *Halodule* (6 видов), *Oceana* (1 вид), *Syringodium* (2 вида), *Thalassodendron* (3 вида) (POWO, 2023). *Oceana*, единственный вид которого *O. serrulata* ранее включался в род *Cymodocea*, был выделен в отдельный род на основании филогенетических исследований относительно недавно (Govaerts et al., 2021).

Представители семейства Cymodoceaceae – корневищные, многолетние травянистые растения. Ветвление корневища моноподиальное у *Cymodocea*, *Halodule*, *Syringodium*, а у *Amphibolis* и *Thalassodendron* симподиальное; форма корневища цилиндрическая; одревеснение корневища не характерно для большинства видов, за исключением родов *Amphibolis* и *Thalassodendron* (Kuo & McComb, 1998a).

Листорасположение очередное двурядное; листья сидячие; влагалище листа открытое; лигула присутствует; аурикулы присутствуют, но у представителей *Halodule* отсутствуют; интравагинальные чешуйки присутствуют; форма листовой пластинки простая цельная, ремневидная или линейная (у *Syringodium* четырехгранная), параллельнонеровная, верхушка срезанная или двузубчатая у *Thalassodendron*. Листья собраны в базально

уплощенную розетку или скучены на верхушках прямых побегов (*Amphibolis*, *Thalassodendron*). Устьица отсутствуют (Kuo & Kirkman, 1989; Kuo & McComb, 1998a).

Растения двудомные. Цветки одиночные, терминальные на укороченных пазушных побегах, либо цветки в терминальных соцветиях, заключенных в футляровидное покрывало из 4 брактеей (*Amphibolis*, *Thalassodendron*), или собраны в цимозные соцветия (*Syringodium*) (Kuo & McComb, 1998a). Цветки однополые; симметрия цветка не детерминируемая; цветки циклические, димерные, апохламидные. В мужских цветках *Syringodium filiforme* Kütz. развивается «кольцевой валик» – рудимент перианта, а у *Amphibolis* мужской цветок имеет брактеоли, рассматриваемые в качестве фрагментов редуцированного перианта (McConchie et al., 1982; Pettitt et al. 1983; Kuo & McComb, 1998a). Андроцей состоит из 2 (3 у видов *Halodule*) полностью сросшихся латеральными поверхностями тычинок; пыльники тетраспорангиатные, базификсные (у *Amphibolis* и *Thalassodendron* практически сидячие), вскрываются продольными щелями (Kuo & Kirkman, 1987; Kuo & McComb, 1998a). Пыльцевые зерна нитевидные (до 1 мм длины), лишены экзины. Гинецей апокарпный, из 2 карпелл (у *Halodule* мономерный); стилодии цилиндрические, тонкие; рыльце апикальное, нитевидное, однолучевое (*Halodule*) или чаще 2–3(4)–х лучевое; завязь верхняя. Семязачаток один, битегмальный, плацентация (субмаргинально–апикальная); ортотропный. Опыление гипгидрофильное (Kuo & McComb, 1998a). Плод двукостянка (*Cymodocea*), одно–двукостянка (*Amphibolis* и *Thalassodendron*, у второго рода плод окружен мясистой внутренней брактеей), двурешек (*Halodule*, *Syringodium*) или одноорешек (*Halodule*). Вивипария у большинства отсутствует, но описывается у *Amphibolis* и *Thalassodendron* имеет место (Duker et al., 1978; Kuo et al., 1987; Kuo & Kirkman, 1990). Семена с дифференцированным зародышем, лишены эндосперма (Kay, 1971). Диссеминация гидрохорная (плоды *Amphibolis* с 4 твердыми покрытыми тонкими шипиками лопастями могут распространяться эпизоохорно, сочные

брактеоли плодов *Thalassodendron* могут поедаться рыбами), для *Cymodocea nodosa* (Ucria) Asch. характерна автобарохория (McMillan & Bragg, 1987; Kuo & Kirkman, 1989; Cox & Humphries, 1993).

Род *Syringodium* характеризуется травянистым корневищем с моноподиальным ветвлением. Стебли прямостоячие, короткие, несущие цилиндрические листья; листья опадают (Kuo, 1993). Цветки собраны в цимозные соцветия (Kuo & Kirkman, 1989). Морфологические особенности *Halodule* заключаются в том, что корни неразветвленные; листовая пластинка линейная, плоская, узкая (<3 мм) с 3 продольными сосудистыми пучками (Barnabas, 1994). Соцветия 1-цветковые или 2-цветковые; пыльники прикреплены на разной высоте (Kuo & Kirkman, 1989). Плоды *Halodule* – костянки, анатомическая структура которых неизучена (Kuo & McComb, 1998a). Род *Cymodocea*, морфологически схож с *Halodule*, отличается от него тем, что корни разветвленные; листовая пластинка широкая (обычно более 3мм шириной) с 7–17 продольными пучками; пыльники прикреплены на одной высоте (Caye & Meinzies, 1985). *Thalassodendron* сильно отличается от перечисленных выше. Корневище жесткое, одревесневающее; с симподиальным ветвлением; корни жесткие и волокнистые. Прямостоячие стебли удлиненные; неразветвленные или мало разветвленные, край листовой пластинки крупнозубчатый (Barnabas, 1982, 1983). Цветки окружены 4 брактеями; пыльники сидячие; каждый пыльник увенчан 1 придатком. Плоды лишены гребневидных выростов, но с увеличенной внутренней брактеей (Isaac, 1969). Близкий к *Thalassodendron* род *Amphibolis* отличается ветвистыми стеблями, чередующимися через неравные промежутки, ветвящимися корнями в каждом узле (Ducker et al., 1977). Край листовой пластинки гладкий, верхушка листа двузубчатая. Прицветники отсутствуют; каждый пыльник увенчан 2–3 придатками. Для *Thalassodendron* и *Amphibolis* характерны костянки анатомическая структура которых неизучена (Kuo and McComb 1998a) с 4-лопастными, гребневидными выростами (McCochie et al., 1982; Kuo & Kirkman, 1989).



#### 1.1.4. Zosteraceae

В семейство Zosteraceae входит 2 рода, объединяющих 21 вид: *Phyllospadix* (6 видов) и *Zostera* (15 видов). Ранее в семействе выделяли род *Heterozostera* (Den Hartog, 1970), который включал 4 вида растений, в настоящее время относимых к роду *Zostera* (POWO, 2023).

Представители семейства Zosteraceae – однодомные или двудомные, корневищные, многолетние травянистые растения. Корневище цилиндрическое, ползучее, ветвящееся. Ветвление корневища моноподиальное; его одревеснение для большинства видов не характерно, исключением является *Zostera tasmanica* M. Martens ex Asch., имеющая симподиальное одревесневающее корневище и на этом основании иногда выделяемая в род *Heterozostera* (Kuo & McComb, 1998c). При моноподиальном ветвлении в корковом слое 2 сосудистых пучка, в каждом узле 2 или более неразветвленных корня и лист или профилл, в пазухе которого короткий боковой побег, несущий дистально скученные листья. Корни и корневищные листья расположены очередно. При симподиальном ветвлении в корковом слое 4-10 сосудистых пучков, в каждом узле 2 неразветвленных корня или прямостоячий стебель с дистально скученными листьями без корней в узле.

Листорасположение очередное двурядное или декуссатное. Листья сидячие, линейные, параллельнонервные, со слегка зубчатым или снабженным склереидами краем, дифференцированы на влагалище и листовую пластинку, верхушка срезанная. Листовки типа *Myristica* (Iurmanov et al., 2021). Влагалище листа закрытое, за исключением *Phyllospadix* у которого оно открытое; лигула присутствует, однако у *Phyllospadix* отсутствует. Аурикулы присутствуют, кроме некоторых видов *Zostera* (например, *Z. angustifolia* (Hornem.) Reichenb., *Z. asiatica* Miki, *Z. capensis* Setch.); интравагинальные чешуйки размещены в пазухах влагалищ; форма листовой пластинки лентовидная. Сосуды отсутствуют; устьица отсутствуют (Kuo & McComb, 1998c).

Растения *Zostera* преимущественно однодомные, но *Phyllospadix* двудомные (Kuo & McComb, 1998c). Цветки собраны в пазушные соцветия, у *Phyllospadix* соцветия терминальные; соцветия тирзоидные – метелка из вееров из початков, часто редуцированные до 1 веера, ось парциального соцветия частично срастается с рахисом или полностью свободна, или початковидный сложный колос, у *Phyllospadix* – типичный сложный колос; каждое парциальное соцветие состоит из 2–5, но чаще 1 покрывала и приросшей оси с расположенными на дорзальной стороне цветками; покрывало имеет лигулу и 2 аурикулы, более или менее пересекающиеся; исключая типовую секцию рода *Zostera* покрывало несет по краю многочисленные уплощенные зубцы (retinacules); цветки располагаются в 2 вертикальных ряда, чередуясь мужские и женские (*Heterozostera*, *Zostera*), либо только мужские или женские (но со средним рядом редуцированных мужских цветков); брактей при цветке отсутствуют. Цветки однополые; симметрия цветка у *Phyllospadix* актиноморфная, у прочих не детерминируемая; цветки циклические, видимо, базально тримерные, гипогиничные, апохламидные. Андроцей из одной тычинки, но у *Phyllospadix* от двух до четырех; тычинки битегмальные; тычинка представлена бифуркирующей нитью и 2 дорзификсными биспорангиатными пыльниками; пыльники сидячие, экстрорзные, вскрываются продольными щелями, соединены гребневидным выростом; образуют поллинии. Пыльцевые зерна нитевидные, инапертурные, с абортированной экзиной. Гинецей апокарпный, мономерный; карпелла с одним апикальным оттянутым коротким, утолщенным стилодием; рыльце двураздельное апикальное, точечное или пальцевидное; завязь верхняя эллипсовидная или серповидная. Семязачаток один битегмальный, плацентация субмаргинально-апикальная; ориентация семязачатка ортотропная. Семязачаток подвешен на фуникулусе. Опыление эпи- и гипгидрофильное (Cock, 1980).

Морфология и анатомия плодов *Zosteraceae* была нами детально изучена, в результате чего было установлено, что плоды *Zostera* представляют собой листовки *Myristica*-типа, а плоды *Phyllospadix* – костянки *Prunus*-типа

(Iurmanov et al., 2021). Вивипария отсутствует (Kuo & McComb, 1998c). Семя одно, яйцевидное или эллипсовидное; одна трубчатая семядоля, с дифференцированным зародышем; первичный корень не развивается, эндосперм отсутствует (Cock, 1980). Диссеминация гидрохорная (Kuo & McComb, 1998c).

Род *Zostera* характеризуется тем, что его корневищные междоузлия с 2 кортикальными сосудистыми пучками ограничиваются внешней корой, прямостоячие побеги травянистые, не волокнистые, всегда с развивающимися соцветиями. Для видов рода *Zostera*, ранее образывавших род *Heterozostera*, характерны корневищные междоузлия с 4-12 кортикальными сосудистыми пучками, волокна распределены по всей коре, обычно связаны со стелой; прямостоячие побеги длинные, волокнистые, ветвистые и часто образующие новые корневища с проростками молодых растений, но только у старых растений в прямостоячих побегах иногда развиваются соцветия. Род *Phyllospadix* характеризуется толстыми со сконцентрированными междоузлиями корневищами, отсутствием пучков кортикальных волокон, толстостенными кортикальными клетками, короткими и утолщенными корнями, что позволяет ему закрепляться в каменистом субстрате; листовая пластинка утолщена, от плоской до двояковыпуклой (Kuo & McComb, 1998c).

#### 1.1.5. Potamogetonaceae

В настоящее время в базе данных POWO (2023) к семейству Potamogetonaceae относят 5 родов: *Allthenia* F.Petit, *Groenlandia* J.Gay, *Potamogeton* L., *Stuckenia* Börner, *Zannichellia* P.Micheli ex L., включающих около 120 видов. Фенотипическая пластичность является основным источником морфологических вариаций внутри вида *Potamogeton*, оказывая гораздо большее влияние, чем морфологические различия, вызванные различными генотипами (Karlan, 2002). Разделение на группы линейнолистных и широколистных было подтверждено молекулярными анализами (Lindqvist et al.,

2006). Отдельные представители, например, *P. maackianus* легко идентифицируются даже без репродуктивного органа по признакам листьев, в частности, по зубчатым краям листьев (Wiegleb, 1998).

Семейство Potamogetonaceae представлено многолетними или однолетними травянистыми водными растениями с погруженными или плавающими листьями (Haynes et al., 1998c), с корневищами или без них. Многолетние представители чаще всего прикрепляются к субстрату посредством симподиальных корневищ различной длины. От узлов корневищ отходят простые, или реже - разветвленные, корни с длинными корневыми волосками. Стебли, стелющиеся у основания или даже в нижней части, тонкие, от тонких до слегка сжатых, диаметром около 1 мм, сильно разветвленные; туи отсутствуют (*P. maackianus*). Растения обычно остаются прикрепленными к субстрату, но могут отделяться отдельными побегами или частями побегов от родительской особи и свободно плавать в воде, продолжая свое развитие. В оптимальных условиях тропического и субтропического климатов, вегетация продолжается на протяжении всего года, в то время, как во внетропических областях, где водоемы могут замерзать и даже промерзать до самого дна, они адаптировались к холодному периоду посредством сохраняющихся корневищ, нижних частей побегов, а также за счет зимующих почек – сильно укороченных вегетативных побегов с тесно сближенными мелкими листьями и нередко утолщенной осью, формирующихся в пазухах листьев и на верхушках стеблей (Цвелев, 1984).

Побеги, как правило, диморфные. Проксимальные их части – бесхлорофилльные ризомы, а дистальные – зеленые прямостоячие побеги до 6 метров длины, их длина зависит от глубины водоема (Haynes & Holm-Nielsen, 2003). Побеги обычно цилиндрические, однако *Potamogeton compressus* L. и родственные ему виды, образуют сильно сплюснутые с боков побеги, к тому же лентовидно расширенные, что делает их схожими по ширине с линейными листьями. Побеги хрупкие, могут легко отламываться и свободно перемещаться

в толще воды, но вегетация и развитие растения при этом не останавливаются (Цвелев, 1984).

У представителей Potamogetonaceae листья расположены очередно, за исключением *Groenlandia*, у которой в дистальной части побегов от 2 до 16 сильно сближенных почти супротивных или супротивных листьев (Haynes et al., 1998c). Имеются прилистники различной формы и степени срастания друг с другом. Встречаются вентрально вскрывающиеся листовки типа *Illicium* с однослойным одревесневшим эндокарпием, например, у *Zannichellia aschersoniana* (Ascherson and Graebner, 1907). Форма и размер листьев очень изменчивы и часто являются одними из главных диагностических признаков видов (Цвелев, 1984). У большинства видов листья сидячие - от почти нитевидных - узколинейных (у *P. trichoides* Cham. & Schltldl.) до широкоэллиптических (у *P. lucens* L.) и широкояйцевидных со стеблеобъемлющим основанием (у *P. perfoliatus* L.). У плавающих на поверхности воды листьев с эллиптическими или ланцетными пластинками имеются длинные черешки, как, например, у *P. natans* L., в отличие от многочисленных плавающих листьев которого относительно немногочисленные подводные листья имеют узкие, иногда почти полностью редуцированные пластинки. Более широкими подводными листьями, при обязательном наличии плавающих листьев, обладает близкий вид *P. nodosus* Poir.; у *P. gramineus* L. листья ланцетные, преимущественно (а иногда исключительно) подводные и с очень короткими черешками (Цвелев, 1984; Папченков, 1997) в то время, как плавающие листья с эллиптическими пластинками и длинными черешками могут вообще отсутствовать. Короткочерешковые плавающие листья у *P. alpinus* Valb. мало отличаются от подводных, могут полностью отсутствовать. Среди представителей Potamogetonaceae преобладают цельнокрайние листья, но также распространены виды с зубчатыми краем. Кроме того, широко распространенный в России *P. crispus* L. является курчавоволнистым (Цвелев, 1984). Жилкование дуговидное или параллельное, латеральных жилок от 0 до

30, реже больше, поперечные жилки также обычно присутствуют (Haynes & Holm-Nielsen, 2003). Количество жилок у узколистных видов с линейными пластинками используется как диагностический признак (Цвелев, 1984).

Цветки у всех Potamogetonaceae мелкие и сходны по строению (Цвелев, 1984). Они собраны или в простые колосовидные соцветия из 2 супротивных цветков (часто у *Groenlandia*), или в сложные, парциальные соцветия из 3 и более цветков, собранных в корзинку (Haynes et al., 1998c); терминальные или пазушные, прямостоячие или повислые (Haynes & Holm-Nielsen, 2003); имеется кроющий лист – спата, но оси соцветий не имеют брактеей (Цвелев, 1981). Колоски обычно малоцветковые, всего с 2 или 3 мутовками смежных или коротко отстоящих друг от друга противоположных цветков; цветоносы 1-4 см. Иногда непосредственно под соцветием в пазухах сближенных супротивно листьев также развиваются соцветия (Локк, 2015).

Периант простой, из 4 (реже 2) сегментов (Haynes et al., 1998c; Haynes & Holm-Nielsen, 2003). Тычинок обычно четыре (реже 2 или 3), они сидячие или с короткими нитями; противостоят сегментам перианта и срастаются с ними (Haynes & Holm-Nielsen, 2003). Ранее сегменты околоцветника в цветке Potamogetonaceae ошибочно принимали за сильно разросшиеся выросты связников пыльников, однако Р. Саттлер (Sattler, 1965) показал, что заложенные разными зачатками тычинки и сегменты околоцветника срастаются в ходе дальнейшего развития. Пыльники экстрорзные, вскрываются продольной щелью (Haynes et al., 1998c). Пыльцевые зерна овальные или сферические (Haynes & Holm-Nielsen, 2003).

Гинецей состоит из 4, реже 2–5 (7) свободных карпелл, обычно чередующихся с тычинками. У *P. trichoides* в цветке развита только 1 карпелла в то время, как остальные 3 редуцированы. Развитые плодолистики имеют 1 семязачаток и оттянуты на верхушке в более или менее длинный носик, на котором вдоль вентральной борозды на коротком стилодии располагается рыльце, покрытое сосочками (Haynes et al., 1998c).

Во время цветения соцветия значительного большинства видов возвышаются над поверхностью воды (поддерживаются розеткой плавающих листьев или ножками, утолщенными за счет воздухоносной ткани) или лежат на поверхности воды, как у *Coleogeton*, соцветия которого имеют сильно расставленные мутовки цветков. Во время плодоношения соплодия обычно погружаются в воду.

Плод – многокостянка из 1–4 плодиков, реже (например, у *Groenlandia*) многоорешек (Цвелев, 1984) или ягода (Haynes et al., 1998c). У некоторых видов на плодиках развивается киль, вдоль которого образуются шипообразные выросты, например, у дальневосточного *P. cristatus* Regel & Maack. Плодики большинства представителей *Potamogetonaceae* плавают плохо и быстро тонут. Однако, плодики *P. natans*, и близких к нему видов, продолжительное время не тонут и распространяются водой на большие расстояния. Так, например, Исследование ДНК *P. maackianus* показало сходство его представителей у японского, китайского *P. maackianus*, а также представителей из Мьянмы. Тем не менее, детальное географическое распределение не известно (Itoa et al., 2009). Плавающие плодики *Potamogetonaceae* способны фотосинтезировать (Haynes et al., 1998c). Также у *Potamogetonaceae* отмечена эндозоохория (Haynes et al., 1998c). Отличительной чертой орешков *Groenlandia*, по-видимому, является хорошая плавучесть, так как распространяются они преимущественно при помощи водных потоков. Некоторые *Potamogetonaceae* редко образуют плоды или вообще не плодоносят как, например, *P. nodosus* в северной части своего ареала. Морфология *Potamogeton* может заметно различаться в зависимости от степени воздействия внешних факторов, отмечена значительная фенотипическая пластичность признаков (Idestam-Almqvist, 1995). Таким образом, во многих случаях вегетативные способы размножения играют не меньшую роль, чем половое размножение (Цвелев, 1981).

Опыление цветков у большинства *Potamogetonaceae* осуществляется с помощью ветра. В безветренные дни часть пыльцы из вскрывшихся пыльников может высыпаться на вогнутую поверхность сегментов околоцветника и

позднее разноситься ветром. У *Groenlandia* и *P. pectinatus* L. опыление происходит на поверхности воды (Guo & Cook, 1989, 1990). Обычно Potamogetonaceae растут большими колониями, что существенно облегчает опыление. У части видов самоопылению препятствует более или менее выраженная протогиния – более раннее созревание карпелл, причем у некоторых видов, например, у *P. crispus*, две фазы цветения: женская и мужская отчетливо отделены друг от друга по времени (Цвелев, 1981). Имеются наблюдения, что цветки некоторых Potamogetonaceae, находясь под водой, способны самоопыляться клейстогамно. На экине пыльцевых зерен *P. nodosus* и *P. natans* был обнаружен полленкитт («пыльцевой клей» – адгезивный материал) в малом количестве, это дает основание предполагать, что ранее представители Potamogetonaceae опылялись насекомыми, на тело которых прилипали пыльцевые зерна (Daumann, 1963). Опылителями Potamogetonaceae могут быть также улитки и некоторые насекомые, поедающие пыльцу. Виды Potamogetonaceae, опыляющихся на поверхности воды, имеют более длинные сосочки на рыльцах, чем анемофильные виды (Цвелев, 1981).

Состав рода Potamogeton определялся разными исследователями по-разному. Еще в конце XIX – начале XX века высказывались предложения (Gay, 1854; Börner, 1912 цит. по Ceccarelli et al., 2008) о выделении из состава Potamogeton двух родов: *Stuckenia* (по наличию влагалищных листьев) и *Groenlandia* (по двухцветковому соцветию и супротивным листьям), но только в последние 25 лет, опираясь на полученные данные морфологических, молекулярно-филогенетических и хромосомных исследований, некоторые ученые поддержали выделение этих родов (Цвелев, 2000; Les & Tippery, 2013; Wiegleb & Kaplan, 1998). У. Послушный и Р. Саттлер (Posluszny & Sattler, 1973) не признавали обособление рода Groenlandia из состава Potamogeton. Другие специалисты (Цвелев, 1979; Юзепчук, 1934; Tomlinson, 1982), выделяя род Groenlandia, не признавали обособление рода Stuckenia. Некоторые авторы (Папченков и др., 2014; Ceccarelli et al., 2008; Singh, 1965; Uhl, 1947) также не поддерживали выделение рода Stuckenia из состава Potamogeton. И. Э. Локк



(2015) считает, что узкое понимание рода *Potamogeton* не противоречит молекулярно-филогенетическим данным, полученным в результате комбинированного анализа участков ядерной (5S-NTS) и хлоропластной ДНК (*trnL* + *psbA-trnH*), по которым виды, выделяемые в род *Stuckenia*, образуют одну общую кладу, сестринскую по отношению к *Potamogeton* s.str., а *Groenlandia* занимает сестринское положение по отношению к *Potamogeton* s.str. + *Stuckenia*. На выделение *Groenlandia* в самостоятельный род указывает ряд особенностей: листья расположены супротивно, отсутствуют прилистники, соцветия – двухцветковые колоски, плод – костянка, зимующие почки отличаются от таковых у *Potamogeton*, гаплоидное число хромосом  $n=15$  (у *Potamogeton* –  $n=13$ , иногда  $n=14$ ) (Wiegleb & Kaplan 1998).

*Stuckenia* отличается особым типом опыления. Для нее, в отличие от видов *Potamogeton* с анемофилией, характерна гидрофилия, а также наличие влагалищных листьев (Wiegleb & Kaplan, 1998). По мнению А. А. Мяземца (1979) при широком понимании внутри *Potamogeton* s.str. или подрода *Potamogeton* возможно выделить 3 секции: *Potamogeton* (включает многолетние растения с 2 типами листьев и округлыми стеблями), *Graminifolii* (однолетние растения с погруженными листьями и зимующими почками), *Batrachoseris* (включает только 1 вид - *P. crispus*, многолетнее растение с погруженными листьями, четырехгранным сплюснутым стеблем и особым строением гинцея).

В целом же к роду *Potamogeton* относят от 69 (Wiegleb & Kaplan, 1998) до 88 видов (POWO, 2023). Все они являются многолетними пресно- или солоноватоводными растениями с ползучими симподиальными корневищами и столонами, различного внешнего вида с возвышающимися над поверхностью воды колосовидными соцветиями (Цвелев, 1982). Облиственные стебли имеют длину от 10 см до 6 м, что обусловлено в первую очередь глубиной воды и другими внешними условиями. В ответ на снижение температуры и продолжительности светового дня представители рода способны производить из модифицированных верхушек побегов морозостойкие турионы (зимующие почки), которые функционируют как запасные органы, они богаты сахарами

и крахмалом. Турионы также являются способом распространения растений. Они могут переноситься на столонах корневища, на стебле или на самом корневище.

Растения рода *Potamogeton* могут быть либо широколистными (*P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. alpinus*, *P. crispus*), либо линейнолистными (*P. rutilus* Wolfg., *P. compressus* L. и *P. berchtoldii* Fieber). Листья очередные, часто погружены в воду или плавающие, сидячие или черешчатые, как правило, с трубчатым влагалищем у основания и пазушными прилистниками. Цветок некоторых видов *Potamogeton* не имеет брактей, а у других видов, например, у *P. lucens* и *P. natans*, брактя может быть развита в виде небольшой малозаметной чешуйки (Sokoloff et al., 2006). Цветок, как правило обоеполый, актиноморфный, имеющий два трансверзальных и два медианных свободных мясистых сегмента перианта, четыре тычинки, противоположащие сегментам перианта. Пыльники сидячие или почти сидячие и прикреплены к выростам сегментов перианта, составляя единое целое с ними и располагаясь непосредственно над ними (Цвелев, 1982). Карпелл чаще всего четыре, свободных, чередующихся с тычинками, иногда встречаются цветки с большим или меньшим числом карпелл (Charlton & Posluszny, 1991). У *Potamogeton* цветки на оси соцветия закладываются в акропетальной последовательности (Remizowa et al., 2013). Примордии цветков, входящих в состав одной мутовки, появляются одновременно и на одном уровне. При нарушении кругового расположения цветки закладываются спирально. Верхушечная меристема соцветия замирает (тогда формируется типичный открытый колос), либо преобразуется в терминальную цветкоподобную или трубчатую структуру (Ремизова, 2008; Sokoloff et al., 2006). Многими исследователями детально описан процесс развития соцветия и цветка у разных видов *Potamogeton*: *Potamogeton richardsonii* (A. Benn.) Rydb. (Локк, 2015; Posluszny & Sattler, 1974); *P. crispus* (Hegelmaier, 1870; Remizowa et al., 2013); *P. compressus* L., *P. berchtoldii* Fieber, *P. epigidrus* Rafin. (Charlton & Posluszny, 1991); *P. distinctus* A. Benn. (Sun et al., 2000); *P. illinoensis* Morogon, *P. polygonus* Cham et. Schldl., *P.*

*pusillis* L. (Nunes et al., 2012); *P. zosteriformis* Fernald (Posluszny, 1981); *P. natans* L. (Remizowa et al., 2013); *P. lucens* L. (Remizowa et al., 2013; Charlton & Posluszny, 1991).

По строению расположенных у основания листьев прилистниковидных придатков, обычно принимаемых за прилистники, все рдестовые, по мнению Н. Н. Цвелева (1982), можно разделить на три неодинаковые по объему группы. К первой принадлежит значительное большинство рдестов, составляющих подрод рдест (*Potamogeton*); у них прилистники срастаются друг с другом, образуя охватывающий стебель футляр, расположенный в пазухе листа и расщепленный с противоположной ему стороны. У видов этой группы листья не имеют влагалищ. Вторую группу образуют относительно немногочисленные виды рдестов из подрода колеогетон (*Coleogeton*), в том числе широко распространенный на территории нашей страны *P. pectinatus*. У этих видов прилистники почти по всей своей длине прирастают к нижней части листьев, образуя довольно длинные трубкообразные влагалища, которые могут быть расщепленными со стороны, противоположной листу (у *P. pectinatus*), или замкнутыми (у *P. filiformis*). Существуют немногие переходные между обеими группами виды: с короткими влагалищами листьев, к ним принадлежат дальневосточный *P. maackianus* A. Benn. и североамериканский *P. robbinsii* Oakes, у которого верхние свободные части прилистников выступают над основанием листовой пластинки в виде двух длинных и острых зубцов. К третьей группе принадлежит только род гренландия (*Groenlandia*), у представителей которого два почти свободных прилистника имеют лишь листья, расположенные у основания оси соцветия, а остальные листья вообще лишены прилистников. Кроме прилистников, в пазухах листьев большинства рдестов расположены еще очень мелкие внутривлагалищные чешуйки с выделяющими слизь железками.

Морфология репродуктивных органов *Potamogeton s.l.* разными авторами трактуется по-разному. Так, А. Л. Тахтаджян (1966, 1987) считал, что у *Potamogeton* развиваются цветки с 4 сегментами перианта, 4 тычинками и 4

карпеллами. Именно эта точка зрения на сегодня является наиболее распространенной. Другое мнение состоит в том, что для цветка рдеста характерны 4 тычинки и 4 карпеллы, и он не имеет перианта, а наблюдаемые структуры – это выросты связника. Возможно, компактное соцветие (псевданций) у представителей рода *Potamogeton* состоит из редуцированных однополых цветков. Каждая тычинка представляет собой отдельный голый мужской цветок, сидящий в пазухе кроющего листа; а все 4 карпеллы – это один женский цветок или 4 отдельных женских цветка (Miki, 1937).

Чаще всего для парциального соцветия *Potamogeton* характерен мутовчатый филлотаксис (3–5 цветков в мутовке), редко спиральный (Charlton & Posluszny, 1991; Tomlinson, 1982; Цвелев, 1982). Известны вариации в числе членов цветка: наиболее частыми аномалиями являются двухчленный или трехчленный гинецей, сочетающиеся с четырехчленным андроцеом и периантом, а также полностью трехчленные цветки; в цветках *P. lucens* отмечалось 4 сегмента перианта и от 4 до 6 карпелл (Posluszny & Sattler, 1974; Charlton & Posluszny, 1991).

Мелколистные рдесты как правило диплоидны. Так, *P. trichoides* и *P. pusillus* L. с  $2n = 26$  или *P. acutifolius* Link ex Roem. & Schult. и *P. compressus* с  $2n = 28$ . Широколистные виды рдестов в большинстве своем тетраплоидные (например, с  $2n = 52$  *P. praelongus* Wulfen и *alpinus*), но встречаются также диплоидные (*P. coloratus* Hornem.) и октаплоидные (*P. illinoensis* с  $2n = 104$ ) виды.

Представители Potamogetonaceae обладают высокой полиморфностью и высокой гибридогенной активностью (Юзепчук, 1934; Мязметс, 1979; Папченков, 1997). Гибридные образцы имеют промежуточную морфологию между *P. gramineus* и *P. lucens*: это либо характерные признаки двух видов в погруженных листьях; длина лопасти, ширина лопасти, длина черешка, длина прилистника и количество ответвлений от главного стебля в образцах гибрида были промежуточными между у *P. lucens* и у *P. gramineus*. Иногда наблюдались плотно набитые плоды, вероятно, свидетельствующие о зрелости (Shutoh,

2020). Поэтому в их растительных сообществах велика доля гибридов, которые по продуктивности могут превосходить родительские виды и составлять основу первичной продукции на отдельных участках рек. Так, в европейской части России широко распространены гибриды, формирующие плотные монодоминантные заросли: *P. lucens* L., *P. natans* L., *P. perfoliatus* L., *P. × angustifolius* J. Presl, *P. × nitens* Weber, *P. × salicifolius* Wofg., *P. × sparganiifolius* Laest. ex Fr. (Chemeris & Bobrov, 2020).

Каплан (2008) выделил из состава *Potamogeton* в качестве самостоятельного рода *Stuckenia* Börner (включает в себя 7 подтвержденных видов (POWO, 2023)), проведя в Азии ревизию таксономии семейства *Potamogetonaceae* и обосновав это молекулярными исследованиями (Kaplan, 2008). Представители рода *Stuckenia* (синоним *Coleogeton* (Rchb.) Les & R.R. Haynes) – это, как правило, многолетние травянистые водные (обитающие в воде с разной степенью солености, от пресной до соленой) погруженные растения, хорошо приспособленные к существованию в различных условиях, а также способные к активному росту и образованию несколько форм в водотоках и водоемах различного типа с нестабильными водными характеристиками: течение, паводки, межень; разная глубина, освещенность, проточность (Chemeris & Bobrov, 2020). Растения этого рода имеют неразветвленное корневище длиной 3–6 см с корневыми волосками и укореняются на дне водоема; зимуют, как правило, в виде крахмалистых клубней. Стебель удлинённый, побеги от 0,2 до 2,0 м, несжатые; молодые побеги изогнуты зигзагообразно. Листья длиной 4–12 см, преимущественно узколинейные, реже нитчатые, в поперечном сечении эллиптические, с длинным влагалищем, плотно охватывающим стебель. Листья и стебли имеют, обычно красноватый оттенок. *Stuckenia* имеет сходную с *Potamogeton* структуру соцветий и цветков. Соцветия малоцветковые с характерными расставленными мутовками, цветение происходит под водой или на поверхности воды; плоды – семечки.

*Potamogeton densa* относительно недавно был выделен в самостоятельный монотипный род *Groenlandia* (Guo, 1990). Он представлен одним видом *Groenlandia densa* (L.) Fourr. Это многолетние травянистые водные погруженные растения длиной 30–40 см с ползучим ветвистым корневищем, которое имеет неразветвленные корни (5–8 см) и корневые волоски, отрастающие из пазух листа; стебли цилиндрические, длиной от 10 до 70 см, дихотомически ветвистые; междоузлия короткие или удлиненные (1–6 см); листья прозрачные погруженные, длиной 8–35 см, яйцевидно-ланцетные, острые или тупые, суженные кверху; преимущественно супротивные, реже мутовчатые (по 3), имеют 37 жилок; сидячие, основание полустеблеобъемлющее; без влагалищ и прилистников; цветки обоеполые, актиноморфные; соцветие колосовидное длиной 1,5–5 см имеет шаровидно-яйцевидную или шарообразную форму; цветков мало (от 2 до 48). Периант состоит из 4 свободных сегментов. Тычинок 4, с выростом связника треугольной формы; пыльники почти сидячие. Гинецей апокарпный, из 4 карпелл; рыльца сидячие.

Соцветия с плодами очень слабые, отгибаются книзу; рыльце образует газовый пузырь, на поверхность которого с пыльников переходят пыльцевые зерна; плод состоит из 1–4 односемянных орешков длиной 2,5–3 мм и шириной 2 мм, округло-почковидной формы, которые приплюснуты с боков, имеют изогнутый носик (0,2–0,5 мм) и киль на спинке (Les & Tipperly, 2013).

Еще одним родом семейства Potamogetonaceae является *Zannichellia P. Micheli* ex L., который представлен 6 видами (POWO, 2023). Это преимущественно многолетние полностью погруженные в воду травянистые растения, закрепленные на дне тонкими и слабыми ползучими корневищами с корневыми волосками от 3 до 6 см, иногда могут существовать и развиваться как свободно плавающие. Стебли тонкие неразветвленные прямостоячие от 5 до 40 см, могут длительно существовать, иногда распадаются на зиму. Листья прозрачные, линейные, как правило супротивные, длиной от 2 до 10 см. Цветки однополые, на одном растении собраны мужские и женские цветки; мужской цветок имеет одну тычинку, периант отсутствует; в женском цветке периант

колокольчатой формы; от 3 до 8 карпелл; рыльца длинные. Плоды преимущественно длиной 4-6 мм и представляют собой семянки банановидной формы (Юзепчук, 1934; Цвелёв, 1979; Talavera et al., 1986), а у *Zannichellia* (исключая *Zannichellia aschersoniana*) - костянки типа Laurus с однослойным одревесневшим эндокарпием (Terekhin 1985a).

Галофильный род *Althenia* включает 9 видов. Представители этого рода являются погруженными водными травянистыми растениями, преимущественно многолетними, реже однолетними, с тонкими длинными корневищами. Стебли тонкие, нитевидные, длиной до 20 см, в верхней части свободно плавающие. Листья очередные, тонкие, шириной не более 0,1 мм, длиной от 1,5 до 3 см, нитевидные. Листовки вентрально вскрывающиеся типа *Plisium* с однослойным одревесневшим эндокарпием. Цветки мелкие, однополые, расположены на верхушках побега; мужской цветок имеет одну тычинку и чашевидный трех-зубчатый (из 3 сегментов) периант, а также своеобразные нитевидные концевые структуры у соцветия; для женского цветка характерны 3 свободных карпеллы. Плод – орешек, узкий, с кожистой оболочкой, эллипсовидной формы, длиной до 2 мм, с ножкой и носиком (Цвелев, 1979; Кашина, 1988б; Ascherson and Graebner, 1907).

Представители рода *Althenia* имеют значительные внутривидовые вариации молекулярных признаков (Соколов, 2019; Ito et al., 2016). Так, альтения нитевидная (*A. filiformis* F.Petit) встречается только в горько-соленых озерах, и в пределах данного вида наблюдается корреляция между строением плодиков и уровнем солености воды: чем более соленая вода в водоеме, тем ножки плодиков и их стилодии оказываются длиннее; вероятно, это связано с особенностями опыления в соленой воде.

В настоящее время признается точка зрения, что род *Althenia* включает девять видов (Macfarlane et al., 2017): *A. australis* (J. Drumm. ex Harvey) Asch., *A. cylindrocarpa* (Körn. ex Müll. Berol.) Asch., *A. hearnii* T.Macfarlane et D.D.Sokoloff, *A. marina* (E.L.Robertson) Yu Ito, *A. patentifolia* (E.L. Robertson) T.Macfarlane et D.D.Sokoloff, *A. preissii* (Lehm.) Asch. ex Graebn), *A. bilocularis* (Kirk) Cockayne, *A. filiformis* F.Petit, *A. orientalis* (Tzvel.) García-Mur. & Talavera.

## 1.2. Систематика высших Alismatales

Порядок Alismatales, в состав которого входят гидро- и гелофиты, считается одним из рано дивергировавших порядков однодольных растений (Soltis et al., 2005; Du & Wang, 2016). Его объем был существенно пересмотрен на основе молекулярно-филогенетических данных (например, APG I, 1998; Li & Zhou, 2009; Petersen et al., 2016; Ross et al., 2016). Система “Angiosperm Phylogeny Group” (APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; APG IV, 2016) была создана на основе ряда филогенетических схем, в особенности тех, которые построены в ходе анализа нуклеотидных последовательностей трех участков ДНК (18S rDNA, *rbcL* и *atpB*) в большой выборке покрытосеменных растений. В первом варианте система APG (1998) включала 462 семейства, собранных в 40 предположительно монофилетических порядков и несколько монофилетических групп более высокого ранга. В следующих вариантах системы (APG II, 2003; APG III, 2009; APG IV, 2016) были учтены дополнительные молекулярно-филогенетические данные, что привело к уточнению объема некоторых семейств и добавлению небольшого числа новых порядков и семейств. В системе APG IV (2016), отражающей взаимоотношения между порядками покрытосеменных растений, первая дихотомия на филогенетическом древе однодольных растений разделила порядок Acorales (с единственным семейством Acoraceae и одним родом *Acorus*) и всех прочих однодольных, среди которых порядок Alismatales представляет собой сестринскую группу по отношению к большой кладе, объединяющей остальные порядки Monocotyledones. Порядок Alismatales согласно APG IV включает все семейства, отнесенные в системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) к надпорядку Alismatanae, а также семейства Tofieldiaceae и Araceae (включая Lemnaceae), представители которых отнесены в системе А. Л. Тахтаджяна к надпорядку Aranae. Система APG IV отличается от системы Тахтаджяна и многих других авторов в целом более широким объемом большинства порядков и семейств. В частности, в пределах подкласса Alismatidae А. Л. Тахтаджян



выделял порядки Hydrocharitales, Alismatales, Potamogetonales, которые в системе APG включены в состав Alismatales. Также семейства Zannichelliaceae и Najadaceae, выделяемые А. Л. Тахтаджяном в его работах (1966, 1987, 2009), в системе APG включены в состав семейств Potamogetonaceae и Hydrocharitaceae соответственно. Объекты нашего исследования относятся к терминальной («высшей») группе семейств порядка Alismatales «sensu APG IV», это семейства Posidoniaceae, Ruppiaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae, Potamogetonaceae. В настоящее время семейство Ruppiaceae признается как отдельное (APG IV, 2016), но некоторые исследователи считали его подсемейством Potamogetonaceae (Jacobs & Brock, 1982, 2011).

Другая система, построенная преимущественно на морфологических данных, предложена А. Кронквистом (Cronquist, 1988). В ней в составе подкласса Alismatidae принят порядок Najadales, в который включены семейства Arnogetonaceae, Scheuchzeriaceae, Juncaginaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Najadaceae, Zannichelliaceae, Posidoniaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae. Таким образом, интересующие нас семейства также объединены в один порядок, но не в тот, который указан в системах А. Л. Тахтаджяна (Najadales) (Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 2009). В порядок Alismatales А. Кронквист включал 3 других семейства: Butomaceae, Limnocharitaceae, Alismataceae. Эволюционная история порядка Najadales показывает, как происходила редукция цветка вследствие адаптации к водным условиям жизни (Cronquist, 1988).

### 1.3. Экология высших Alismatales

#### 1.3.1. Морские высшие Alismatales

Высшие Alismatales представлены как морскими травами – растениями, обитающими в морях, жизненный цикл которых полностью происходит под водной поверхностью, так и пресноводными и солоноватоводными растениями.

К числу морских трав относятся семейства *Zosteraceae*, *Posidoniaceae*, *Cymodoceaceae* и, отчасти, *Ruppiceae* (Short et al., 2007), а также некоторые другие (Блинова et al., 2014). Принадлежность некоторых видов к морским травам вызывает разногласия, потому что существуют промежуточные варианты, - то есть растения, которые обычно растут в солоноватой воде, но могут жить и в море. Кроме того, определенные процессы у них происходят не только под водой, но и над поверхностью. Не вызывает сомнений принадлежность к морским травам растений из первых трёх перечисленных выше семейств.

Морские травы могут произрастать как в приливно-отливной зоне, так и на сублиторали. В приливно-отливной зоне такие растения могут быть представлены небольшими формами и группироваться в сообщества, а в сублиторальной части морские травы могут формировать целые «подводные «луга», занимая существенные площади и включать в состав сообществ довольно крупные растения, которые физически поддерживаются водой. Такие часто формируют подобие дерновины, доминируют в своей среде обитания и стабилизируют отложения, в которых произрастают (Duarte, 2001).

Морские травы растут в устьях рек, заливах, лагунах, на банках и отмелях. Они предпочитают спокойные воды, но могут распространяться и в районах с быстрым течением (Duarte, 1995; Hemminga & Duarte, 2000). Так, например, *Halodule* (*H. wrightii*) широко распространен в Карибском бассейне – на Кубе и малых Антильских островах. Вдоль побережья Южной Америки он пересекает устье реки Амазонки и простирается на юг вдоль побережья Бразилии. На юге Бразилии этот вид замещается *H. emarginata* (здесь и далее - цит. по Larkum A.W.D. et al., 2006). Обычно морские травы растут в местах с песчаным или илистым дном, реже – на каменистом субстрате (Hogarth, 2015). Некоторые морские травы – растения с выраженной сезонностью, зимой вегетативные части отмирают, а весной снова отрастают (Вехов, 1992; Frost et al., 1999). Главными факторами, влияющими на рост и размножение морских трав, по причине необходимости специфического светового режима для

фотосинтеза (Dennison, 1987), являются свет, глубина и прозрачность воды. Мутность и глубина снижают проникновение света, что определяет границы роста морских трав. В Северном море, например, они обычно растут до глубины 4 метров, но в наименее мутных водах залива Вентри на юго-западе Ирландии, *Zostera* произрастает на глубине до 13 метров. На западном побережье Северной Америки максимальная глубина распространения растений – 6,5 метров, однако в районе Калифорнии глубина возрастает до 30 метров. *Posidonia australis* Hook. f. может образовывать подводные «луга» на глубинах до 50 метров; максимальная глубина, на которой обнаруживались морские травы, составляет 90 м (Duarte, 1991).

Большая часть морских трав не переносит опреснения воды и с трудом приспосабливаются к изменениям солености (Lirman & Cropper, 2003). Но есть и исключения. Относительно устойчивым к смене солености является *Zostera marina* L., которая приспосабливается к сменам солености от 10 до 39 ‰. При этом максимальная жизнеспособность репродуктивных побегов *Zostera marina* достигается в почти пресных условиях (Bernard et al., 2005). Это же растение имеет большой, нехарактерный для прочих видов морских трав, диапазон температур допустимых для роста – от 5 до 30°C, но зона оптимума лежит между 10 и 15°C (Bernard et al., 2005).

Цветки морских трав адаптированы для эффективного опыления в водной среде (Kuo & McComb, 1989). Строение пыльцевого зерна существенно облегчает возможность контакта их с рыльцами. У *Zostera* преобладает перекрестное опыление благодаря протогинии, а в роде *Phyllospadix* благодаря двудомности (Billingham et al., 2003). Структура цветка представителей семейства Zosteraceae имеет существенные различия и трудна для интерпретации. Так, репродуктивные структуры располагаются в два ряда вдоль плоской, похожей на язык лопатки: сначала образуются ретинакулы (околоцветниковидные структуры), затем пыльники, состоящие из двух биспорангиальных чешуек, которые соединяются соединительной тканью. Единый примордиум формируется у *P. scouleri*, два отдельных примордия

формируются у *P. scouleri*. Гинекомастия, состоящая из однослойного яичника, формируется последней. Пыльники появляются первыми, однако не развиваются до зрелости, оставаясь на лопатке в виде небольших остаточных структур, до момента созревания гинеций. Возможно рассматривать отдельные цветочные единицы как часть сложного соцветия. Развитые сетчатки и остаточные тычинки на женских соцветиях делают *Phyllospadix* более производным, чем *Zostera* (Soros-Pottruff & Posluszny, 1994).

Плотность нитей пыльцы, больше похожей на гибкие трубочки, дает им оставаться в толще воды и не всплывать несколько дней. Такие пыльцевые зерна, плавая в толще воды, могут закручиваться вокруг выступающих из влагалищ кроющих листьев рылец, а у видов с замкнутыми влагалищами кроющих листьев они (листья) перед цветением расщепляются (Ackerman, 1995). Опыление чаще всего происходит под водой, но у видов, растущих на мелководьях, в приливно-отливной зоне отмечается также опыление на поверхности воды, когда плывущие пыльцевые зерна касаются хотя бы временно выступающих из воды рылец (Ducker & Knox, 1976). Фенологические закономерности большинства таксонов хорошо известны. Так, большинство родов размножаются весной и летом (при увеличении продолжительности дня и повышении температуры воды), например: *Thalassia*, *Halophila*, *Syringodium*, *Halodule*, *Cymodocea*, *Thalassodendron*, *Phyllospadix*, *Nanozostera*, *Zostera*, однако ряд видов цветет осенью и зимой или размножается в течение всего года. Конечно, есть и исключения, особенно характерные для тропических видов. У *Zostera* после оплодотворения семя развивается внутри тонкого перикарпии, а полость плодика частично заполнена воздухом. Семена *Zostera*, как правило, разносятся течением и на лапах птиц на небольшие расстояния. Для цветения и прорастания семян требуются температуры выше 15°C, поэтому размножение семенами не играет большой роли для *Zostera marina* в северных широтах. У *Posidonia* же из карпеллы формируется костянкovidный плод с мясистым перикарпием, напоминающем недозрелый плод маслины (Kuo & McComb, 1998b). Такие плоды довольно долго плавают в толще воды и только

после разрушения околоплодника падают на дно и прорастают (McMillan & Bragg, 1987). Они распространяются также эндозоохорно, мясистый перикарпий служит пищей для рыб и водоплавающих птиц (Duffy, 2006). Нередко костанковидный плод имеет неизвестную структуру перикарпия, как, например, у *Cymodocea* (Kuo and McComb 1998a). Однако обычно морские травы размножаются вегетативно, с помощью разносимых водой частей корневищ и отдельных побегов, которые способны легко укореняться (Caye & Meinzie, 1985; Di Carlo et al., 2005; Jahnke et al., 2016). Также диаспорами могут служить легко обламывающиеся у своего основания плодоносящие соцветия с сохраняющимися на них плодами (Larkum et al., 1989; Kuo & McComb, 1998b). У некоторых видов отмечена вивипария (Phillips & McRoy, 1981; Hogarth, 2015). Замечательно, что вивипария также характерна для мангровых растений, что подтверждает их экологическую близость с морскими травами, с которыми мангры образуют тесно связанные и сложно структурированные «соседские» сообщества (Hogarth, 2015; Tomlinson, 2016). Отмечены временные различия и в фенологии цветения, существующие в локальных масштабах. Это характерно для таксонов, у которых цветение периодическое, редкое и/или у которых репродуктивные органы не были описаны (например, *Cymodocea angustata* Osterfeld, *Halodule beaudettei* den Hartog, *Halodule bermudensis* den Hartog, *Halodule emarginata* den Hartog, *Halophila johnsonii* Eiseman и некоторые другие) (Hartog, 1970).

Морские травы очень чувствительны к антропогенному воздействию на окружающую среду, поэтому многие исследования затрагивают эти вопросы (Duarte, 2002; Short et al., 2011). В первую очередь изучаются прибрежные воды вблизи крупных населённых пунктов, которые увеличивают мутность воды и меняют ее химический и физический состав (Coleman & Williams, 2002; Borum et al., 2004; Orth, 2006). За последнее десятилетие исчезло около 30 000 км<sup>2</sup> «морских лугов», в первую очередь из-за эвтрофикации, механического разрушения среды обитания и чрезмерного промысла (Waicott & Williams, 2006). На морские травы негативно влияют следующие антропогенные

факторы: загрязнение удобрениями (в первую очередь содержащими азот и фосфор), сточными водами, органикой, что ведет к чрезмерному росту свободноплавающих макро- и микроводорослей, блокирующих свет, а также прямой контакт с горюче-смазочными материалами, который ведет к потере листьев (Duarte, 2002). Весомую угрозу несут стоки гербицидов (Haynes et al., 2000). Добыча листьев морских трав нарушает их целостность и ведёт к исчезновению участков «морских лугов»: при добыче листьев путем срезания поврежденные части побегов рубцуются и перестают расти, что ведет к появлению участков, недоступных для восстановления, так как те заняты корневыми системами погибших особей (Unsworth et al., 2015). Активное судоходство, в том числе и маломерных судов, кроме непосредственного механического повреждения «морских лугов» винтами и якорями, вызывает взмучивание отложений и эрозию береговой линии, которая ухудшает прозрачность воды (Burdick & Short, 1999). Из-за такой чувствительности морские травы могут использоваться в качестве индикатора деградации прибрежных морских экосистем в результате интенсивной антропогенной деятельности. Несмотря на негативные антропогенные воздействия районы распространения «морских лугов» все еще сохраняют свое природное происхождение. Единственные изменения, имеющие антропогенный характер, относятся к *Zostera japonica* Asch. & Graebn., которая была случайно занесена в Тихоокеанский регион Северной Америки из прибрежных вод Дальнего Востока, и которая продолжает расширять в новом регионе область распространения (Harrison, 1976; Bigley & Barreca, 1982).

Основным биогенным фактором, угрожающим морским травам, являются болезни. В частности, видам рода *Zostera* угрожает болезнь, вызванная морскими слизевиками *Labyrinthula zosterae* Watson (Kuo & McComb, 1998c). Она распространяется через контакт листьев. Из-за слизевиков появляются коричневые пятна на листьях, и растение погибает из-за снижения фотосинтеза. Эта болезнь привела в 1850–х годах к уничтожению 90% площадей *Zostera* на побережье Калифорнии (Kuo & McComb, 1998c). В 1930-е годы популяции

*Zostera marina* сильно пострадали от *Labyrinthula zosterae* на Атлантическом побережье Северной Америки и Европы (Cottam, 1935). Эта болезнь, в конце концов, привела к исчезновению большей части морских трав в Северной Атлантике, что отразилось на различных животных (Kuo & McComb, 1998c). *Lulworthia medusa* Cribb, J.W. Cribb, Ellis, Everh. и *Ophilbolus maritimus* Sacc. также были обнаружены в *Zostera marina*, но, по общему мнению, никак не были связаны с массовой гибелью этих растений (Den Hartog, 1970). У рода *Halodule* паразитический гриб *Plasmodiophora diplantherae* (Ferd. & Winge) Ivimey Cook (Plasmodiophoraceae) вызывает воспаление междуузлий (Kuo & McComb, 1998c). Корневища *Posidonia oceanica* часто подвергаются заражению сордариомицетами *Halotthia posidoniae* (Durieu & Montagne) Kohlmeyer, а также, реже, *Pontoporeia bilurbinata* (Durien & Montagne) Kohlmeyer, что вызывает массовую гибель растений (Kuo & McComb, 1998).

Морские травы образуют небольшие изолированные «поляны» и большие «луга», крупнейший из которых был обнаружен в 2006 году: колония *Posidonia oceanica* (L.) Delile к югу от острова Ивиса. Диаметр колонии – 8 километров (Duarte et al., 2006). Такие «луга» меняют среду вокруг себя, дают укрытия и пищу для животных (Unsworth et al., 2015), так что их можно рассматривать как средообразователей. Они являются важными поглотителями углерода, на них приходится около 10% от общего объема поглощения углерода в атмосфере. Ежегодно сообщества морских трав, вероятно, секвестрируют около 27,4 миллионов тонн CO<sub>2</sub> (Short & Neckles, 1999; Touchette & Burkholder, 2000). Хотя точные подсчёты такого рода затруднены неполнотой информации о распространении и обилии морских трав. По той же причине трудно проследить воздействие изменений климата на них (Rock & Daru, 2021). Морские травы могут удалять различные болезнетворные микроорганизмы из морской воды, такие как *Enterococcus*. Подводные луга и выбросы большой массы отделившихся штормами частей трав могут даже оказывать влияние на состояние берегов (Vacchi et al., 2017). Отмершие и живые части морских трав (корни, розетки, листья) выполняют множество экологических функций, таких

как стабилизация морского дна, очистка прибрежных вод. Листья замедляют водные потоки, увеличивают седиментацию. Морские травы могут составлять основу пищевой сети (Nakaoka, 2005). Также они производят разлагающееся растительное вещество – детрит, основной компонент пищевой цепи бактерий, грибов, мелких беспозвоночных, которые в свою очередь являются источником пищи для моллюсков, ракообразных, рыб (Jernakoff & Nielsen, 1997; Irlandi & Peterson, 1991). Сообщества морских трав представляют собой весьма разнообразные и продуктивные экосистемы и могут содержать сотни сопутствующих видов (Nagelkerken & van der Velde, 2004). Такие сообщества поддерживают биоразнообразие во всей акватории, в разных районах до 80% видов рыб имеют связь с этими сообществами хотя бы во время одной из стадий своего жизненного цикла (Thomson et al., 2002). Подушки морских трав привлекают как молодь, так и взрослых рыб, свободноживущих макро- и микроводорослей, моллюсков и червей (Bologna & Neck, 1999). Несмотря на то, что из-за высокого содержания целлюлозы морские травы мало питательны, они дают пищу многим животным: зеленым черепахам, дюгоням, ламантинам, гусям, лебедям, уткам, крабам, омарам, морским ежам (Randall, 1965; Thayer et al., 1982; Klumpp et al., 1993).

### 1.3.2. Пресноводные и солоноватоводные высшие Alismatales

К группе пресноводных и солоноватоводных представителей высших Alismatales относятся семейства Potamogetonaceae и Ruppiaceae. Большинство представителей семейства Potamogetonaceae – это пресноводные растения, и лишь немногие из них, например, *Potamogeton pectinatus* L. способны развиваться в приморских лагунах и солоноватых озерах. Некоторые широко распространенные виды могут расти на разных глубинах как в стоячих, так и в быстро текущих водоемах; другие более требовательны к условиям обитания. Так, *P. praelongus*, как правило, растет на довольно больших глубинах. *P. nodosus* обычен для рек с относительно большой скоростью течения;



*Groenlandia densa* – для водотоков с довольно быстрым течением и чистой водой. При пересыхании водоемов многие виды рдестовых погибают, но *P. gramineus* и *P. alpinus* могут некоторое время существовать на бывшем дне водоема, образуя своеобразную карликовую наземную форму. *P. gramineus* очень часто цветет и плодоносит, не образуя плавающих листьев, причем наличие или отсутствие плавающих листьев у него далеко не всегда определяется глубиной водоема. За счет образования отчлениющихся боковых побегов и зимующих почек представители рдестовых способны быстро размножаться, нередко полностью заполняя небольшие водоемы. Это особенно относится к таким наиболее распространенным рдестам как *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. berchtoldii* Fieber и ряду других (Цвелев, 1984; Капитонова, 2009).

Potamogetonaceae – чаще всего многолетние травянистые растения, иногда однолетние, погруженные, реже плавающие, с корневищами или без (Юзепчук, 1934). Они часто выступают в роли доминантов, являясь одним из типичных компонентов различных водных экосистем, при этом выполняют важные средообразующие и продукционные функции (Капитонова, 2009). Многие исследователи отмечают большое значение Potamogetonaceae как первичных продуцентов (Шарапов и др., 2013; Зарубина, 2014; Папченков, 2001, 2003). Часто Potamogetonaceae заселяют малые и средние реки равнин, что объясняется небольшими скоростями течения, преобладанием мелких фракций в составе грунтов, небольшими глубинами (до 2 м), которые позволяют проникать солнечному свету до самого дна (Бобров, 2006б, 2008, 2009, 2012; Чемерис, 2020). В речных экосистемах у большинства видов и гибридов *Potamogeton* и *Stuckenia* показатели фитомассы имеют существенные значения, что не в последнюю очередь связано с преобладанием вегетативного размножения и сохранением внутренних ресурсов растений для собственного роста, при экономии на производстве семенной продукции (Чемерис, 2020). Следует отметить, что хозяйственная деятельность в речных долинах ухудшает качество воды и приводит к возрастанию трофности рек и озер. Однако

рдестовые, являясь часто обитателями мезотрофных вод, в таких условиях получают дополнительные преимущества для роста и развития.

Представители рода *Althenia* обладают уникальными экологическими особенностями, что обусловило их обитание в соленых водоемах от миксо- до гипергалинных. При этом водоемы могут быть сильно усыхающими и даже пересыхающими в отдельные годы. *Althenia* обычно встречается совместно с другими галофильными гидрофитами: видами *Ruppia maritima* L. и *R. drepanensis* Tineo, *Stuckenia chakassiensis* (Kashina) Klinkova, *Zannichellia pedunculata* Reichenb (Koumpli-Sovantzi, 1995; Santamaría Galdón, 1995). *Althenia filiformis* F. Petit является редким видом с уникальной экологией, обитающим в экстремальных условиях соленых пересыхающих озер юга Сибири (Дурникин, 2001; Киприянова, 2009; Romanov & Kipriyanova, 2010). *Althenia* чаще всего встречается в солоноватых морских заливах, но может присутствовать во внутренних постоянных или временных соленых озерах. Представители этого рода произрастают на глубине не более 50 см, но чаще на глубинах менее 10 см и, как правило, формируют особую зону по краю лагун (den Hartog, 1981; Cook & Guo, 1990). В Эгейском море, как отмечает Л. Кумпли-Сованци (Koumpli-Sovantzi, 1995), *Althenia* встречается при солености от 15 до 40 ‰; на Кипре, по наблюдениям И. Сиоку с соавторами (Siokou et al., 2013), соленость их местообитаний колеблется в интервале 19-56‰, в Северном Казахстане, по данным Б.Ф. Свириденко (Свириденко, 2000), минерализация составляет 22,5-79,7 г/дм<sup>3</sup>. А исследования А.Е. Зиновьевой (Зиновьева, 2012) озер Бельгагачской степи (Семипалатинская область, Казахстан) показали возможность существования *Althenia* при минерализации от 2,5 г/дм<sup>3</sup> (процесс цветения) до 80 г/дм<sup>3</sup> (процесс образования плодов и созревания семян). При этом *Althenia* не может использовать бикарбонаты и очень зависит от наличия CO<sub>2</sub> – источника углерода (Cook & Guo 1990). Поэтому представителям рода необходимо расти близко к поверхности воды для того, чтобы поглощать CO<sub>2</sub> из атмосферы. Кроме того, альтения чаще всего растет на подвижном, вязком, сероводородном грунте. Таким образом, лимитирующими факторами для этого

рода являются специфические условия обитания: приуроченность к водоемам с особым химическим составом и уровнем минерализации вод, к определенному характеру субстрата, с установленной скоростью снижения уровня воды (Клинкова, 2006).

Представители семейства Ruppiales являются многолетними растениями, которые полностью или почти полностью погружены в воду, с довольно длинными и тонкими ползучими корневищами. Однако некоторые виды Ruppiales могут произрастать в свободно плавающем состоянии, а при соприкосновении с дном водоемов, используя придаточные корни, вновь закрепляться на нем. Представители рода руппия имеют видоспецифичные экологические требования к солености водоема; являются галотолерантными и обитают в водах с большими колебаниями солености. Однако европейские ботаники отмечают, что *Ruppia maritima* L. встречается в олигогалинных и мезогалинных водах со средней соленостью от 2 до 18 г/дм<sup>3</sup>, в то время как широко распространенные сообщества *R. cirrhosa* (Petagna) Grande характерны для полигалинных и гипергалинных водоемов со средней соленостью от 2 до 40 г/дм<sup>3</sup>. При этом *Ruppia maritima* обычно занимает небольшие временные водоемы, высыхающие летом, тогда как *R. cirrhosa* произрастает в основном в глубоких постоянно существующих водоемах (Verhoeven, 1979; Passarge, 1996).

*Ruppia drepanensis* Tineo встречается во внутриконтинентальных горько-соленых водоемах, а *Ruppia occidentalis* S. Watson s. str. – в приморских водоемах северной части Тихого океана (Цвелев, 1984). Кроме того, представители этого вида имеют более толстые корневища и могут обитать на больших глубинах. *R. brachypus* J. Gay является наименее галофильным видом, и произрастает в дельтах рек и приморских лагунах с очень слабой соленостью воды.

Есть данные о конкуренции между *Ruppia cirrhosa* и *Potamogeton pectinatus* L., которая наиболее существенно проявляется в обширных лагунах с мезогалинными водами. *R. cirrhosa* полностью вытесняет *P. pectinatus* при средней солености выше 9 г/дм<sup>3</sup>, а при средней солености ниже 4 г/дм<sup>3</sup>

происходит противоположный процесс. При промежуточных значениях солености отмечаются смешанные заросли обоих видов (Verhoeven, 1979).

#### 1.4. Распространение высших Alismatales

##### 1.4.1. Морские высшие Alismatales

Первые научные изыскания о географическом распространении изучаемых морских трав, были проведены в конце XIX – начале XX веков (Ascherson, 1871, 1875, 1906; Ostenfeld, 1915, 1927a, 1927b; Setchell, 1920, 1935). Первые карты о распространении некоторых видов «морских трав» с нанесением их ареалов были сделаны П. Ашерсоном еще в 1871, потом продолжены им же в следующих работах. Вслед за ним К. Остенфельд (Ostenfeld, 1927ab) опубликовал ряд детальных карт с ареалами представителей семейства Zosteraceae, Posidoniaceae и Cymodoceaceae. В дальнейшем знания о таксономии и распространении морских трав значительно расширились, что позволило Корнелу Ден Хартогу в своей монографии (den Hartog, 1970) описать ареалы и составить карты уже по 12 родам морских трав. В последующем с увеличением фактических данных новых исследований К. Лунинг (Lüning, 1990) смог внести поправки в карты К. Ден Хартога, а сам К. Ден Хартог вместе с А. Ларкумом, уточняя таксономию, дискутировал об эволюции различных видов морских трав и условиях, приводящих к эволюции (Larkum & den Hartog, 1989).

Последние данные по распространению морских трав нашли отражение в Мировом атласе морских трав (Green & Short, 2003). Однако, согласно представленные в атласе карты имеют неточности: в них практически не представлены северные местообитания (Larkum et al., 2006). Хотя распространение морских трав не ограничивается тропиками: они весьма широко распространены в зоне умеренного климата (Short et al., 2007), встречаются в Арктике, причём в прошлом об обитании морских трав в

Арктике сообщалось как о большой редкости (McRoy, 1969), но в недавнее время число таких сообщений растёт (Krause-Jensen et al., 2014, 2021). Оценка общей площади распространения морских трав сопряжена с рядом трудностей. По данным Ф. Шорта и Э. Грина во всем мире «морские луга», вероятно, занимают от 16 000 000 до 50 000 000 га (Green & Short, 2003). Следует отметить, что приливные морские травы демонстрируют высокую изменчивость в своей протяженности и местоположении, причем локальные вымирания и (повторные) колонизации являются неотъемлемой частью динамики их численности (Valle et al., 2013).

Наибольшее богатство видов наблюдается в Юго-Восточной Азии, но при этом количество видов сокращается с увеличением широты и с удалением на запад и восток от этого района по траектории основных океанических течений. Так, например, в северной Атлантике *Zostera marina* – единственный вид морских трав, а у побережья Филиппин отмечаются до 13 видов. На данный момент наиболее полным обзором сведений о распространении морских трав является работа Ф. Шорта с соавторами (Short et al., 2007), в которой для его характеристики предложена «биорегиональная модель»: было выделено 6 «биорегионов» произрастания морских трав (умеренные воды Северной Атлантики, тропические воды Атлантики, Средиземноморье, умеренные воды Северной части Тихого океана, тропические воды Индийского и Тихого океанов и умеренные воды Южного океана).

Первоначальное проникновение в море предков современных морских трав происходило вдоль берегов Тетиса параллельно с эволюцией мангровых лесов (Hogarth, 2015). После этого изменение областей распространения морских трав было следствием тектонических движений, возникновения барьеров (массивов суши), фрагментирующих Тетис на частично изолированные акватории. Барьеры объясняют, например, феномен обитания близкородственных по морфологическим признакам пар видов из родов *Halodule* и *Syringodium* в Тихом океане и Карибском бассейне, а также – *Zostera* и *Phyllospadix* на противоположных побережьях Пацифики, разделенных,

соответственно, Панамским перешейком и обширной акваторией центральной части Пацифики. На протяжении всей своей истории морские травы, вероятно, никогда не были представлены большим количеством видов. Часть ископаемых видов ныне вымерла, однако маловероятно, что общее число видов, когда-либо превышало 50–60. И.Д. Акерман предположил, что это связано с репродуктивными ограничениями жизни в морской среде и тенденцией к распространению морских трав в результате вегетативного размножения (феномен «вегетативной подвижности»), а не с помощью семенной репродукции (Askerman, 1995).

Единственный род семейства Posidoniaceae – *Posidonia* – имеет дизъюнктивный ареал: Средиземное море (*Posidonia oceanica*) и прибрежные воды южного побережья Австралии, где распространена большая часть видов (Рисунок 1) (Short et al., 2018).

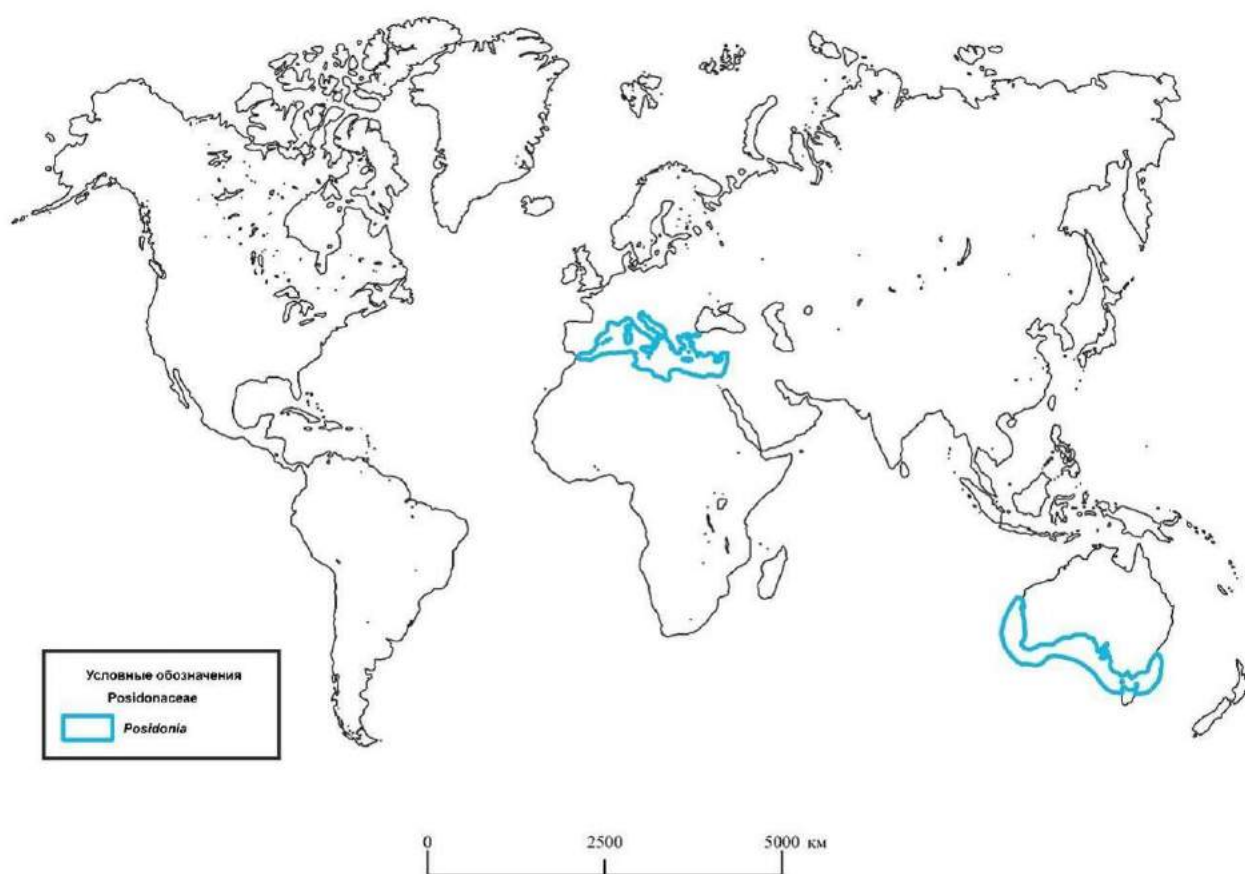


Рисунок 1. Ареал семейства Posidoniaceae (ориг.; по den Hartog, 1970).

Представители семейства *Zosteraceae* – роды *Zostera* и *Phyllospadix* – широко распространены в акваториях Мирового океана. Род *Zostera* в целом широко распространен по всему побережью большей части Северного полушария, а также Австралии, Новой Зеландии, Юго-Восточной Азии и южной части Африки (Рисунок 2). Один вид из рода – *Zostera noltii* Hornem. – произрастает в том числе в акватории замкнутого Каспийского моря. Ареал *Zostera nigricaulis* охватывает литорали южной Австралии и севера Чили. Представители рода *Phyllospadix* произрастают вдоль берегов умеренных регионов северной части Тихого океана (Short et al., 2018).

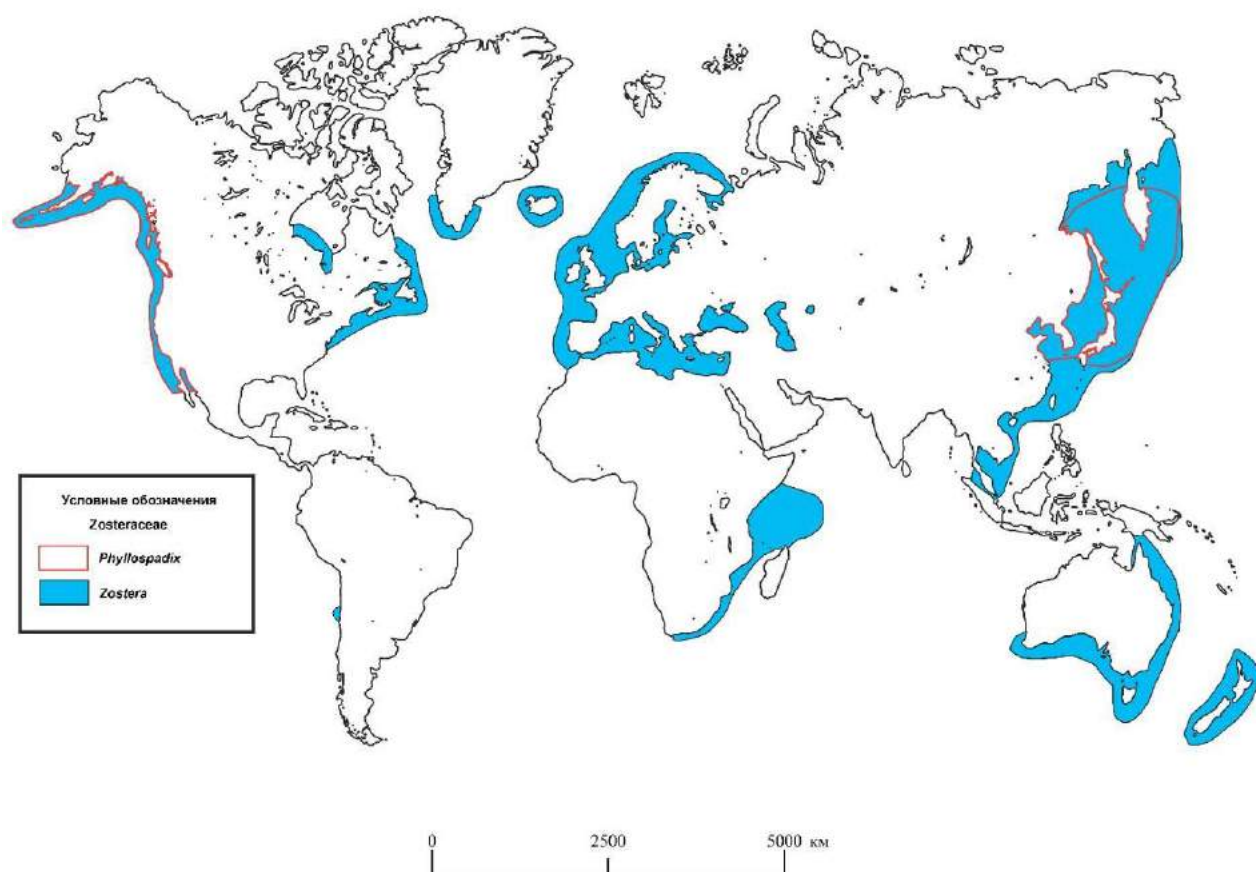


Рисунок 2. Ареал семейства *Zosteraceae* (ориг.; по den Hartog, 1970).

Нами было исследовано шесть родов, входящих в состав семейства *Cymodoceaceae*: *Syringodium*, *Halodule*, *Cymodocea*, *Oceana*, *Thalassodendron* и *Amphibolis*. Представители рода *Syringodium* встречаются на побережьях

Индийского и Тихого океанов, Карибского бассейна, Мексиканского залива (Рисунок 3). Род *Halodule* широко распространен на тропических и субтропических побережьях, он встречается на большинстве континентов, кроме Европы и Антарктиды. Род *Syngnathus* широко распространен по литоральям тропических и субтропических морей Старого Света. Род *Oceania* распространен в тропических водах Индо-Пацифики. Род *Thalassodendron* произрастает в западной части акватории Индийского океана и западной части Тихого океана. Род *Amphibolis* распространен вдоль западного и южного побережья Австралии (Short et al., 2018).

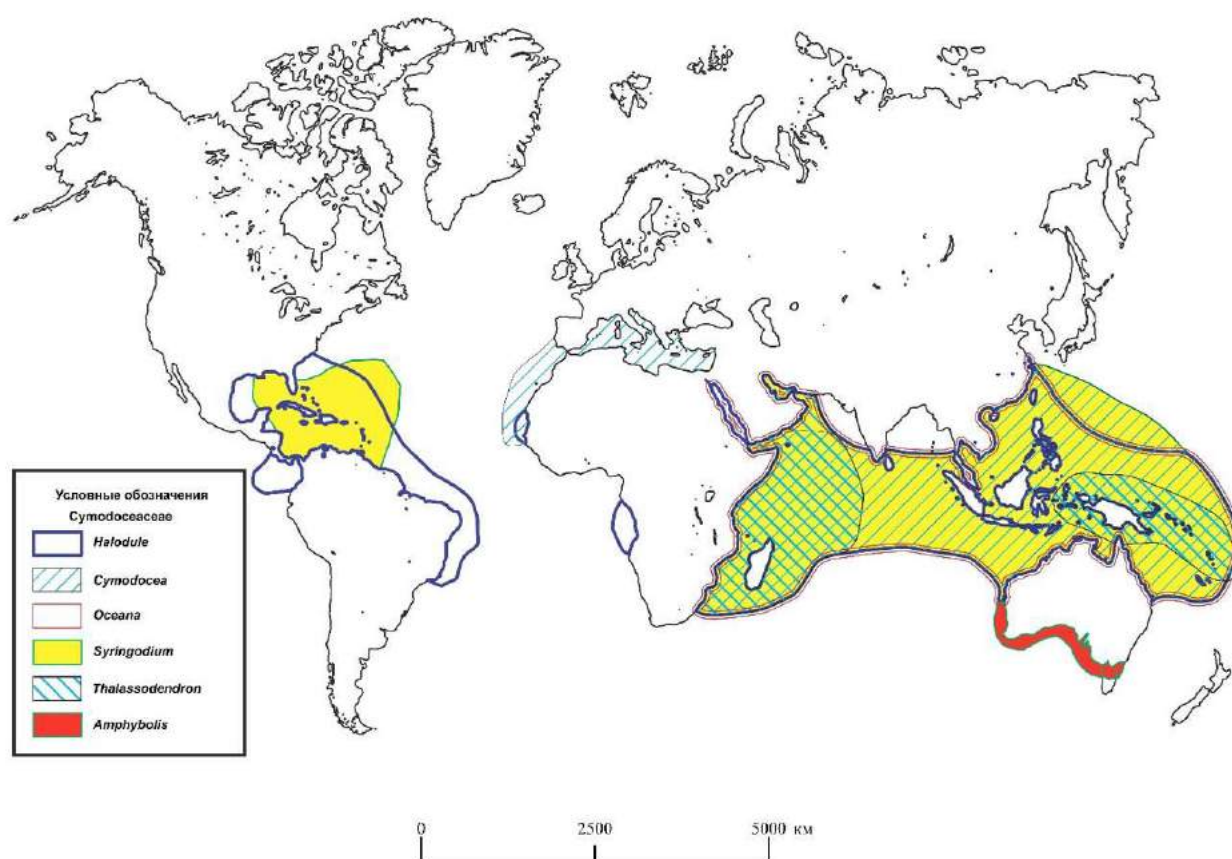


Рисунок 3. Ареал семейства Syngnathaceae (ориг.; по den Hartog, 1970).

#### 1.4.2. Пресноводные и солоноватоводные высшие Alismatales

Семейство Potamogetonaceae содержит пять родов (*Althenia*, *Groenlandia*, *Potamogeton*, *Stuckenia* и *Zannichellia*), которые широко распространены в



северном и южном полушариях, но преимущественно вне тропиков (Рисунок 4). С.В. Юзепчук (1934) относил его к самому многочисленному водному семейству Голарктики. При этом несколько родов, относящихся к данному семейству (*Groenlandia* и *Althenia*), имеют небольшие ареалы. Наибольшее распространение имеет род *Potamogeton*; он является космополитом и встречается преимущественно в пресных или слабосоленых водоемах по всему миру, но как правило вне тропиков, чаще в глубокой и затененной среде.

Наибольшее разнообразие видов Potamogetonaceae отмечается в северном полушарии, главным образом в Северной Америке. Возможно, перемещение рдестовых в южное полушарие произошло путем нескольких независимых колонизаций (Kaplan, 2008). Для популяций *Potamogeton* характерно низкое внутривидовое разнообразие, и связано оно в первую очередь с самораспространением от турионов, что усложняет поиск закономерностей географической дифференциации даже с использованием генетических материалов (Haynes et al., 2003).

Большинство рдестовых встречаются в пресных стоячих или текущих водоемах (реки, старицы, пруды, озера, каналы) как равнинных, так и горных территорий. Некоторые Potamogetonaceae предпочитают солоноватые водоемы (приморские заливы, лиманы, лагуны, солоноватые озера). Максимальное разнообразие видов Potamogetonaceae отмечено в озерах низкогорного и среднегорного поясов. При этом четыре вида рдестов (*Potamogeton friesii* Rupr., *P. lucens* L., *P. perfoliatus* и *P. vaginatus* Turcz.) поднимаются до высоты 2500 м над у. м. А *Potamogeton perfoliatus* L. распространен наиболее широко от 190 до 2520 м над у. м.. Большинство же видов рдестовых произрастает в водоемах, располагающихся на высоте ниже 1700 м над у. м. (Зарубина, 2009).

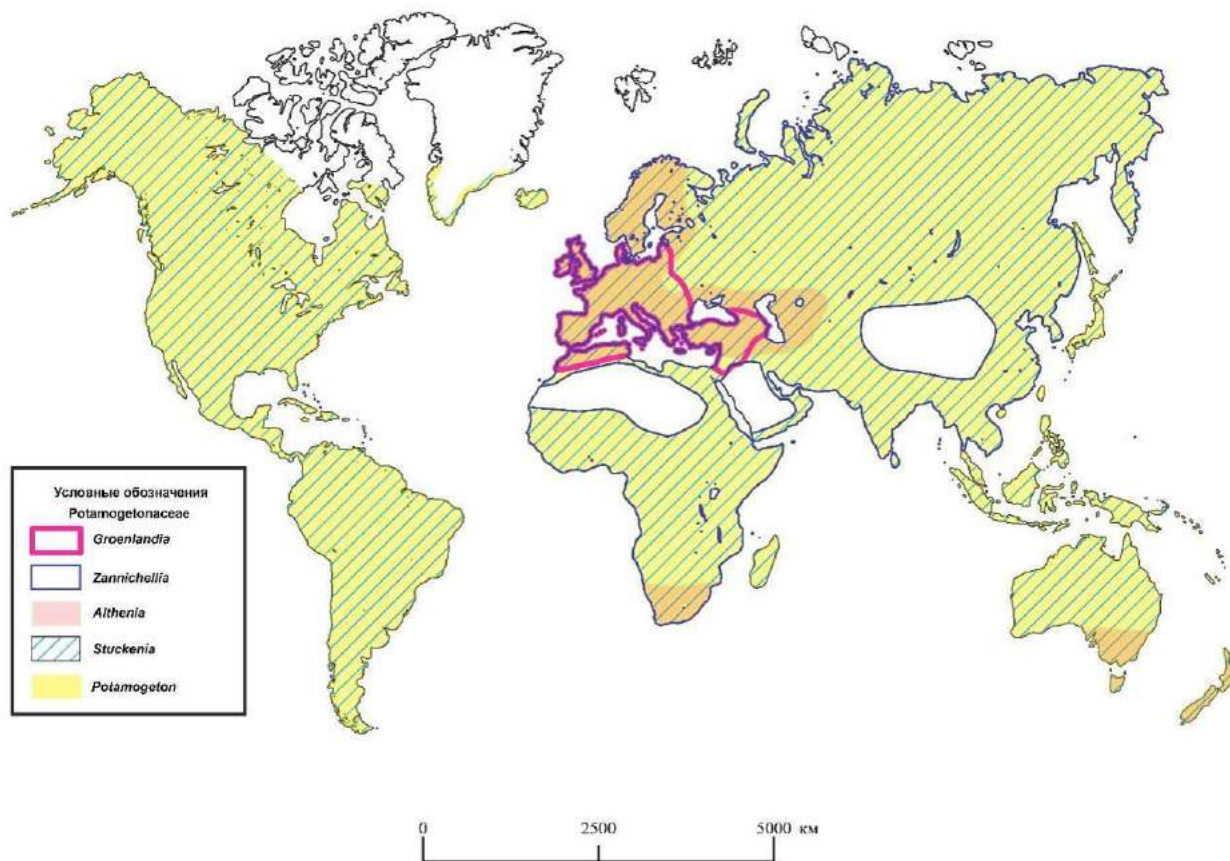


Рисунок 4. Ареал семейства Potamogetonaceae (ориг.; по Kaplan, 2008).

Род *Althenia* обитает в соленых водоемах и является реликтовым древнесредиземноморским растением с небольшим ареалом. Встречается в Прикаспии и странах Средиземноморья, а также в Северной Африке (Flora Europaea, 1980); на средиземноморских островах: Кипр (Siokou et al., 2013), Корсика, Сардиния и Сицилия (Flora Europaea, 1980) и Мальта (Cashaa & Mifsudb, 2013). Небольшие площади альтиения занимает в Южной Африке (Cook & Guo, 1990), в Иране (Dandy, 1980a) и Турции (den Hartog, 1975; Uotila, 1984). Незначительные популяции роды *Althenia* отмечены на юге Европейской России (Республика Калмыкия, Ростовская, Волгоградская и Астраханская области) и Западной Сибири (Новосибирская область), в Закавказье и в Казахстане (Байтенов, 2001; Флора Нижнего Поволжья, 2006; Гарахани, 2013; Лактионов, 2013; Свириденко, 2000; Цвелев, 1975). Помимо этого, 6 видов

обитают в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии (Larkum et al., 2005; Larkum, 2018).

Род *Groenlandia* распространён на небольших участках в Евразии и Северной Африке (Guo & Cook, 1990), а роды *Stuckenia* и *Zannichellia* в пресных и солоноватых водоемах на всех континентах, кроме Антарктиды (Haynes et al., 1998c).

Единственный род семейства Ruppiales – *Ruppia* – распространён преимущественно в зоне умеренного климата (Рисунок 5). Его представители часто образуют большие колонии в солоноватых континентальных водоемах (озерах), в том числе высокогорных (например, в Андах на высоте до 4000 м над у. м.), а также в дельтах рек, приморских лагунах и морских заливах (Verhoeven, 1979, 1980; Haynes et al., 1998a).

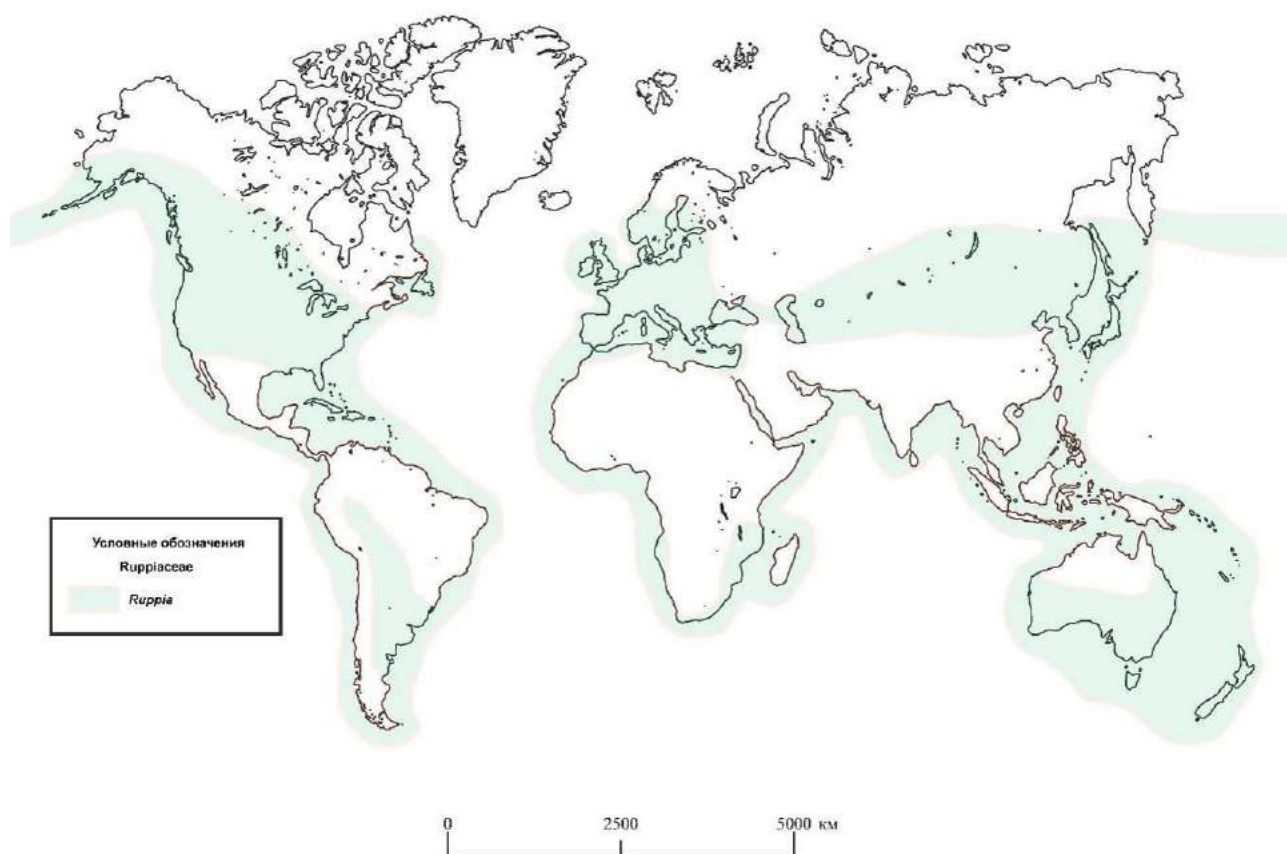


Рисунок 5. Ареал семейства Ruppialesae (ориг.; по Ito et al., 2013).

Самый широко распространённый вид – *Ruppia maritima* L. (Попов, 1957; Кашина, 1988а; Дулепова, 1996; Цвелев, 1979, 1981). Он имеет космополитное распространение вдоль береговой линии большинства континентов. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в климате средиземноморского типа, в пойкилогалинной среде. Он встречается как в солоноватых водах и в континентальных соленых водах, так и в сильно разбавленных пресных, и в гипергалинных водах. Кроме того, данный вид был обнаружен в морских условиях, но только в очень защищенных местах, в которых, однако, могут происходить очень большие колебания температуры. В тропиках его распространение довольно локально, чаще всего во временно солоноватых лагунах, отделившихся от моря, которые со временем во влажных тропиках превращаются в пресноводные болота из-за разбавления дождем, а в сухих тропиках высыхают и образуют соленую пустыню. Для юга России это растение – обычный обитатель соленых озер, хотя в горько-соленых озерах оно замещается более редкой руппией трапанинской (*R. drepanensis* Tineo) (Киприянова, 2003, 2009). Широкий ареал имеют руппия усиконосная (*R. cirrhosa* (Petagna) Grande) и северотихоокеанская руппия западная (*R. occidentalis* S. Watson) с очень длинными, спирально согнутыми основаниями соцветий, оба вида характерны для морских заливов и приморских лагун с еще более соленой водой (Цвелев, 1979, 1981, 1984; Flora Europaea, 1980; Verchoeven, 1980; Passarge, 1996; Киприянова, 2009).

#### 1.4.3. Современное распространение исследуемых видов

В нашем исследовании были рассмотрены виды, произрастающие в водах всех материков кроме Антарктиды (Таблица 2), как морские, так и пресноводные и солоноватоводные представители.

Таблица 2. Ареалы исследованных видов высших Alismatales (den Hartog 1970; Short et al., 2018; Юзепчук, 1934; Зарубина, 2009; Flora Europaea, 1980;

Guo & Cook, 1990; Verhoeven, 1979, 1980; Haynes et al., 1998a; Цвелев, 1979, 1981, 1984; Flora Europaea, 1980; Verchoeven, 1980; Passarge, 1996; Киприянова, 2009).

Сем.	Род	Вид	Ареал
Posidoniaceae	<i>Posidonia</i> K.D.Koenig	<i>Posidonia angustifolia</i> Cambridge & J.Kuo	Литораль и сублитораль побережья Южной Австралии
		<i>Posidonia australis</i> Hook.f.	Литораль и сублитораль побережья Южной Австралии
		<i>Posidonia coriacea</i> Cambridge & J.Kuo	Литораль и сублитораль побережья Южной Австралии
		<i>Posidonia denhartogii</i> J.Kuo & Cambridge	Литораль и сублитораль побережья Южной Австралии
		<i>Posidonia kirkmanii</i> J.Kuo & Cambridge	Литораль и сублитораль побережья Южной Австралии
		<i>Posidonia oceanica</i> (L.) Delile	Литораль и сублитораль Средиземного море
		<i>Posidonia ostenfeldii</i> Hartog	Литораль и сублитораль побережья Южной Австралии
		<i>Posidonia sinuosa</i> Cambridge & J.Kuo	Литораль и сублитораль побережья Южной Австралии
Ruppiaaceae	<i>Ruppia</i> L.	<i>Ruppia cirrhosa</i> (Petagna) Grande	Пресные водоемы Европы, Северной и Южной Америки
		<i>Ruppia drepanensis</i> Tineo	Солоноватые водоемы Средиземноморья, Кавказа, Казахстана, Средней Азии, Монголии
		<i>Ruppia maritima</i> L.	Морские берега, солоноватые и пресные водоёмы по всему миру, кроме Антарктиды
		<i>Ruppia megacarpa</i> R.Mason	Морские берега Австралии и Новой Зеландии, солоноватоводные водоемы Азии (Корея, Япония, Дальний Восток России)
Cymodoceae	<i>Amphibolis</i> Sonder & Ascherson	<i>Amphibolis antarctica</i> (Labill.) Asch.	Литораль и сублитораль западного и южное побережья Австралии, побережья штата Виктория (Австралия) и Тасмании
		<i>Amphibolis griffithii</i> (J.M.Black) Hartog	Литораль и сублитораль западного и южное побережья

		Австралии
<i>Cymodocea</i> K.D.Koenig	<i>Cymodocea nodosa</i> (Ucria) Asch.	Литораль и сублитораль побережья Канарских островов, Средиземного моря (от Португалии до Израиля), северо-западной Африки (на юг до Сенегала)
	<i>Cymodocea rotundata</i> Asch. & Schweinf.	Литораль и сублитораль побережья Индийского океана, Красного моря, Южно-Китайского моря, Тихого океана
<i>Oceana</i> Byng & Christenh	<i>Oceana serrulata</i> (R.Brown) Byng & Christenh.	Литораль и сублитораль побережья Красного моря, Индийского океана, Южно-Китайского моря, Тихого океана
<i>Halodule</i> Endl.	<i>Halodule pinifolia</i> (Miki) Hartog	Литораль и сублитораль побережья Индии, Шри-Ланки, Юго-Восточной Азии, Хайнаня, Тайваня, Рюкю, Новой Гвинеи, северо-восточной Австралии, Каролинских островов, Новой Каледонии, Фиджи, Тонга
	<i>Halodule uninervis</i> (Forssk.) Boiss.	Литораль и сублитораль побережья Красного моря, Персидского залива, Индийского океана, Бенгальского залива, Тихого океана, Новой Гвинеи, северо-восточной Австралии, Микронезии
	<i>Halodule wrightii</i> Asch.	Литораль и сублитораль побережья Атлантического океана, западной Африки (Сенегал, Мавритания, Ангола), Вест-Индии, Южной Америки (Венесуэла, Бразилия), Центральной Америки, Мексики, Северной Америки (Техас, Луизиана, Миссисипи, Флорида, Северная Каролина, Мэриленд, Алабама), Мексиканского залива, Карибского моря

	<i>Syringodium</i> Kütz.	<i>Halodule emarginata</i> Hartog	Литораль и сублитораль побережья Бразилии
		<i>Syringodium filiforme</i> Kütz.	Литораль и сублитораль побережья Центральной Америки (Венесуэла, Колумбия), Мексиканского залива (Техас, Луизиана, Миссисипи, Флорида, Тамаулипас, Веракрус, Табаско, Юкатан полуостров), Больших и Малых Антильских островов, Багамских островов, Бермудских островов, Каймановых островов
		<i>Syringodium isoetifolium</i> (Asch.) Dandy	Литораль и сублитораль побережья Красного моря, Персидского залива, Сокотры, Мозамбика, Мадагаскара, Маврикия, Реюньона, Сейшельских островов, Индийского субконтинента, Мальдивских островов, Юго- Восточной Азии, Андаманских и Никобарских островов, Южно-Китайского моря, Новой Гвинеи, северной Австралии, Микронезии
	<i>Thalassodendron</i> Hartog	<i>Thalassodendron ciliatum</i> (Forssk.) Hartog	Литораль и сублитораль побережья островов Индийского океана; берега Африки, Азии, Австралии, Микронезии
		<i>Thalassodendron</i> <i>pachyrhizum</i> Hartog	Литораль и сублитораль побережья западной Австралии
	Zosteraceae	<i>Zostera</i> L.	<i>Zostera angustifolia</i> (Hornem.) Rchb.
	<i>Zostera asiatica</i> Miki		Литораль и сублитораль побережья Дальнего Востока России, Японии, северо-востока Китая, Кореи

	<i>Zostera caespitosa</i> Miki	Литораль и сублитораль побережья Дальнего Востока России, Японии, Китая, Кореи
	<i>Zostera capensis</i> Setch.	Литораль и сублитораль Восточного побережья Африки (от Кении до Капской провинции), побережье Мадагаскара
	<i>Zostera capricorni</i> Ascherson	Литораль и сублитораль побережья Австралии, Новой Гвинеи, Новой Зеландии
	<i>Zostera caulescens</i> Miki	Литораль и сублитораль побережья Дальнего Востока России, Японии, Китая, Кореи
	<i>Zostera japonica</i> Asch. & Graebn.	Литораль и сублитораль побережья Дальнего Востока России, Японии, Китая, Кореи, Вьетнама
	<i>Zostera marina</i> L.	Литораль и сублитораль побережья северной Атлантики, побережья Британских островов Средиземного моря, Черного моря, Охотского моря, берега северной части Тихого океана,
	<i>Zostera mucronata</i> Hartog	Литораль и сублитораль побережья Австралии
	<i>Zostera muelleri</i> Irmisch ex Asch.	Литораль и сублитораль побережья Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Новая Гвинея, Востока Индийского океана, юго- западной, западной, центральной Пацифики
	<i>Zostera nigricaulis</i> (J.Kuo) S.W.L.Jacobs & D.H.Les	Литораль и сублитораль Южного побережья Австралии, Тасмании, Чили
	<i>Zostera noltii</i> Hornem.	Литораль и сублитораль побережья северо-восточной части Атлантического океана, побережья Средиземного моря, Черного моря, Каспийского моря
	<i>Zostera novazelandica</i> Setch.	Литораль и сублитораль побережья Новой Зеландии



		<i>Zostera polychlamys</i> (J.Kuo) S.W.L.Jacobs & D.H.Les	Литораль и сублитораль побережья Южной и Западной Австралии	
		<i>Zostera tasmanica</i> M.Martens ex Asch.	Литораль и сублитораль побережья Южной Австралии и Тасмании	
	<i>Phyllospadix</i> Hooker	<i>Phyllospadix iwatensis</i> Makino	Литораль и сублитораль побережья Дальнего Востока России, Японии, Китая, Кореи	
		<i>Phyllospadix japonicus</i> Makino	Литораль и сублитораль побережья Японии, Китая, Кореи	
		<i>Phyllospadix scouleri</i> Hook.	Литораль и сублитораль Западного побережья Северной Америки (от Аляски до Калифорнии)	
		<i>Phyllospadix serrulatus</i> Rupr. ex Asch.	Литораль и сублитораль Северо-восточного побережья Северной Америки (Аляска, Британская Колумбия, Вашингтон)	
		<i>Phyllospadix torreyi</i> S.Watson	Литораль и сублитораль Западного побережья Северной Америки (от Британской Колумбии до северо-запада Мексики)	
	Potamogetonaceae	<i>Althenia</i> Petit	<i>Althenia australis</i> (J. Drumm. ex Harvey) Asch.	Пресные и солоноватые водоемы Австралии
			<i>Althenia bilocularis</i> (Kirk) Cockayne	Пресные и солоноватые водоемы Австралии и Новой Зеландии
			<i>Althenia cylindrocarpa</i> (Körn. ex Müll. Berol.) Asch.	Пресные, солоноватые и морские воды Австралии
			<i>Althenia patentifolia</i> (E.L. Robertson) T.Macfarlane et D.D.Sokoloff	Пресные и солоноватые водоемы Австралии
<i>Althenia preissii</i> (Lehm.) Asch. ex Graebn)			Пресные и солоноватые водоемы Австралии	
<i>Althenia filiformis</i> F.Petit			Пресные и солоноватые водоемы, лиманы Европы, Средней, Центральной Азии и Сибири	

		<i>Althenia orientalis</i> (Tzvelev) García-Mur. & Talavera	Пресные и солоноватые водоемы, лиманы Средиземноморья, иранско- туранского региона, Северной Африки и Капской провинции
	<i>Groenlandia</i> J. Gay	<i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr.	Пресные водоемы Западной Европы, Северной Африки, Передней и Южной Азии
	<i>Potamogeton</i> L.	<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	Пресные водоемы Евразии и Северной Америки
		<i>Potamogeton compressus</i> L.	Пресные водоемы Евразии
		<i>Potamogeton crispus</i> L.	Пресные водоемы Евразии, Ближнего Востока, Африки, Австралии, завезен в Новую Зеландию, Северную и Южную Америки
		<i>Potamogeton foliosus</i> Raf.	Пресные водоемы Северной и Центральной Америки
		<i>Potamogeton gayi</i> A.Benn.	Пресные водоемы Аргентины, Бразилии, Уругвая, Чили
		<i>Potamogeton ochreatus</i> Raoul	Пресные водоемы Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Новой Каледонии, Новой Гвинеи
		<i>Potamogeton schweinfurthii</i> A.Benn.	Пресные водоемы Африки и Средиземноморья
		<i>Potamogeton illinoensis</i> Morong	Пресные водоемы Северной и Южной Америки
		<i>Potamogeton wrightii</i> Morong	Пресные водоемы Восточной и Юго-Восточной Азии
		<i>Potamogeton pusillus</i> L.	Пресные водоемы Европы, Центральной и Юго-Восточной Азии, Африки, Северной и Южной Америки
		<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	Пресные водоемы Евразии, Австралии, Северной Америки, Северной Африки
		<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieber	Пресные водоемы Евразии и Северной Америки
		<i>Potamogeton distinctus</i> A.Benn.	Пресные водоемы Восточной Азии

		<i>Potamogeton gramineus</i> L.	Пресные водоемы Европы и Северной Америки
		<i>Potamogeton lucens</i> L.	Пресные водоемы Евразии и Северной Африки
		<i>Potamogeton natans</i> L.	Пресные водоемы Евразии, Северной Америки, Северной Африки
		<i>Potamogeton nodosus</i> Poir.	Пресные водоемы Евразии, Африки, Австралии, Океания, Северной и Южной Америки
		<i>Potamogeton octandrus</i> Poir.	Пресные водоемы Африки, Азии, Австралии
		<i>Potamogeton maackianus</i> A.Benn.	Пресные водоемы Азии
		<i>Potamogeton</i> × <i>angustifolius</i> J.Presl	Пресные водоемы Европы, Западной Сибири, западных Гималаев
	<i>Stuckenia</i> Börner	<i>Stuckenia pamirica</i> (Baagøe) Z.Kaplan	Пресные водоемы Центральной Азии
		<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holub	Пресные водоемы Северной и Южной Америки
		<i>Stuckenia vaginata</i> (Turcz.) Holub	Пресные и солоноватые водоёмы Северной Евразии и Северной Америки
		<i>Stuckenia amblyophylla</i> (C.A.Mey.) Holub	Пресные водоемы Южной и Юго-Восточной Азии
		<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Börner	Пресные и солоноватые водоёмы Евразии, Северной и Южной Америки
		<i>Stuckenia macrocarpa</i> (Dobrocz.) Tzvelev	Пресные и солоноватые водоёмы Центральной Азии и Сибири
		<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner	Пресные и солоноватые водоёмы по всему миру, кроме Антарктиды
	<i>Zannichellia</i> L.	<i>Zannichellia major</i> Boenn. ex Rchb.	Пресные и солоноватые водоёмы Европы
		<i>Zannichellia andina</i> Holm-Niels. & R.R.Haynes	Пресные и солоноватые водоёмы Запада Южной Америки
		<i>Zannichellia aschersoniana</i> Graebn.	Пресные и солоноватые водоёмы Капской провинции

	<i>Zannichellia palustris</i> L.	Пресные и солоноватые водоёмы Евразии, Северной и Южной Америки, Австралии
	<i>Zannichellia palustris</i> subsp. <i>major</i> (Hartm.) Ooststr. & Reichg.	Пресные и солоноватые водоёмы Европы, Малой, Средней и Восточной Азия
	<i>Zannichellia obtusifolia</i> Talavera, García-Mur. & H.Smit	Пресные и солоноватые водоёмы Средиземноморья
	<i>Zannichellia peltata</i> Bertol.	Пресные и солоноватые водоёмы Западной Европы

## 1.5. Палеоботанические данные

### 1.5.1. Фоссилии высших Alismatales

Ископаемые остатки Alismatales встречаются редко (Larkum & den Hartog 1989; Kuo & Den Hartog 2000; Du & Wang, 2016). Палеонтологическая летопись позволяет лишь в общих чертах установить основные этапы их эволюции (Таблица 3). Известно, что в конце мелового периода они уже существовали и были широко распространены – их остатки найдены в Европе, Японии и Северной Америке (Larkum & den Hartog 1989; Kuo & Den Hartog 2000; Du & Wang, 2016). На протяжении эоцена уже существовала большая часть родов, которые существуют и сейчас. По нескольким родам таких данных нет: ископаемых *Phyllospadix*, *Amphibolis*, *Groenlandia*, *Althenia*, *Stuckenia*, по-видимому, не зарегистрировано. На основании известных мест находок трудно судить о центрах происхождения и путях расселения, потому что они крайне неравномерно и неполно отражают их распространение в прошлом. Наибольшее число находок сделано в Европе, однако это может быть связано скорее с более интенсивными исследованиями, чем с высокой численностью и разнообразием (Larkum & den Hartog 1989). На обширных пространствах разных континентов никаких находок ископаемых Alismatales неизвестно. В то же время известно, что распространение некоторых родов существенно

изменилось. Например, на севере Америки обнаружены ископаемые *Cymodocea* и *Thalassodendron*, хотя в настоящее время эти роды там не встречаются (Les et al., 1997). Расселение можно оценивать на основании данных о конфигурации морей и пресных водоёмов, направлениях течений и границах ареалов (Никитин, 2006). Несмотря на небольшой объём палеоботанического материала, нередко высказываются различные мнения о возрасте родов: одни считаются появившимися недавно, а другие – наоборот (den Hartog, 1970; Duarte, 2002; Green, 2003). В частности, *Ruppia* считается наиболее поздно отделившимся от общего древа в процессе эволюции (Les et al., 1997), а, например, *Althenia* считается древним родом (Цвелев, 1975), *Tallassodendron* – реликтовым (den Hartog, 1970) и т. д.

Таблица 3. Фоссилии высших Alismatales († – вымершие виды)

Вид	Датировка	Место обнаружения, источник сведений
Европа		
<i>Posidonia</i> indet. K.D.Koenig	Поздний плейстоцен (0.126 - 0.0117 млн лет назад)	Италия (39.0° N, 17.2° E) (Bracchi et al., 2014).
<i>Posidonia oceanica</i> L.	Плиоцен, Занклский ярус (5.333 - 3.6 млн лет назад)	Греция, о. Родос (36.4° N, 28.2° E) (Moissette et al., 2007).
<i>Posidonia</i> sp K.D.Koenig	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 - 2.588 млн лет назад)	Испания (37.3° N, 1.9° W) (Sendra Saez & Hodgson, 1998).
	Эоцен, Лютетский ярус (47.8 - 41.3 млн лет назад)	Англия (50.7° N, 0.8° W) (Tracey et al., 1996).
† <i>Posidonia parisiensis</i> Bronignart	Эоцен (56.0 - 33.9 млн лет назад)	Бельгия (50.9° N, 4.4° E) (Stockmans, 1936).
	Эоцен, Лютетский ярус (47.8 - 41.3 млн лет назад)	Бельгия (50.9° N, 4.6° E) (Mayr & Smith, 2002).
† <i>Posidonia cretacea</i> Hosius & Von der Marck	Верхний Мел, Кампанский ярус	Германия (51.8° N, 7.8° E) (Giers, 1964).

	(83.5 - 70.6 млн лет назад)	
† <i>Ruppia palaeomaritima</i> Negru	Миоцен, Тортонский ярус (11.62 - 5.333 млн лет назад)	Германия (50.8° N, 6.3° E) (Van Der Burgh, 1987).
† <i>Ruppia maritima-miocaenica</i> Szafer, † <i>Ruppia major</i> Szafer	Миоцен, Лангский – Серравальский ярус (15.97 - 11.62 млн лет назад)	Польша (50.3° N, 18.7° E) (Szafer, 1961).
† <i>Cymodocea maior</i> Ruggieri	Плиоцен (5.333 - 2.588 млн лет назад)	Италия (38.8° N, 16.6° E) (Ruggieri, 1952).
<i>Cymodocea</i> sp K.D.Koenig	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 - 2.588 млн лет назад)	Испания (37.3° N, 1.9° W) (Sendra Saez & Hodgson, 1998).
† <i>Thalassocharis westfalica</i> Hosius von der Marck	Верхний мел, Кампанский ярус (83.6 – 72.1 млн лет назад)	Германия (51.2° N, 8.03° E) (Lumbert et al., 1984).
† <i>Thalassocharis bosqueti</i> Debey	Верхний отдел меловой системы, Маастрихтский ярус (70.6 - 66.0 млн лет назад)	Нидерланды (50.9° N, 6.0° E) (van der Ham et al., 2007).
<i>Zostera</i> sp., <i>Zostera noltei</i> Hornem., <i>Zostera noltii</i> Hornem.	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 - 2.588 млн лет назад)	Испания (37.3° N, 1.9° W) (Sendra Saez & Hodgson, 1998).
† <i>Zostera kiewiensis</i> Schmalhausen	Эоцен (56.0 - 33.9 млн лет назад)	Украина (50.5° N, 30.5°) (Schmalhausen, 1883).
<i>Zannichellia palustris</i> L.	Поздний плейстоцен (0.126 - 0.0117 млн лет назад)	Англия (52.3° N, 2.1° W) (Coore, 1961).
<i>Zannichellia palustris</i> subsp. <i>pedicellata</i> (Wahlenb. & Rosén) Hook.f.	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 - 2.588 млн лет назад)	Германия (51.5° N, 10.8° E) (Mai & Walther, 1988).
<i>Zannichellia praepedicellata</i> Szafer	Миоцен, Лангский – Серравальский	Польша (50.3° N, 18.7° E) (Szafer, 1961).

	ярус (15.97 - 11.62 млн лет назад)	
† <i>Potamogeton pygmaeus</i> Chandler	Эоцен, Лютетский ярус (47.8 - 41.3 млн лет назад)	Англия (50.7° N, 2.0° W) (Chandler, 1963).
† <i>Potamogeton tenuicarpus</i> Chandler	Олигоцен, Рюпельский — Хаттский ярусы (33.9 - 23.03 млн лет назад)	Англия (50.6° N, 3.7° W) (, 1957).
† <i>Potamogeton perforatus</i> Wieliczka	Поздний плейстоцен (0.126 - 0.0117 млн лет назад)	Англия (51.7° N, 1.2° W) (Aalto et al., 1987).
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb., <i>Potamogeton densus</i> L., <i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Börner (= <i>Potamogeton filiformis</i> )	Поздний плейстоцен (0.126 - 0.0117 млн лет назад)	Англия (52.3° N, 2.1° W) (Coore, 1961).
† <i>Potamogeton austroeuropaicus</i> Negru, † <i>Potamogeton palaeocompressus</i> Dorofeev, † <i>Potamogeton planus</i> Nikil., † <i>Potamogeton polymorphus</i> Dorofeev, † <i>Potamogeton praepectinatus</i> Negru	Миоцен, Тортонский ярус — Плиоцен, Пьяченцкий ярус (11.608 - 3.6 млн лет назад)	Франция (48.8° N, 8.0° E) (Geissert et al., 1990).
† <i>Potamogeton crispoides</i> Dorofeev	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 - 2.588 млн лет назад)	Италия (44.9° N, 8.0° E) (Mai, 1995).
<i>Potamogeton</i> sp L.	Миоцен, Тортонский ярус (11.62 - 7.246 млн лет назад)	Турция (40.6° N, 29.3° E) (Ruckert-Ulkumen & Yigitbas, 2007).
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Börner (= <i>Potamogeton filiformis</i> ), <i>Potamogeton trichoides</i> Cham. & Schldl.,	Миоцен, Лангский — Серравальский ярус (15.97 - 11.62 млн лет назад)	Польша (50.3° N, 18.7° E) (Szafer, 1961).

† <i>Potamogeton tenuicarpus</i> C. & E. M. Reid, <i>Potamogeton pectinatus</i> L., <i>Potamogeton natans</i> L.		
† <i>Potamogeton heinkei</i> Mai	Миоцен, Лангский – Серравальский ярус (15.97 - 11.62 млн лет назад)	Дания (54.9° N, 10.3° E) (Friis, 1979).
† <i>Potamogeton tenuicarpus</i> C. & E. M. Reid	Олигоцен, Рюпельский ярус — Плиоцен, Пьяченцкий ярус (33.9 - 2.588 млн лет назад)	Германия (51.8° N, 13.9° E) (Mai, 1998).
† <i>Potamogeton palaeodensus</i> Dorofeev	Олигоцен, Рюпельский ярус — Миоцен, Аквитанский ярус (28.1 - 23.03 млн лет назад)	Германия (51.3° N, 15.0° E) (Mai, 1997).
† <i>Potamogeton seifhennersdorfensis</i> Engelh.	Олигоцен, Рюпельский ярус — Миоцен, Аквитанский ярус (28.1 - 20.44 млн лет назад)	Германия (50.9° N, 14.6° E) (Mai, 1963).
† <i>Potamogeton kunovicensis</i> Knobl., <i>Potamogeton gramineus</i> L. (= <i>Potamogeton minimus</i> ), † <i>Potamogeton nemenus</i> Dorofeev, † <i>Potamogeton nochtensis</i> Mai, † <i>Potamogeton heinkei</i> Mai, † <i>Potamogeton wiesaensis</i> Kirchh.	Миоцен, Серравальский ярус (13.82 - 11.62 млн лет назад)	Германия (51.6° N, 14.2° E) (Mai, 2001).
† <i>Potamogeton extremitatus</i> Van der Burgh	Миоцен, Серравальский — Мессинский	Германия (50.8° N, 6.5° E) (Van Der Burgh, 1987).



	ярусы (11.62 - 5.333 млн лет назад)	
† <i>Potamogeton dubnanensis</i> Knobl.	Миоцен, Мессинский ярус — Плиоцен, Пьяченцкий ярус (7.246 - 3.6 млн лет назад)	Германия (51.4° N, 14.6° E) (Mai, 2001).
† <i>Potamogeton bashkiricus</i> Dorofeev	Плиоцен, Занклский — Пьяченцкий ярусы (5.333 - 2.588 млн лет назад)	Германия (51.0° N, 10.1° E) (Mai & Walther, 1988).
<i>Potamogeton coloratus</i> Hornem., <i>Potamogeton obtusifolius</i> Mert. & W.D.J.Koch	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 млн лет назад)	Германия (50.8° N, 6.5° E) (Van Der Burgh, 1987).
† <i>Potamogeton borysthenicus</i> Dorofeev	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 - 2.588 млн лет назад)	Германия (50.8° N, 10.9° E) (Mai & Walther, 1988).
<i>Potamogeton acutifolius</i> Link ex Roem. & Schult., <i>Potamogeton pectinatus</i> L., <i>Potamogeton pusillus</i> L., † <i>Potamogeton cholmechensis</i> Dorofeev, † <i>Potamogeton elegans</i> D'Orb, † <i>Potamogeton medicagoides</i> Mädler, † <i>Potamogeton perforatus</i> Wieliczk, † <i>Potamogeton polymorphus</i> Dorofeev, <i>Potamogeton natans</i> L., † <i>Potamogeton filiformoides</i> Mai, † <i>Potamogeton neptunii</i> Mai, † <i>Potamogeton tanaiticus</i> Dorofeev	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 - 2.588 млн лет назад)	Германия (51.5° N, 10.8° E) (Mai & Walther, 1988).

Азия		
<i>Oceana serrulata</i> (R.Br.) Byng & Christenh. (= <i>Cymodocea micheloti</i> Watelet)	Миоцен (23.0 - 5.3 млн лет назад)	Индонезия (5.1° S, 119.5° E) (Laurent & Laurent, 1926).
† <i>Archaeozostera longifolia</i> Koriba & Miki, † <i>Archaeozostera minor</i> Koriba & Miki, † <i>Archaeozostera pinnata</i> Koriba & Miki, † <i>Archaeozostera lineata</i> Koriba & Miki	Верхний отдел меловой системы (100.5 - 66.0 млн лет назад)	Япония, о. Хоккайдо (42.9° N, 142.5° E) (Koriba & Miki, 1960).
<i>Zannichellia palustris</i> L.	Плиоцен, Занклский ярус (5.333 - 3.6 млн лет назад)	Китай, Шэньси (37.1° N, 113.0° E) (Liu et al., 1996).
<i>Zannichellia palustris</i> L.	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 - 2.588 млн лет назад)	Россия, Омск (55.2° N, 73.0° E) (Дорофеев, 1963).
<i>Potamogeton wrightii</i> Morong	Нижний отдел меловой системы, Аптский ярус (125.0 - 113.0 млн лет назад)	Китай, Ляонин (41.2° N, 119.3° E) (Endo, 1940).
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	Плиоцен, Занклский ярус (5.333 - 3.6 млн лет назад)	Китай, Шэньси (37.1° N, 113.0° E) (Liu et al., 1996).
<i>Potamogeton</i> sp L.	Палеоген – Неоген (66.0 - 2.588 млн лет назад)	Япония (35.0° N, 137.0° E) (Ozaki, 1991).
	Миоцен, Лангский ярус – Плиоцен, Занклский ярус (15.97 - 5.333 млн лет назад)	Япония (36.1° N, 139.2° E) (Ozaki, 1991).
† <i>Potamogeton tavidense</i> Dorofeev, † <i>Potamogeton semirotundatus</i> Dorofeev	Олигоцен, Рюпельский ярус (33.9 - 28.1 млн лет назад)	Россия, Тюменская обл. (57.5° N, 66.5° E) (Дорофеев, 1963).

† <i>Potamogeton corticosus</i> Nikit., † <i>Potamogeton erosus</i> Nikitin	Олигоцен, Рюпельский ярус — Миоцен, Аквитанский ярус (28.1 - 23.03 млн лет назад)	Россия, Томская обл. (57.0° N, 83.0° E) (Дорофеев, 1963).
† <i>Potamogeton polymorphus</i> Dorofeev, † <i>Potamogeton tertarius</i> Dorofeev	Миоцен, Аквитанский — Бурдигальский ярусы (23.03 - 15.97 млн лет назад)	Россия, Томская обл. (56.0° N, 83.0° E) (Дорофеев, 1963).
† <i>Potamogeton dravertii</i> Dorofeev	Миоцен, Аквитанский — Бурдигальский ярусы (23.03 - 15.97 млн лет назад)	Россия, Омская обл. (56.5° N, 74.5° E) (Дорофеев, 1963).
† <i>Potamogeton erosus</i> Nikit., † <i>Potamogeton corticosus</i> Nikit., † <i>Potamogeton besczeulicus</i> Dorofeev, † <i>Potamogeton tertarius</i> Dorofeev, <i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Börner (= <i>Potamogeton filiformis</i> ), <i>Potamogeton pectinatus</i> L., † <i>Potamogeton polymorphus</i> Dorofeev, <i>Potamogeton gramineus</i> L. (= <i>Potamogeton minimus</i> ), † <i>Potamogeton semirobundatus</i> Dorofeev, <i>Potamogeton obtusifolius</i> Mert. & W.D.J.Koch, † <i>Potamogeton irtyschense</i> Dorofeev	Миоцен, Тортонский — Мессинский ярусы (11.608 - 5.333 млн лет назад)	Россия, Омская обл. (55.5° N, 73.5° E) (Дорофеев, 1963).
<i>Potamogeton pectinatus</i> L., <i>Potamogeton perfoliatus</i>	Плиоцен, Пьяченцкий ярус (3.6 - 2.588 млн лет назад)	Россия, Омская обл. (55.2° N, 73.0° E) (Дорофеев, 1963).

L., <i>Potamogeton pusillus</i> L.	лет назад)	
Африка		
<i>Cymodocea</i> sp K.D.Koenig	Эоцен, Приабонский ярус (38.0 - 33.9 млн лет назад)	Египет (29.6° N, 30.5° E) (Zalmout & Gingerich, 2012).
<i>Thalassodendron</i> sp Hartog	Эоцен, Приабонский ярус (38.0 - 33.9 млн лет назад)	Египет (29.6° N, 30.5° E) (Zalmout & Gingerich, 2012).
Австралия		
<i>Zostera tasmanica</i> M.Martens ex Asch.	Голоцен (0.0117 - 0.0 млн лет назад)	Австралия (38.2° S, 144.9° E) (Куо, 2005).
<i>Zostera polychlamys</i> (John Kuo) S.W.L.Jacobs & Les	Голоцен (0.0117 - 0.0 млн лет назад)	Австралия (34.3° S, 115.2° E) (Куо, 2005).
<i>Zostera nigricaulis</i> (J.Kuo) S.W.L.Jacobs & Les	Голоцен (0.0117 - 0.0 млн лет назад)	Австралия (35.8° S, 137.2° E) (Campbell, 2009).
<i>Potamogeton</i> sp L.	Плейстоцен (2.588 - 0.126 млн лет назад)	Тасмания (42.2° S, 145.3° E) (Jordan et al., 1995).
	Плейстоцен (2.588 - 0.0117 млн лет назад)	Австралия, Квинсленд (17.4° S, 145.7° E) (Kershaw et al., 1996).
Северная Америка		
<i>Ruppia</i> sp L.	Средний эоцен (48.6 - 37.2 млн лет назад)	США, Флорида (29.0° N, 82.7° W) (Domning et al., 1982).
	Эоцен, Бартонский ярус (41.3 - 38.0 млн лет назад)	США, Флорида (29.0° N, 82.7° W) (Lumbert et al., 1984).
<i>Syringodium filiforme</i> Kutzing	Поздний плейстоцен (0.126 - 0.0117 млн лет назад)	Багамские острова (21.0° N, 73.7° W) (Chen et al., 1991).
† <i>Cymodocea floridana</i> Lumbert <i>Cymodocea</i> sp K.D.Koenig	Средний эоцен (48.6 - 37.2 млн лет назад)	США, Флорида (29.0° N, 82.7° W) (Lumbert et al, 2000).
<i>Halodule</i> sp Endl.	Плиоцен, Занклский ярус	Канарские острова (28.3° N, 15.4° W) (Tuya et al., 2017).

	(3,6 - 5,332 млн лет назад)	
<i>Halodule</i> sp Endl.	Средний эоцен (48.6 - 37.2 млн лет назад)	США, Флорида (29.0° N, 82.7° W) (Lumbert et al, 2000).
	Эоцен, Бартонский ярус (41.3 - 38.0 млн лет назад)	США, Флорида (29.0° N, 82.7° W) (Domning et al, 1982).
† <i>Thalassodendron auriculaleporis</i> Lumbert	Средний эоцен (48.6 - 37.2 млн лет назад)	США, Флорида (29.0° N, 82.7° W) (Lumbert et al, 2000).
	Эоцен, Бартонский ярус (41.3 - 38.0 млн лет назад)	США, Флорида (29.0° N, 82.7° W) (Domning et al, 1982).
<i>Thalassodendron</i> sp Hartog	Эоцен, Приабонский ярус (37.2 - 33.9 млн лет назад)	США, Флорида (28.9° N, 82.7° W) (Oyen & Portell, 2001).
<i>Zannichellia palustris</i> L.	Поздний плейстоцен (0.126 - 0.0117 млн лет назад)	США, Вашингтон (48.1° N, 123.1° W) (Petersen et al., 1983).
† <i>Potamogeton middendorffensis</i> Berry	Верхний мел, Кампанский ярус (83.6 – 72.1 млн лет назад)	США, Южная Каролина (34.6° N, 80.1° W) (Berry, 1914).
† <i>Potamogeton megaphyllus</i> Berry	Эоцен, Бартонский ярус (41.3 - 38.0 млн лет назад)	США, Джорджия (33.5° N, 82.2° W) (Berry, 1914).
† <i>Potamogeton geniculatus</i> Braun, † <i>Potamogeton verticillatus</i> Lesquereux	Эоцен, Приабонский ярус (37.2 - 33.9 млн лет назад)	США, Колорадо (38.9° N, 105.3° W) (MacGinitie, 1953).
† <i>Potamogeton parva</i> Brown	Олигоцен, Рюпельский ярус (33.9 - 28.4 млн лет назад)	США, Орегон (44.1° N, 120.3° W) (Meyer & Manchester, 1997).
† <i>Potamogeton knowltoni</i> Berry	Миоцен (23.0 - 5.3 млн лет назад)	США, Айдахо (42.2° N, 114.1° W) (Axelrod, 1964).
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Börner (= <i>Potamogeton</i>	Поздний плейстоцен (0.126	Канада, Онтарио (42.1° N, 82.6° W) (Karrow et al.,

<i>filiformis</i> )	- 0.0117 млн лет назад)	2007).
<i>Potamogeton</i> sp L.	Миоцен, Аквитанский ярус (23.03 - 20.44 млн лет назад)	Канада, Северный регион (75.4° N, 89.4° W) (Hickey et al., 1988).
Южная Америка		
<i>Zostera chilensis</i> (J.Kuo) S.W.L.Jacobs & Les	Голоцен (0.0117 - 0.0 млн лет назад)	Чили (48.8° S, 75.2° W) (Kuo, 2005).

### 1.5.2. Морские высшие Alismatales

Происхождение морских представителей высших Alismatales до сих пор остается неясным, а ископаемые материалы встречаются крайне редко (Larkum & den Hartog 1989; Kuo & den Hartog 2000; Du & Wang, 2016). Палеонтологическая летопись позволяет лишь в общих чертах установить основные этапы их эволюции. Предположительно, первые покрытосеменные вернулись в морскую среду на границе верхнего и нижнего мелового периода, около 100 миллионов лет назад (Du & Wang, 2016). Однако морские травы раннего мелового периода почти неизвестны. Ископаемые остатки в хорошем качестве известны для двух родов: *Thalassocharis* и *Archeozostera*, соответственно из Западной Европы и Японии, тогда как современный род *Posidonia* качественными фоссилиями представлен лишь одним видом *Posidonia cretacea* Hosijs von der Marck. *Thalassocharis bosqueti* Debey был обнаружен в Лимбурге (Нидерланды) и датируется верхнемеловым периодом, его маастрихтским ярусом (70,6–66,043 млн. лет назад) (Voigt & Domke, 1955). Также *Thalassocharis westfalica* Hosijs von der Marck, датированный кампанским ярусом (83,6–72,1 млн. лет назад), был обнаружен в Вестфалии (Германия). *Thalassodendron auriculaleporis* Lumbert встречается в отложениях палеогена, позднего среднего эоцена, бартонского яруса (48,6–37,2 млн. лет назад) во Флориде (США) (Lumbert et al., 1984). Появление первых достоверных ископаемых представителей этого рода в Америке, где он сейчас и

распространен, соответствует концепции Хартога (den Hartog, 1970), согласно которой ареал этого рода является реликтовым. Род *Cymodocea* представлен в летописи окаменелостей различными ископаемыми и, возможно, существующими видами. Это, например, *Cymodocea floridana* Lumbert, который встречается в отложениях палеогена, позднего среднего эоцена, бартонского яруса (48.6–37.2 млн. лет назад) во Флориде (США), и *Cymodocea maior* Savolini, относящаяся к неогену, плиоцену (5.332–2.558 млн. лет назад), обнаруженная в Копанелло (Италия) (Kuo & den Hartog, 2000). Примечательно, что большинство окаменелостей *Cymodocea* эоцена морфологически очень похожи на виды, существующие в настоящее время. Так, *C. floridana* показывает поразительное сходство к *C. angustata* Ostenf., которая имеет очень небольшой ареал в северо-западной Австралии (Kuo & den Hartog, 2000).

Известны две окаменелости *Posidonia*: *P. cretacea* Hosius & Von der Marck, обнаруженная в отложениях верхней меловой эпохи, относящаяся к поздним сантонскому и кампанскому ярусам (83,5–70,6 млн. лет назад), в Ахренфельде (Германия), и *Posidonia parisiensis* (Brongt.) Freitel (= *Caulinites parisiensis* Brongt, *Posidonia perforata* Saporta & Marion) из эоцена Парижского бассейна, Германии, Италии, Великобритании, также встречающаяся и в олигоценовых отложениях Великобритании (56–33,9 млн. лет назад) (den Hartog, 1970). Эти виды имеют толстые корневища с короткими междуузлиями и сплюснутыми, остроконечными листьями. Кроме прочего, в отложениях неогена, плиоцена, занкльском ярусе (5,332–3,6 млн. лет назад), на территории острова Родос (Греция) был обнаружен рецентный вид – *Posidonia oceanica*.

Хорошо сохранившиеся окаменелости *Archaeozostera* Koriba & Miki (= *Archeozostera*), содержащие несколько видов, в том числе *Archaeozostera pinnata* Koriba & Miki были описаны из верхнемелового периода (100,5–666 млн. лет назад) в нескольких районах в Японии, в частности Изуми (Koriba & Miki, 1931; 1960), 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 (Kuo & McComb, 1989).

Фоссилии рода *Halodule* долгое время были представлены только находками *Halodule* sp. из палеогена, эоцена, позднего бартонского и приабонского ярусов (48,6–37,2 млн. лет назад) во Флориде (США) (Taylor et al., 2008). Однако в 2017 году были обнаружены фоссилии этого рода на Канарских островах. Наличие ископаемых остатков *Halodule* sp., на острове Гран-Канария (Канарские острова) было объяснено теплыми течениями во время неогена, плиоцена, занкльского яруса (3,6–5,332 млн. лет назад). Идентификация была подтверждена наличием окаменевших плагиотрофических корневищ и плодов в осадочных отложениях раннего плиоцена. Этот ископаемый материал из «морских трав» является первым на западноафриканском побережье (Tuya et al., 2017).

Высказано мнение, что в конце эоцена, около 40 миллионов лет назад появилось большинство современных родов морских трав, включая *Thalassodendron*, *Cymodocea*, и *Halodule*, а *Phyllospadix* появился совсем недавно (Larkum & den Hartog, 1989). Данных, которые в настоящее время получены при анализе ископаемых, недостаточно, но современные молекулярные данные подтверждают мнение о том, что жизненная форма морских трав возникла в процессе эволюции однодольных порядка Alismatales s. l. не один раз; разные семейства произошли от разных пресноводных предков, которые приобрели солеустойчивость и распространились в моря (Les et al., 1997; Du & Wang, 2016). Предполагается очень древний, возможно палеогеновый, возраст рода *Althenia*, сформировавшегося в водоемах близ побережья Тетиса еще до образования межконтинентальных впадин Атлантического и Индийского океанов (Цвелев, 1975).

Палеонтологическая летопись свидетельствует о том, что распространение изучаемых нами растений в прошлом сильно отличалось от нынешней ситуации. Это подтверждается, например, присутствием ископаемых материалов *Cymodocea* и *Thalassodendron* на севере Америки, хотя в настоящее



время эти роды отсутствуют в данном регионе (Crow, 2000; Green, 2003). Другой факт заключается в том, что ископаемый материал *Zosteraceae* не был обнаружен в меловых или третичных отложениях, а только в четвертичных слоях (Lumbert, 1984; Liu, 1996; Mai, 1998). При этом присутствие *Z. noltii* Hornem. в водах Каспийского и Аральского морей, свидетельствует о том, что *Zostera* существовала уже в миоцене. Larkum и den Hartog (1989) пытались, используя широкий спектр геологических данных, разобраться в истории австралийских морских трав. Однако, отсутствие обширного ископаемого материала затруднило эту работу. Из 12 ныне живущих родов австралийских морских трав удалось найти ископаемые останки только четырех. Большую информативность в настоящее время могут дать мощные слои отложений по видам *Posidonia* и *Thalassodendron ciliatum* (Forssk.) Hartog, которые были сформированы в длительный исторический период, для этого целесообразно сотрудничество с палеонтологами в период разведки морских геологических месторождений (Larkum & den Hartog, 1989).

### 1.5.3. Пресноводные и солоноватоводные высшие Alismatales

Пресноводные и солоноватоводные представители высших Alismatales – семейство Potamogetonaceae и некоторые виды *Ruppia*. Палеоботаническая изученность семейства Potamogetonaceae значительно выше, чем остальных исследуемых нами семейств Alismatales. На сегодня существуют систематизированные материалы по палеогеновым, неогеновым и четвертичным отложениям Западной Сибири, сформированные на основе палеогеографических, геоморфологических, палеокарпологических и палинологических данных, которые позволяют проводить структурный анализ и реконструкцию истории развития одного из наиболее крупных родов водных растений как в мировом масштабе, так и на территории Западной Сибири – *Potamogeton* (Дорофеев, 1963). По данным П. И. Дорофеева (Дорофеев, 1963) отдельные виды семейства Potamogetonaceae встречаются уже в верхнемеловых

отложениях гидрогигрофильной флоры, которую он относит к непосредственному предшественнику третичной флоры Западной Сибири. А в образцах различных скважин найдены ископаемые семена олигоценовой палеофлоры водоемов, позволяющие судить об изменениях видового состава семейства Potamogetonaceae и появлении порядка 10 новых видов, например, *Potamogeton spiniferus* V. P. Nikit., *Potamogeton corticosus* Nikit., *Potamogeton erosus* Nikit. и вымерший *Potamogeton rotundus* V. P. Nikit. (Дорофеев, 1963; Никитин, 1967). Позднее в миоцене и плиоцене отмечается небольшое сокращение количества и уменьшение разнообразия водных растений рода *Potamogeton* (Никитин, 2006). Тем не менее, в семенных комплексах палеофлоры этого времени широко представлены виды рода *Potamogeton*, а именно *Potamogeton alpinus* Balb., *P. besczeulicus* Dorof., *P. vaginatus* Turcz., *P. pectinatus* L., *P. filiformis* Pers. (Дорофеев, 1963; Никитин, 1965). Также по данным Дорофеева (1963) в этот период появляются новые виды, в том числе *Potamogeton decipiens* V. Nikit. и *P. dravertii* Dorof., аналоги которых сохранились в современной европейско-сибирской флоре водоемов. В неоплейстоценовых отложениях также отмечается присутствие представителей Potamogetonaceae, в том числе *Potamogeton alpinus* (Адаменко, 1974). В плейстоценовую эпоху четвертичного периода происходило завершение формирования современной западносибирской флоры. Из этой эпохи до наших дней сохранились представители рода *Zannichellia* семейства Potamogetonaceae, в том числе *Zannichellia pedunculata* Reichenb.

В настоящее время исследователи продолжают работу по определению основных этапов эволюции представителей семейства Potamogetonaceae, опираясь на приведенные данные и дополняя их собственными современными работами. Так, Д.А. Дурникин, А.В. Мацюра, К. Янковский (2016) смогли определить, что в Западной Сибири семейство Potamogetonaceae в олигоцене было представлено 13 видами, из которых четыре вида являются реликтами этого периода и не встречаются в составе палеофлор последующих эпох кайнозоя. К ним относятся *Potamogeton tomskianum* Dorof., *P. auriculatus* V. P.

Nikit., *P. laceratus* V. P. Nikit. и *P. spiniferus* V. P. Nikit. Особое внимание этими учеными уделяется вымершим представителям второго рода в семействе Potamogetonaceae – *Drepanocarpella* V. P. Nikit., который на территории Западной Сибири в верхнем эоцене – нижнем олигоцене был представлен тремя видами: *Drepanocarpella antique* V. P. Nikit., *D. tymensis* V. P. Nikit. и *D. tavidensis* (Dorof.) V. P. Nikit., причем первый вид является реликтом эоцена.

Семейство Potamogetonaceae в плиоцене было представлено одним родом и 23 видами, а в плейстоцене – 21 видом растений. По данным Д. А. Дурникина, А. В. Мацюры и К. Янковского (2016) из списка рдестов среднего неоплейстоцена в настоящее время 15 видов встречается в различных районах Западной Сибири, 4 вида исчезло с территории Западной Сибири, это *P. acutifolius* Link ex Roem. & Schult. (ныне встречается только в Европейской части России и на Кавказе) (Гроссгейм, 1939), *P. asiaticus* A. Venn. (= *P. octandrus* Poir., = *P. miduhikimo* Makino) (в настоящее время дальневосточный вид, встречается в Приморье.), *P. malainus* Miq. (Восточная Сибирь, Даурия и юг Приморья), *P. oxurphyllus* Miq. (встречается только на юге Приморья). В плейстоцене во флоре западносибирских водоемов уже не встречаются 10 видов рдестов, из которых только *P. tepperi* A. Venn. остался в мировой современной флоре и обитает ныне в Австралии.

Исследованием ископаемых представителей семейства Potamogetonaceae в отложениях Евразии в недавнее время активно занимались европейские и американские специалисты. В результате были реконструированы этапы эволюции родов *Potamogeton* и *Stuckenia* Börner (Crow & Hellquist, 2000; Haynes & Hellquist, 2000; Haynes & Holm-Nielsen, 2003; Haynes et al., 1998b; Holub, 1997; Kaplan, 2008; Doweld, 2015). Что касается Ruppiaceae, то по ним сведений значительно меньше. Вероятнее всего, эти виды на сегодня – наиболее поздно отделившиеся «морские травы» в эволюционной истории (Les et al., 1997).

#### 1.6. Хозяйственное значение

Морские травы в прошлом активно использовались в хозяйственной деятельности (Голенкин, 1898; Orth, 2006). Семена *Zostera*, перемолотые в муку, использовались в пищу мексиканскими индейцами. Из листьев *Posidonia australis* аборигены Австралии получали грубую ткань. По всему миру выносимые после штормов на берег в большом количестве морские травы использовали в качестве «соломы» - то есть, как сырьё для изготовления упаковочных и набивочных материалов, бинтов, бумаги, корзин, утеплителя, стройматериалов и т.д., а также в качестве удобрений – компоста или, после сжигания, золы (Голенкин, 1898; Orth, 2006). Представители рода *Zostera* составляли основную массу добычи. При благоприятных условиях их выбросы могли иметь очень большой объём. Например, в недалеком прошлом, на некоторых участках побережья Чёрного моря, после штормов появлялись валы из *Zostera* до 1,5 метров высотой, а ежегодный объём добычи достигал тысяч тонн (Морозова-Водяницкая, 1939). Всё это прекратилось в 1930-е годы, когда болезнь, вызванная *Labyrinthula zosterae*, практически полностью уничтожила «луга» *Zostera*. Они частично восстановились спустя несколько десятилетий, но, из-за роста антропогенного пресса на прибрежные воды, так и не достигли прежней площади. В СССР добыча трав наиболее активно велась на Дальнем Востоке с 1934 г., Белом и Черном морях с 1935 г. и 1938 г., соответственно, - вплоть до 1960-х годов (Кардакова, Кизеветтер, 1953; Кулепанов, 2005).

Из *Zostera* был выделен пектин, который используется в медицинских целях, в качестве БАД пищевых добавок и продуктов лечебно-профилактического назначения. Перспективно применение *Zostera* в фармакологии и косметологии (Ovodov et al., 1971; Аминина, 2005). В результате исследований химического состава *Phyllospadix iwatensis* выявлено более высокое (по сравнению с *Zostera marina*) содержание клетчатки, что позволяет рассматривать этот вид как источник получения не только полисахаридов пектиновой природы, но и гелеобразователя филлорината натрия (Кушева и др., 2001).

Масштабных заготовок морских трав в настоящее время не ведётся, однако продолжается оценка их промысловых запасов (Митина и др., 2016). Морские травы чаще привлекают внимание в природоохранном аспекте как местообитание гидробионтов, в том числе промысловых (омаров, мидий, крабов, креветок, рыб). Было подсчитано, что в 1997 г. в США *Zostera*

способствовала добыче морепродуктов на сумму более \$153 млн (Hoshika et al., 2006).

Несмотря на то, что заросли пресноводных видов высших Alismatales могут мешать движению маломерных судов, после профилактической очистки фарватера (Erftemeijer, 2006) от зарастания они, зачастую, находят хозяйственное применение - активно используются в фитомелиоративных целях для защиты берегов от размывания, используются для кормления скота, в качестве удобрений, а также популярны в народной медицине и в аквариумистике. Помимо прочего, клубенькообразные корневища Potamogeton могут употребляться в пищу (Садчиков, 2019).

## Глава 2. Материал и методы исследования

### 2.1. Филогенетический анализ высших Alismatales

Для определения регионов происхождения и реконструкции вероятных сценариев расселения высших Alismatales кладистическим методом (Hall, 2011) были проанализированы локусы всех 15 родов пяти семейств высших Alismatales. В исследовании были проанализированы данные по 87 видам (из 249 описанных) высших Alismatales (Таблица 4), распространенным в разных частях ареала, посредством филогенетического метода анализа данных (Wiens, 2000).

Таблица 4. Количество видов исследованных родов высших Alismatales – общее число и число изученных в настоящей работе (APG IV, 2016; POWO, 2023; Macfarlane et al., 2017).

Род	Видов, всего	Видов, исследуемых	Доля исследуемых видов от общего числа, %
<i>Posidonia</i>	9	8	88
<i>Ruppia</i>	8	4	50
<i>Amphibolis</i>	2	2	100
<i>Cymodocea</i>	3	2	67
<i>Oceana</i>	1	1	100
<i>Halodule</i>	6	4	66
<i>Syringodium</i>	2	2	100
<i>Thalassodendron</i>	2	2	100
<i>Zostera</i>	16	15	94
<i>Phyllospadix</i>	6	5	83
<i>Althenia</i>	9	7	78
<i>Groenlandia</i>	1	1	100
<i>Potamogeton</i>	165	20	12
<i>Stuckenia</i>	10	7	70
<i>Zannichellia</i>	9	7	78
Всего	249	87	34

Для филогенетического анализа были выбраны гены, традиционно используемые в филогенетических исследованиях: 5.8S rRNA, 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). В качестве внешней группы (outgroup) были выбраны таксоны Alismatales, родственные исследуемым родам: *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Hydrocharitaceae) и *Scheuchzeria palustris* F. Muell. (Scheuchzeriaceae) (APG IV, 2016). Источниками данных для филогенетического анализа послужили нуклеотидные последовательности генов из собранных образцов и последовательности ДНК из открытой базы данных National Center for Biotechnology Information (GenBank NCBI).

Поиск потенциальных мест для сбора образцов осуществлялся с помощью баз данных Web of science, Scopus, Russian science citation index, GBIF путём использования ключевых слов (Alismatales, sea grasses, Posidoniaceae, Ruppiaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae, Potamogetonaceae) и в гербарных коллекциях.

Сбор производился путем осмотра участков побережья, отдельно выделялись места, потенциально подходящие по структуре береговой линии для аккумуляции береговых выбросов – мысы и искусственные выступы. Общая протяжённость выполненных нами маршрутов составила 96 километров. При обнаружении выбросов высших Alismatales обследовались прибрежные воды на глубинах до 7 метров. Выбирались участки площадью 100 м<sup>2</sup>, дно осматривалось с помощью сноркелинга либо лекговодолазной техники, выполнялся поиск сообществ высших Alismatales. При их обнаружении, отделялись части растений с корнями и листьями, производилось описание с фотографированием, привязка координат GPS. Целые растения высушивались в гербарной сетке, а отдельные образцы в силикогеле. Остатки выброшенных на берег растений также были использовались в случае хорошей сохранности. Для

определения таксономической принадлежности морских трав и водорослей использовались определители (Цвелев, 2000; Green, Short, 2003).

Сбор образцов высших Alismatales (17 видов из 14 точек) производился с 2014 по 2022 год с их последующей гербаризацией во время собственных экспедиций (за исключением образцов из Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова) в различных регионах России и зарубежом (Ростовская (*Potamogeton perfoliatus*, 17.06.2022, №16SG01, МНА), Калининградская (*Zostera marina*, 29.08.2021, №03SG06, МНА), Ленинградская (о. Гогланд (*Stuckenia pectinata*, 12.06.2019, LE)) и Сахалинская (о. Итуруп (*Zostera marina*, 15.08.2019, №03SG09, МНА; *Phyllospadix iwatensis*, 15.08.2019, №01SG02, МНА), о. Уруп (*Phyllospadix iwatensis*, 10.09.2019, №01SG01, МНА)) области, Приморский (о. Аскольд (*Zostera asiatica*, 20.07.2019, №02SG01, МНА)) и Камчатский край (*Zostera marina*, 29.08.2022, №03SG05, МНА; *Zostera japonica*, 29.08.2022, №05SG02, МНА; *Ruppia occidentalis*, 29.08.2022, №14SG01, МНА), г. Москва, Ботанический сад МГУ имени М.В. Ломоносова (*Potamogeton lucens*, 9.06.2022, №15SG01, МНА; *Potamogeton* × *angustifolius*, 9.06.2022, №17SG01, МНА; *Potamogeton acutifolius*, 9.06.2022, №20SG01, МНА), Бразилия (*Halodule emarginata*, 19.10.2018, №10SG01, МНА), Куба (*Syringodium filiforme*, 3.12.2016, №11SG01, МНА; *Halodule wrightii*, 3.12.2016, №09SG01, МНА), Джибути (*Cymodocea rotundata*, 26.02.2022, №07SG01, МНА), ОАЭ (*Syringodium isoetifolium*, 10.09.2017, №12SG01, МНА), Вьетнам (*Oceana serrulata*, 29.09.2016, №08SG01, МНА), Новая Каледония (*Thalassodendron ciliatum*, 10.11.2014, MWG).

Коллектирование проводилось посредством междисциплинарной сети полевого сбора научного материала «Окружающий мир РГО» (6 видов из 12 точек) с последующими фотографированием, привязкой координат GPS, гербаризацией образцов из различных регионов России и зарубежа: Республики Крым (*Zostera marina*, коллектор Е.А.Аристархова, 29.08.2020, №03SG12, МНА) и Карелия (*Zostera marina*, коллектор И.А.Чернова, 28.07.2017, №03SG07, МНА), Мурманская (*Zostera angustifolia*, коллектор М.А.Кузнецов,



7.07.2021, №03SG10, МНА; *Potamogeton filiformis*, коллектор И.Ю.Попов, 06.07.2022, №19SG01, МНА), Калининградская (*Zostera marina*, коллектор К.А.Симакова, 9.07.2022, №03SG11, МНА) и Сахалинская области (*Zostera asiatica*, коллектор Е.А.Глазкова, 16.08.2021, №02SG02, №03SG03, МНА; *Zostera japonica*, коллектор Е.А.Глазкова, 16.08.2021, №05SG01, МНА; *Phyllospadix iwatensis*, коллектор Е.А.Глазкова, 30.08.2021, №01SG03, коллектор А.А.Романов, 30.08.2021, № 01SG04, коллектор И.Ю.Попов, 30.08.2021, №01SG05, МНА), Приморский (*Zostera marina*, коллектор Е.А.Глазкова, 14.08.2021, №03SG01, 8.09.2021, №03SG02, №03SG08, МНА) и Камчатский край (*Zostera marina*, коллектор И.Ю.Попов, 18.06.2021, №03SG04, МНА), Турция (*Cymodocea nodosa*, коллектор И.Ю.Попов, 4.09.2020, №06SG01, МНА).

Помимо этого, для анализа распространения высших Alismatales были проанализированы все основные центры сбора коллекций морских однодольных растений в России. Для работы было выбрано 12 гербариев: Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (MW) и географического факультета (MWG), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА), Санкт-Петербургского государственного университета (ЛЕСВ), Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН (КАМ), Института морской геологии и геофизики ДВО РАН (SAK), Балтийского федерального университета им. Иммануила Канта, Институт живых систем (KLGU), Кроноцкого заповедника (г. Елизово), Музея Мирового океана (г. Калининград), Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН (г. Москва) и его Атлантического отделения (г. Калининград) (акронимы гербариев отсутствуют). В коллекцию были включены не смонтированные образцы (6 видов из 12 точек) из различных регионов России и зарубежом: Краснодарский край (*Zostera marina*, коллектор У.В.Симакова, 3.07.2011, №03SG20, МНА; *Zostera noltii*, коллектор У.В.Симакова, 25.05.2007, №04SG01, МНА; *Zannichellia palustris* subsp. *major*, коллектор У.В.Симакова, 5.09.2015,

№21SG01, МНА; *Stukenia pectinata*, коллектор У.В.Симакова, 12.09.2015, №22SG02, 4.07.2011, №22SG03, МНА), Республики Дагестан (*Potamogeton crispus*, коллектор С.В.Купцов, 24.08.2018, №18SG01, МНА; *Stukenia pectinata*, коллектор С.В.Купцов, 19.07.2019, №22SG01, МНА) и Карелия (*Zostera marina*, коллектор У.В.Симакова, 1.08.2010, №03SG15, 2.08.2010, № 03SG19, МНА; *Ruppia maritima*, коллектор У.В.Симакова, 2.08.2010, №13SG02, МНА), Мурманская область (*Zostera marina*, коллектор У.В.Симакова, 9.08.2015, №03SG13, МНА), Чукотский автономный округ (*Zostera marina*, коллектор У.В.Симакова, 27.07.2011, №03SG14, 18.07.2015, №03SG16, 18.07.2015, №03SG17, МНА; *Stuckenia pectinata*, коллектор У.В.Симакова, 18.07.2015, №03SG18, МНА) и Киргизская Республика (*Ruppia maritima*, коллектор У.В.Симакова, 1.06.2015, №13SG01, МНА).

Итого было собрано более 100 образцов, относящихся к 23 видам, 4 семействам (Приложение 1). Образцы (за исключением *Thalassodendron ciliatum*, 10.11.2014, MWG и *Stuckenia pectinata*, 12.06.2019, LE) переданы в гербарий ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (МНА), где был проведен контроль верности определения. Из собранных образцов для проведения молекулярно-генетических исследований было отобрано 12 видов (Таблица 5).

Таблица 5. Сборы высших Alismatales для молекулярно-генетических исследований.

Вид	№	Сборы	Место и дата сбора
<i>Cymodocea rotundata</i>	07SG01	А.А. Юрманова	Республика Джибути, г. Джибути, зал. Таджура, выбросы (26.02.2022).
<i>Oceana serrulata</i>	08SG01	А.А. Юрманова	Вьетнам, Провинция Кьензянг. Окрестности г. Hà Tiên. Ва Trai, материковая отмель (29.09.2016).
<i>Halodule emarginata</i>	10SG01	А.А. Юрманова	Бразилия, Штат Алагоас, Муниципалитет Пасу-ди-Камаражиби. Praia do Mого, материковая отмель (19.10.2018).

<i>Zostera asiatica</i>	02SG02	Е.А. Глазковой	Россия, Сахалинская обл., о. Сахалин, Южное побережье, солоноводная протока (16.08.2021).
<i>Zostera japonica</i>	05SG01	Е.А. Глазковой	Россия, Сахалинская обл., о. Сахалин, Южное побережье, солоноводная протока (16.08.2021).
<i>Zostera marina</i>	03SG01	Е.А. Глазковой	Россия, Приморский край, г. Владивосток, зал. Петра Великого, в выбросах (14.08.2021).
<i>Zostera noltii</i>	04SG01	У.В. Симаковой	Россия, Краснодарский край, Черное море, г. Адлер, на песках (25.05.2007).
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	01SG01	А.А. Юрманова	Россия, Курильские острова, о. Уруп, бух. Новокурильская, материковая отмель (10.09.2019).
<i>Potamogeton crispus</i>	18SG01	С.В. Купцова	Россия, Республика Дагестан, Аграханский лиман (24.08.2018).
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	16SG01	А.А. Юрманова	Россия, Ростовская область, г. Ростов-на-Дону, р. Дон, на отмели (17.06.2022).
<i>Potamogeton lucens</i>	15SG01	А.А. Юрманова	Россия, г. Москва, Ботанический сад МГУ имени М.В. Ломоносова, пруд (09.06.2022).
<i>Potamogeton × angustifolius</i>	17SG01	А.А. Юрманова	Россия, г. Москва, Ботанический сад МГУ имени М.В. Ломоносова, пруд (09.06.2022).

Экстракция тотальной ДНК из гербарных материалов проводилась с помощью набора DNeasy Plant Pro kit (Qiagen, Германия) в соответствии с инструкцией производителя:

1. В пробирку для разрушения тканей объемом 2 мл со стальным шариком помещали 100 мг растительной ткани и 500 мкл лизирующего раствора CD1.

2. Измельчение биологических образцов осуществляли на высокоэффективной автоматической системе гомогенизации TissueLyser II (Qiagen) в течение 5 минут с частотой 24Hz. После центрифугирования в течение 2 минут при 12 000 об/мин супернатант переносили в пробирку объемом 1,5 мл, добавляли 200 мкл раствора CD2, перемешивали на вортексе в

течение 5 с. Центрифугировали при 12 000 об/мин в течение 1 мин, супернатант перенесли в пробирку для сбора 1,5 мл, добавляли 500 мкл буфера APР, встряхивали в течение 5 с. Далее 600 мкл лизата загружали в спин-колонку MB и центрифугировали в течение 1 мин на скорости 12 000 об/мин. Далее спин-колонку MB промывали, добавив 650 мкл буфера AW1 и центрифугируя в течение 1 мин при 12 000 об/мин. После добавили 650 мкл буфера AW2 в спин-колонку MB, центрифугировали при 12 000 об/мин в течение 1 мин. Спин-колонку MB переносили в новую пробирку для сбора 1,5 мл, добавляли 50 мкл буфера EB в центр фильтрующей мембраны, центрифугировали в течение 1 мин при 12 000 об/мин. Выделенную ДНК хранили при -20 °С.

Таблица 6. Нуклеотидные последовательности праймеров для исследуемых локусов.

Ген	Праймер	Последовательности праймеров	Температурный режим ПЦР
5.8S	ITS5	5'-GGA AGT AAA AGT CGT AAC AAG G-3'	Начальная денатурация 98 °С – 30 с; 35 циклов: 98 °С – 30 с, 55 °С – 30 с, 72 °С – 30 с; финальная элонгация 72 °С – 5 мин
	ITS4	5'-TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-3'	
<i>trnL</i>	c	5'-CGA AAT CGG TAG ACG CTA CG-3'	Начальная денатурация 95 °С – 5 мин; 35 циклов: 95 °С – 30 с, 50 °С – 30 с, 72 °С – 2 мин; финальная элонгация 72 °С – 10 мин
	d	5'-GGG GAT AGA GGG ACT TGA AC-3'	
<i>rbcL</i>	RH1S	5'-ATG TCA CCA CAA ACA GAA ACT- 3'	Начальная денатурация 95 °С – 2 мин; 30 циклов: 95 °С – 1 мин, 50 °С – 1 мин, 72 °С – 3 мин; финальная элонгация 72 °С – 10 мин
	Z1204RS	5'-CCC TAA GGG TGT CCT AAA GTT- 3'	

Для амплификации фрагментов 5.8S, *trnL*, *rbcL* были использованы соответствующие праймеры (Zhang et al., 2008; Petersen et al., 2014; Rasmusson et al., 2021) (Таблица 6). Для ПЦР-амплификации использовали коммерческий набор «ПЦР-РВ» (Синтол, Россия) и амплификатор Bio-Rad C1000 Touch Thermal Cycler (Bio-Rad Laboratories, США).

Полученные ПЦР-продукты визуализировали методом горизонтального электрофореза в агарозном геле (1%) и окрашивали бромистым этидием (PanReas AppliChem, Испания). ПЦР-продукты вырезали из агарозного геля с последующей очисткой с помощью набора для очистки ДНК из агарозного геля «Cleanup Mini» (Евроген, Россия). Расшифровка нуклеотидных последовательностей проводилась по методу Сэнгера компанией «Евроген» с использованием прямого и обратного праймеров.

Анализ нуклеотидных последовательностей осуществляли в программах Ridom TraceEdit v. 1.1.0 и Mega v. X (Kumar et al. 2018). В результате молекулярно-генетических работ были получены нуклеотидные последовательности для 12 видов (5.8S – 7 последовательностей, *trnL* – 9, *rbcL* – 12) (Приложение 2). Полученные нуклеотидные последовательности депонированы в GenBank NCBI. Также для 76 видов были отобраны нуклеотидные последовательности из GenBank NCBI (5.8S – 55 последовательностей, *trnL* – 26, *nad7* – 23, *matK* – 39, *rbcL* – 54) (Таблица 7).

Таблица 7. Виды, использованные в филогенетическом анализе и референсные нуклеотидные последовательности из базы GenBank NCBI (полученные в ходе настоящего исследования нуклеотидные последовательности отмечены – \*).

Вид	5.8S	<i>trnL</i>	<i>nad7</i>	<i>matK</i>	<i>rbcL</i>
Posidoniaceae					
<i>Posidonia angustifolia</i>	GQ927719	–	GQ927731	–	–
<i>Posidonia australis</i>	GQ927720	–	GQ927732	KF488514	U80718
<i>Posidonia</i>	GQ927721	–	GQ927733	–	–

<i>coriacea</i>					
<i>Posidonia denhartogii</i>	GQ927722	–	GQ927734	–	–
<i>Posidonia kirkmanii</i>	GQ927724	–	GQ927736	–	–
<i>Posidonia oceanica</i>	GQ927725	–	GQ927737	–	U80719
<i>Posidonia ostenfeldii</i>	GQ927726	–	GQ927738	–	–
<i>Posidonia sinuosa</i>	GQ927727	–	GQ927739	–	–
Ruppiaceae					
<i>Ruppia cirrhosa</i>	KC505606	JQ034341	–	–	JQ034322
<i>Ruppia drepanensis</i>	KR263126	–	–	–	KR263140
<i>Ruppia maritima</i>	JQ034336	EF428420	–	–	JQ034323
<i>Ruppia megacarpa</i>	JQ034337	JQ034344	–	–	JQ034324
Cymodoceaceae					
<i>Amphibolis antarctica</i>	–	–	–	KF488499	KF488485
<i>Amphibolis griffithii</i>	–	–	–	KF488500	HQ901574
<i>Cymodocea nodosa</i>	AF102272	–	GQ927730	KF488501	KF488486
<i>Cymodocea rotundata</i> 07SG01	*	*	–	–	*
<i>Oceana serrulata</i> 08SG01	*	*	–	–	*
<i>Halodule pinifolia</i>	MF371463	–	–	–	KP739816
<i>Halodule uninervis</i>	KP739819	–	–	KP739817	AY952436
<i>Halodule wrightii</i>	KM609952	–	–	JN225379	HQ901575
<i>Halodule emarginata</i> 10SG01	*	*	–	–	*
<i>Syringodium filiforme</i>	–	–	–	KF488511	KF488496
<i>Syringodium isoetifolium</i>	–	–	–	–	U80691
<i>Thalassodendron</i>	–	–	–	KF488513	KF488498

<i>ciliatum</i>					
<i>Thalassodendron pachyrhizum</i>	—	—	—	—	U80692
Zosteraceae					
<i>Zostera angustifolia</i>	—	GQ24566 7	—	—	HQ901570
<i>Zostera asiatica</i> 02SG02	—	*	—	—	*
<i>Zostera caespitosa</i>	—	—	—	AB096162	AB125351
<i>Zostera capensis</i>	—	—	—	AB096165	AM235166
<i>Zostera capricorni</i>	AY077996	—	—	AB096167	AY077963
<i>Zostera caulescens</i>	—	—	—	AB096163	AB125350
<i>Zostera japonica</i> 05SG01	*	*	—	—	*
<i>Zostera marina</i> 03SG01	—	—	—	—	*
<i>Zostera mucronata</i>	AY077993	—	—	AB096168	U80732
<i>Zostera muelleri</i>	AY078005	—	—	—	AY077962
<i>Zostera nigricaulis</i>	—	—	—	—	JQ995756
<i>Zostera noltii</i> 04SG01	*	*	—	—	*
<i>Zostera novazelandica</i>	AY077994	—	—	AB096173	—
<i>Zostera polychlamys</i>	—	—	—	—	JQ995759
<i>Zostera tasmanica</i>	AY077989	—	—	AB096171	U80730
<i>Phyllospadix iwatensis</i> 01SG01	—	*	—	—	*
<i>Phyllospadix japonicus</i>	—	—	—	—	JQ995760
<i>Phyllospadix scouleri</i>	MG215992	—	—	KF632812	MF963149
<i>Phyllospadix serrulatus</i>	MG216549	—	—	—	—
<i>Phyllospadix torreyi</i>	AY077985	—	—	—	U80731

<i>Potamogetonaceae</i>					
<i>Althenia australis</i>	–	–	–	LC054845	U80729
<i>Althenia bilocularis</i>	AB906894	–	–	LC054846	AB906851
<i>Althenia cylindrocarpa</i>	AB906893	–	–	LC054848	LC054883
<i>Althenia patentifolia</i>	–	–	–	LC054849	–
<i>Althenia preissii</i>	AB906892	–	–	–	AB906849
<i>Althenia filiformis</i>	–	–	–	–	AB906848
<i>Althenia orientalis</i>	AB906891	–	–	–	LC054880
<i>Groenlandia densa</i>	KY214178	DQ78641 6	–	KU127320	HQ901571
<i>Potamogeton alpinus</i>	MH171010	EF428412	FJ932542	JN966452	KC483599
<i>Potamogeton compressus</i>	KF270905	EF428415	FJ932544	JN895087	–
<i>Potamogeton crispus</i> 18SG01	–	–	–	–	*
<i>Potamogeton foliosus</i>	MK355989	AY71428 2	–	MK520470	MK526420
<i>Potamogeton gayi</i>	KT634294	KT63427 8	–	–	–
<i>Potamogeton ochreatus</i>	GU814252	–	–	–	–
<i>Potamogeton schweinfurthii</i>	HQ263537	–	–	–	–
<i>Potamogeton illinoensis</i>	MF694363	DQ78643 2	–	–	MK526423
<i>Potamogeton wrightii</i>	KX059457	AB69513 1	FJ932509	JF955646	JF943583
<i>Potamogeton pusillus</i>	KF270914	EF428409	FJ932540	JF955637	JF943574
<i>Potamogeton perfoliatus</i> 16SG01	–	–	–	–	*
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	LC374660	GQ24529 9	–	LC374777	–
<i>Potamogeton distinctus</i>	KY695272	AB74401 3	FJ932534	JF955616	JF943549
<i>Potamogeton</i>	MH171001	EF174576	FJ932541	KX677109	MK924749



<i>gramineus</i>					
<i>Potamogeton lucens</i> 15SG01	*	*	—	—	*
<i>Potamogeton natans</i>	JX012090	AB74401 2	FJ932524	HQ593396	HQ590220
<i>Potamogeton nodosus</i>	LC374649	DQ78643 5	—	LC374738	MK925540
<i>Potamogeton octandrus</i>	MN912265	AB74400 9	FJ932546	MK435612	JF943562
<i>Potamogeton maackianus</i>	JF977905	EF428401	FJ932532	JF955625	JF943558
<i>Potamogeton x angustifolius</i> 17SG01	*	*	—	—	*
<i>Stuckenia pamirica</i>	FJ956807	EF428397	FJ932528	—	—
<i>Stuckenia striata</i>	—	DQ78642 1	—	—	—
<i>Stuckenia vaginata</i>	KF270928	EF428399	FJ932530	KC475959	KC484182
<i>Stuckenia amblyophyla</i>	LC374677	—	—	LC374792	—
<i>Stuckenia filiformis</i>	LC374679	KT17531 0	FJ932538	JN966699	MK526762
<i>Stuckenia macrocarpa</i>	MH427638	—	—	—	—
<i>Stuckenia pectinata</i>	KY407965	AB48845 7	FJ932533	—	MH658701
<i>Zannichellia major</i>	—	—	—	—	AB906861
<i>Zannichellia andina</i>	—	DQ78641 7	—	—	—
<i>Zannichellia aschersoniana</i>	—	—	—	LC055428	LC054886
<i>Zannichellia palustris</i>	LC479816	AB81888 8	105943820 1	KT302147	HQ901572
<i>Zannichellia palustris subsp. major</i>	AB906899	—	—	LC054854	AB906861
<i>Zannichellia obtusifolia</i>	AB906902	—	—	—	—
<i>Zannichellia peltata</i>	AB906903	—	—	—	—

Hydrocharitaceae					
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	MG215991	–	–	–	MG226140
Scheuchzeriaceae					
<i>Scheuchzeria palustris</i>	MG216491	DQ78641 4	–	MG217038	MK925546

Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью программы Mafft v. 7, используя модель G-INS-i (Katoh & Toh, 2010). После удаления низкоинформативных участков в начале и в конце последовательностей общая длина выравнивания для каждого локуса составила: 5.8S – 1017 п.н., *trnL* – 762 п.н., *nad7* – 895 п.н., *matK* – 719 п.н., *rbcL* – 1334 п.н. После объединения отдельных выравниваний в единую матрицу ее длина составила 4727 п.н.

Филогенетические деревья строились методом Байеса (BI). Набор молекулярно-генетических данных анализировался с использованием байесовского метода, реализованного в программе Beast v. 1.10.1. (Drummond & Rambaut, 2007). Для выравненных нуклеотидных матриц наиболее подходящая модель нуклеотидных замен, параметр формы  $\alpha$  и доля неизменных сайтов (*pinvar*) оценивались с использованием байесовского информационного критерия (BIC) с помощью программы jModelTest v. 2.1.10 (Darriba et al., 2012). Для кодирующих белок последовательностей данные параметры определялись для каждой нуклеотидной позиции в триплете. Полученные значения представлены в Таблице 8.

Таблица 8. Модели замены нуклеотидов для исследуемых генетических маркеров.

Маркер	Модель	<i>pinvar</i>	$\alpha$ shape
5.8S	GTR+I+G	0,1740	2,1200
<i>matK</i> , 1й нуклеотид в триплете	GTR+I	0,3990	–
<i>matK</i> , 2й нуклеотид в триплете	GTR+I	0,4190	

<i>matK</i> , 3й нуклеотид в триплете	GTR+G	–	1,8610
<i>nad7</i>	F81+G	–	0,0390
<i>rbcL</i> , 1й нуклеотид в триплете	HKY+I	0,8530	–
<i>rbcL</i> , 2й нуклеотид в триплете	F81+I	0,8620	–
<i>rbcL</i> , 3й нуклеотид в триплете	HKY+G	–	0,7430
<i>trnL</i>	HKY+I+G	0,1480	0,6760

В качестве модели видообразования использовалось древо-предшественник типа Yule. Расчетная сходимость параметров, эффективный размер выборки (ESS) и период выгорания проверялись с помощью программы Tracer v. 1.7.1. (Drummond & Rambaut, 2007). Байесовский анализ проводился со следующими параметрами: случайное начальное древо, количество запусков – 2, число параллельных цепочек – 4, количество поколений –  $5 \times 10^6$ , запись параметров каждого сотого поколения и параметр отжига – 25%. Просмотр и редактирование деревьев осуществляли в программах FigTree (v. 1.4.2) и Adobe Photoshop CC (19.0).

## 2.2. Наблюдения выбросов морских высших Alismatales

Выбросы морских высших Alismatales, в зависимости от рельефа берега и преобладающих ветроволновых условий, могут иметь большие объёмы и регулярно появляться на определённых участках побережья. Подобные валы могут оказать влияние на формирование рельефа берегов, например, дюн на берегах Мавритании (Hemminga & Nieuwenhuize, 1990). Из-за большого объема, они также находили хозяйственное применение в прошлом (Морозова-Водяницкая, 1939). Такие выбросы состоят не только из листьев, но и целых растений, что указывает на один из способов распространения морских трав – отделившиеся от субстрата части растений могут переноситься течением,

волнами и ветром, а затем, укорениться в другом месте при наличии подходящих условий. Это означает, что исследование таких объектов может послужить источником сведений о механизмах расселения.

Для того чтобы охарактеризовать возможности естественного расселения морских «высших» Alismatales на большие расстояния, а именно, выяснить, насколько возможно гидрохорное распространение фрагментов вегетативных побегов, и целых растений, отделившихся от субстрата, на большие расстояния, и колонизация удалённых от центра происхождения участков, нами использована методология «анализа ситуаций» (case study), то есть рассмотрение явления путём проработки отдельных примеров.

Было выполнено исследование выбросов растений на нескольких участках побережья. При обнаружении высших Alismatales на берегах оценивались возможные ближайшие места происхождения, в случае же их отсутствия в выбросах, оценивалось расстояние до ближайшего местообитания и факторы, препятствующие распространению. Ближайшие точки находок растущих морских трав к наблюдавшимся участкам определялись по базе данных GBIF (2023), публикациям и визуально в ходе наблюдения литорали. Такие наблюдения выполнялись на берегах российской части Балтийского моря и Курильских островов (как со стороны Охотского моря, так и со стороны Тихого океана). Аналогичные наблюдения велись во всех точках сбора материала.

Исследования участков Балтийского моря были выполнены более основательно, поскольку для этого имелись результаты многолетних наблюдений других исследователей. В связи с этим, с помощью ресурса «Russian science citation index» были выявлены публикации, в которых сообщалось о морских высших Alismatales российской части Балтийского моря, то есть прибрежных вод Калининградской и Ленинградской областей. Затем был выполнен поиск сведений о находках морских трав в гербарных коллекциях. На основании полученных данных были выявлены участки побережья, на которых ожидалось обнаружение морских высших Alismatales.

Данные для анализа пространственных закономерностей распространения морских однодольных в береговых выбросах базируются как на гербарных коллекциях и данных о видовом составе морских береговых выбросов, полученных Атлантическим отделением Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН в период с 2006 по 2020 гг, так и собственных полевых сборах, проведенных в российской части побережий юго–восточной части Балтийского моря (Калининградская область) – Самбийском полуострове и Куршской косе с 23 по 29 сентября 2020 г в период отсутствия штормов. Для проведения полевых наблюдений, направленных на регистрацию присутствия в береговых выбросах видов рода *Zostera*, были выбраны 11 районов на берегу Балтийского моря, в том числе 7 на Самбийском полуострове и 4 на Куршской косе.

В каждой точке, отмеченной как точка гербарного сбора *Zostera* нами проводился сбор морских трав и сопутствующих видов. Маршруты проходили по линии береговых выбросов, начинались за 500 метров до обозначенных координат и продолжались 500 метров после пересечения этой точки. В случае присутствия нескольких полос береговых выбросов маршрут проходил для каждой полосы отдельно. На всех маршрутах производился сбор и закладка в гербарий выброшенных на берег растений, их описание с фотографированием и привязкой координат GPS, замерялась толщина слоя выбросов, его протяженность, расстояние до уреза воды. Число обнаруженных листьев морских трав и целых растений считалось отдельно, отмечалась степень жизненности растений, которая могла указать на время выброса. В ходе работы экспедиции Русского географического общества «Гогланд» (2017-2021) осматривались берега внешних островов Финского залива (Мощный, Соммерс, Гогланд, Большой Тютерс) с целью регистрации выбросов высших Alismatales.

Что касается Курильских островов, то возможности их исследования были и остаются ограниченными. Данных о выбросах трав в прошлом недостаточно для проведения исследования, аналогичного выполненному на Балтийском море. На Курильских островах осматривались доступные участки побережья. Исследования выполнялись в ходе экспедиции Русского

географического общества «Восточный бастион – Курильская гряда». С 10 июля по 26 августа 2019 г. исследование выполнялось самостоятельно, в 2021 и 2022 г.г. аналогичные работы выполнены коллегами по утвержденной методике. Было обследовано более 100 км побережья островов Уруп и Итуруп.

### 2.3. Карпологические исследования высших Alismatales

Для оценки адаптации плодов высших Alismatales к гидрохорному распространению использовались как литературные, так и оригинальные данные, полученные в результате карпологических исследований представителей Zosteraceae.

Плоды *Phyllospadix iwatensis* (№01SG01) и *Zostera asiatica* (№02SG01) на поздних стадиях развития были собраны в ходе комплексной экспедиции Русского географического общества «Восточный бастион – Курильская гряда» в 2019 году. Плоды видов Zosteraceae, использованные для этого исследования, были зафиксированы и хранились в этаноле (70%). Все материалы были обезвожены и погружены в парафин перед препарацией. Поперечные срезы (TS) околоплодника толщиной 20-30 мм, сделанные с помощью скользящего микротомы, обрабатывали флороглюцинолом и соляной кислотой (чтобы выявить одревеснение клеточных стенок в различных зонах плодовой стенки) и фиксировали в глицерине (Прозина, 1960; O'Brien & McCully, 1981). Срезы микротомы исследовались с помощью светового микроскопа Leica DM1000, они были сфотографированы цифровой камерой Canon EOS D6, подключенной к микроскопу.

### 2.4. Морфологическая модель взаимоотношений высших Alismatales

С целью наиболее полного отражения картины эволюционных связей исследованных групп высших Alismatales была построена морфологическая филогенетическая модель, в основу которой были положены таблицы

морфологических признаков (Приложение 3). Были изучены по 37 признаков на основе оригинальных, собранных автором и литературных данных. Морфологические признаки были закодированы.

Были выбраны как количественные (количество тычинок, число карпелл, количество семядолей и др.), так и качественные (жизненная форма, особенности структуры листовой пластинки, ветвление корневища и др.) признаки, но лишь те, которые различаются хотя бы в отношении одного вида. Для анализа морфологических признаков был выбран эвристический анализ.

Филогенетический анализ матрицы морфологических признаков был проведен при помощи IQ-TREE, использован метод максимального правдоподобия (Maximum-Likelihood). Модель МК+F+ASC (модель Джукса-Кантора для морфологических данных) для филогенетического анализа была подобрана в ModelFinder по байесовскому критерию (BIC). Для оценки достоверности результатов использовался метод бутстрэпа. Консенсусная кладограмма была визуализирована в FigTree v.1.4.4.

## Глава 3. Результаты

### 3.1. Результаты филогенетического анализа

#### 3.1.1. Филогенетические взаимоотношения высших Alismatales

Проведенный анализ пяти фрагментов (*matK*, *5.8S*, *nad7*, *rbcL*, *trnL*) позволил построить оригинальное байесовское филогенетическое дерево «высших» Alismatales (Рисунок 9, Рисунок 10), где все роды образуют монофилитические группы.

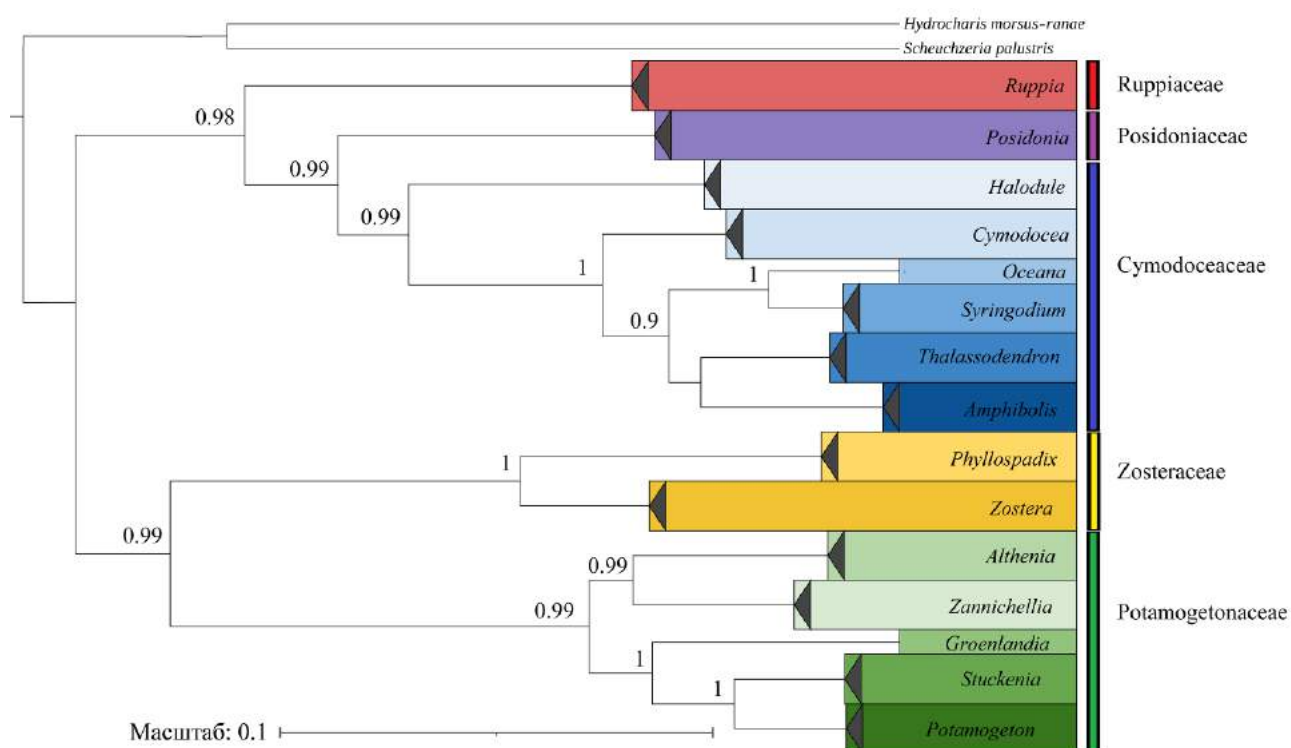


Рисунок 9. Генерализованное филогенетическое дерево с выделением родов исследуемых семейств «высших» Alismatales и внешней группы: *Hydrocharis morsusranae* и *Scheuchzeria palustris*. Над горизонтальными линиями показаны значения Байесовских апостериорных вероятностей (<0,9 не указаны).



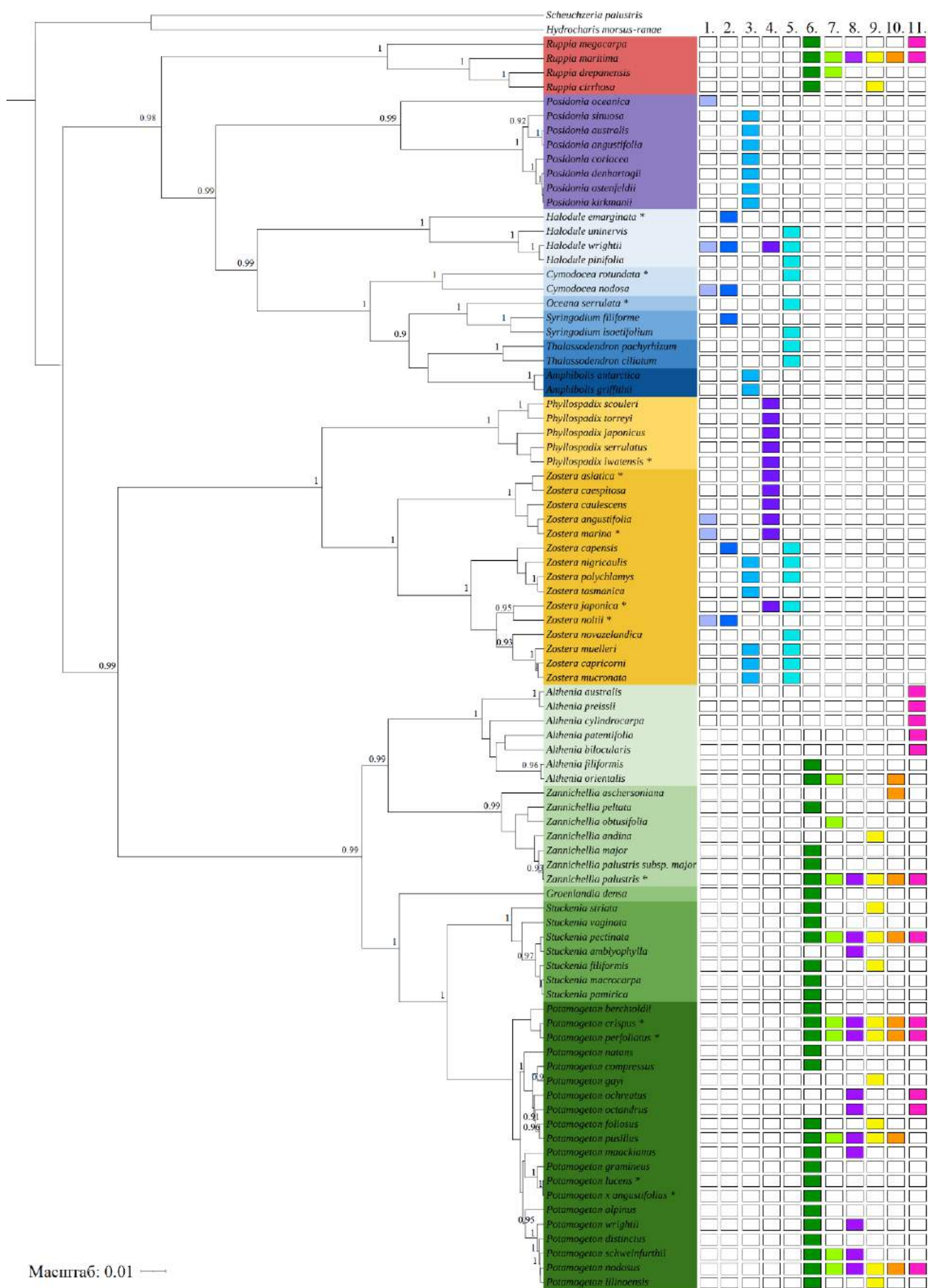


Рисунок 10. Филогенетическое дерево для исследованных «высших» Alismatales с указанием ареалов (1 – воды Северной Атлантики; 2 – тропические

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).

Все исследуемые таксоны разделяются на две сестринские клады, включающие семейства Ruppiaceae, Posidonaceae, Cymodoceae с одной стороны (Рисунок 11) и Zosteraceae, Potamogetonaceae – с другой (Рисунок 12).

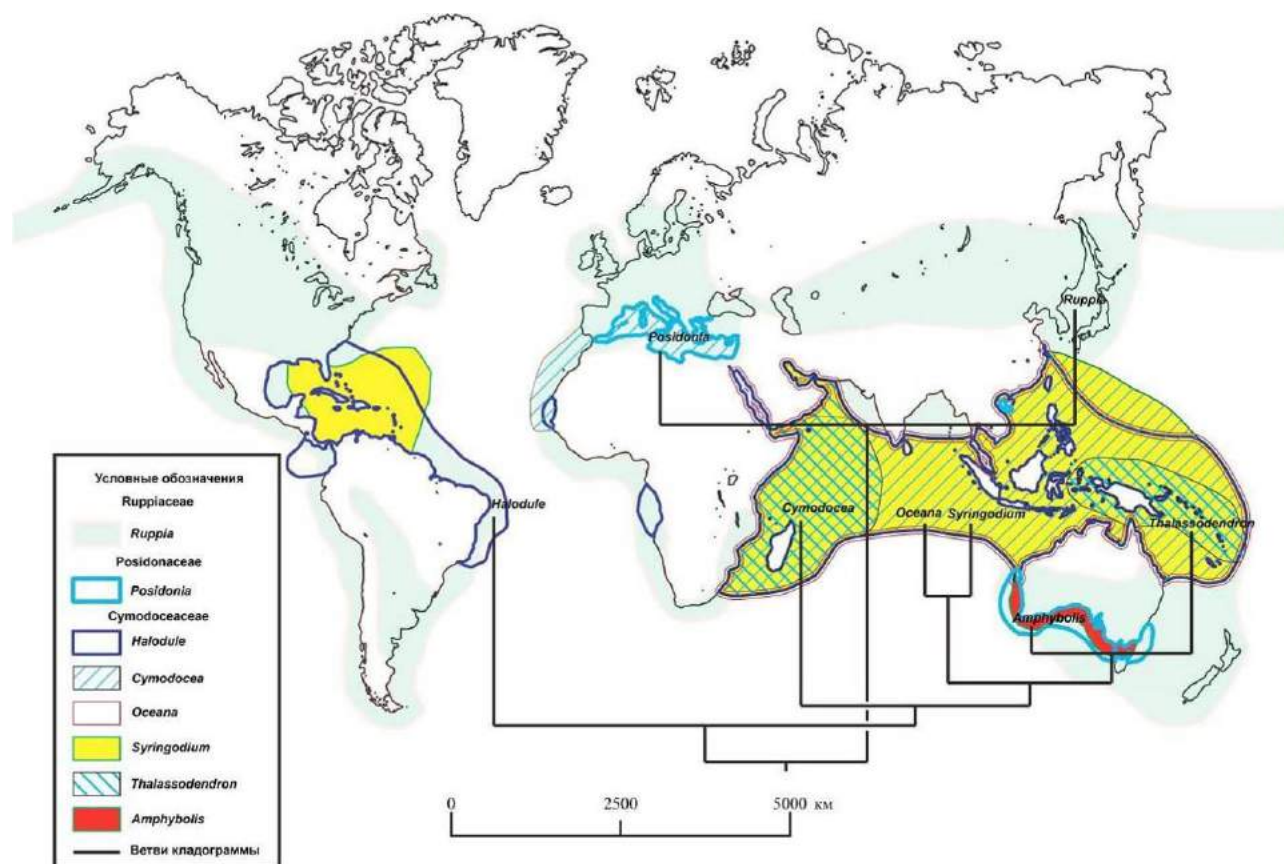


Рисунок 11. Картосхема филогенеза и рецентных ареалов родов клады Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae.

По нашим результатам, в кладе Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae базальное положение занимает род *Ruppia*, затем в отдельные клады выделяются роды *Posidonia*, *Halodule* и *Cymodocea*. Далее следует разделение на подклады *Oceana-Syringodium* и *Thalassodendron-Amphibolis*.

В роде *Ruppia* базальным является произрастающий на материковом шельфе Австралии и образующий изолированные популяции в Японском море вид *R. megacarpa*, следующим обособляется космополитный вид *R. maritima*. Терминальное положение в роде занимают сестринские линии *R. drepanensis* и *R. cirrhosa*.

В роде *Posidonia* базальное положение занимает средиземноморский вид *P. oceanica*, далее в две отдельные сестринские терминальные подклады обособляются виды, распространенные на материковом шельфе западного побережья Австралии *P. sinuosa* (базальный), *P. australis*, *P. angustifolia* и *P. coriacea* (базальный), *P. denhartogii*, *P. ostensfeldii* и *P. kirkmanii*.

Базальным в семействе Cymodoceaceae является род *Halodule*. Первым на филогенетическом дереве в этом роде обособляется *H. emarginata*, произрастающий на материковом шельфе Юго-Восточной Бразилии, следующим отделяется распространенный в Индийском океане *H. unervis*, терминальное положение в роде занимают атлантический вид *H. wrightii* и распространенный у берегов Малайского архипелага *H. pinifolia*. Род *Cymodocea* представлен в анализе двумя видами: *C. rotundata*, распространенным в Индийском океане и *C. nodosa*, имеющим Средиземноморский тип распространения. Монотипный вид *Oceana serrulata* является базальной по отношению к роду *Syringodium*, представленным на филогенетическом дереве двумя сестринскими видами: *S. isoetifolium* и *S. filiforme*. Разделенные на две сестринские клады роды *Thalassodendron* и *Amphibolis* представлены на филогенетическом дереве следующими видами: распространенным на материковом шельфе западного побережья Австралии *T. pachyrhizum*, произрастающим в Индийском океане *T. ciliatum*,

распространенных вдоль западного и южного побережья Австралии *A. griffithii* и *A. antarctica* произрастающий также и по берегам Тасмании.

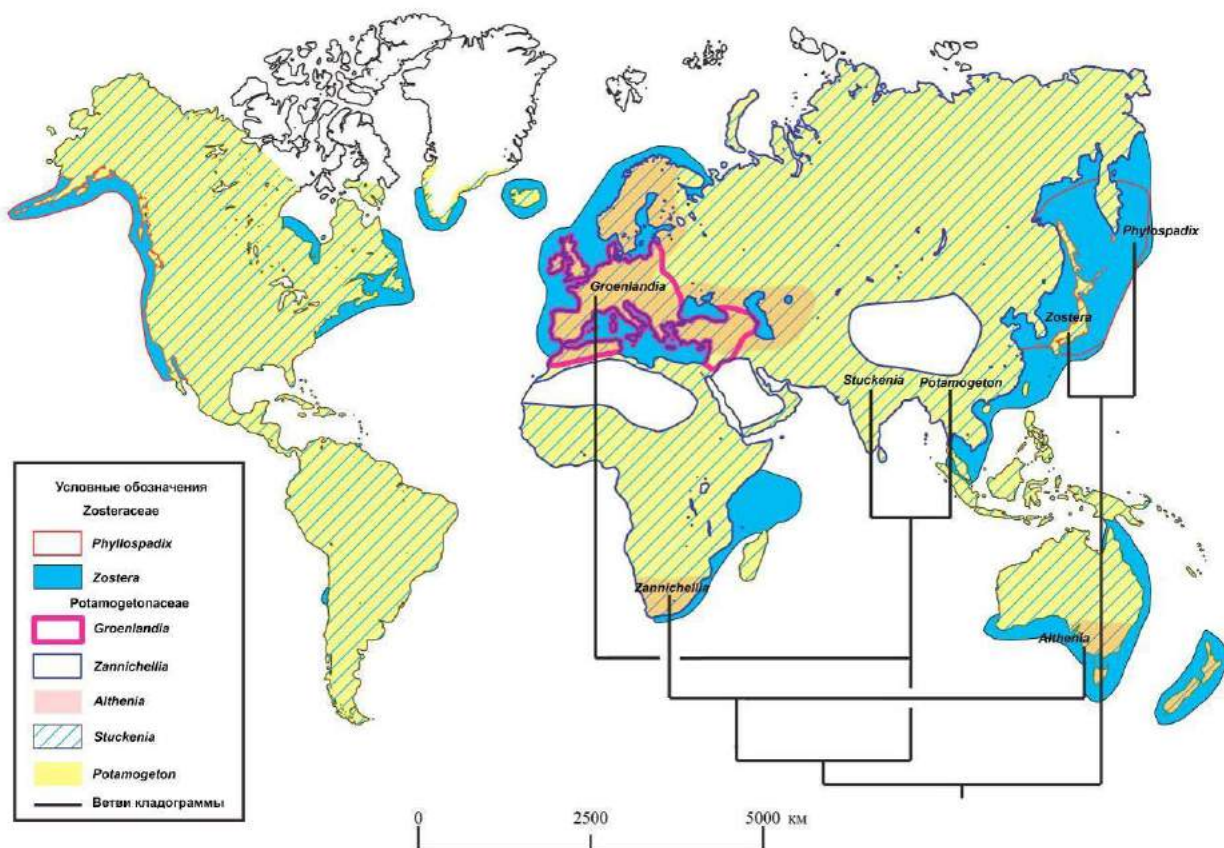


Рисунок 12. Картограмма филогенеза и рецентных ареалов родов клады Zosteraceae-Potamogetonaceae.

В кладе Zosteraceae-Potamogetonaceae базальное положение занимают представители семейства Zosteraceae: род *Phyllospadix*. Семейство Potamogetonaceae представлено на филогенетическом дереве двумя сестринскими ветвями: *Zannichellia-Althenia* и *Groenlandia-Stuckenia-Potamogeton* (с базальным родом *Groenlandia*).

Первым в семействе Zosteraceae отделяется род *Phyllospadix*, базальными в котором являются сестринские *P. scouleri* и *P. torreyi*, распространенные вдоль западных берегов Северной Америки. Во вторую субкладу этого рода



объединятся тихоокеанские виды с базальным *P. japonicus* и терминальными сестринскими *P. iwatensis* и *P. serrulatus*.

В роде *Zostera* базальной является субклада из двух сестринских видов произрастающих в морях Дальнего Востока *Z. asaitica* и *Z. caespitosa* с терминальными сестринскими видами *Z. marina*, распространенного в океанах и морях Северного полушария, и *Z. capricorni*, произрастающего вдоль северных берегов Евразии. Следующей отделяется ветвь с базальным, распространенным вдоль побережья Африки в Атлантическом и Индийском океанах, *Z. capensis*, с терминальными, произрастающим в Тихом океане вдоль побережий Австралии и Южной Америки, *Z. nigricaulis* и сестринскими *Z. polychlamis* и *Z. tasmanica*, распространенных вдоль южного побережья Австралии. В терминальной субкладе *Zostera* базальным является распространенный в Японском море вид *Z. japonica*., имеющим средиземноморско-каспийско-балтийский ареал видом *Z. noltii*. Терминальное положение в роде занимает клада с базальным новозеландским видом *Z. novazelandica*, после которой следует обособление произрастающей вдоль южного побережья Австралии и Тасмании *Z. muelleri* и двух сестринских *Z. capricorni* и *Z. mucronata* с таким же типом распространения.

В семействе Potamogetonaceae в отдельную кладу выделяются *Althenia* и *Zannichellia*. В роде *Althenia* большинство видов распространено на литорали и сублиторали Южной Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. Базальной в этом роде является клада из двух сестринских видов *A. australis* и *A. preissii*. Следующим обособляется *A. cylindrocarpa*, затем в отдельную кладу выделяются сестринские *A. patentifolia* и *A. bilocularis*. Терминальное положение в роде на байесовском филогенетическом дереве занимают сестринские виды *A. filiformis* и *A. orientalis*. В роде *Zannichellia* базальным является южноафриканский вид *Z. aschersonia*, следующими после которого обособляются сестринские западно-средиземноморские *Z. peltata* и *Z. obtusifolia*. Терминальное положение занимают две сестринские субклады, состоящие из западно-южноамериканской *Z. andina* и западно-

средиземноморской *Z. major*; и западно-средиземноморской *Z. palustris* subsp. *major* и космополитного вида *Z. palustris*.

В кладе *Groenlandia-Stuckenia-Potamogeton* базальным является монотипный род *Groenlandia*, распространенный в морях Европы. За ним следуют сестринские клады *Stuckenia* и *Potamogeton*. Базальным в роде *Stuckenia* является восточноамериканский вид *S. stirata*, терминальным к которому является *S. vaginata*, имеющий широкое распространение в пределах Голарктики вид. При следующем разделении происходит обособление подклад: первая состоит из базального, встречающегося на всех материках кроме Австралии *S. pectinata* и центральноазиатского *S. amblyophylla*; вторая клада включает голарктический вид *S. filiformis* (базальный в кладе), тибетский вид *S. pamirica* и североевразиатский *S. macrocarpa*.

В роде *Potamogeton* базальное положение занимает голарктический вид *P. berchtoldii*. Далее происходит обособление двух сестринских видов: евразийско-африканского вида *P. crispus* и произрастающего в Евразии, на севере Африки и востоке Северной Америки *P. perfoliatus*. Следующими в отдельную кладу выделяются *P. natans*, *P. compressus*, *P. gayi*, *P. ochreatus*, *P. octandrus*, *P. foliosus*, *P. pusillus*. Базальным в этой кладе является голарктический *P. natans*, следующими в отдельную субкладу обособляются распространенный на юго-востоке Южной Америки *P. gayi* и евразийский *P. compressus*, затем в следующую отдельную кладу выделяется Австралийский вид *P. ochreatus*, после него обособляется произрастающий в Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии *P. octandrus*, и терминальное положение в этой кладе занимают сестринские виды *P. foliosus*, произрастающий в Северной Америке, и *P. pusillus*, распространенный на всех материках кроме Австралии. Следующими в отдельную кладу в роде *Potamogeton* выделяются *P. taackianus*, *P. gramineus*, *P. lucens* и *P. × angustifolius*. Базальное положение в этой кладе занимает евроазиатский вид *P. taackianus*, следующим обособляется голарктический *P. gramineus*, терминальными являются сестринские *P. lucens* и *P. × angustifolius*, распространенные на территории Евразии. Терминальное

положение в роде *Potamogeton* занимает клада, включающая голарктические *P. alpinus* (базальный в кладе), азиатский *P. wrightii*, азиатский *P. distinctus*, африканский вид *P. schweinfurthii* и, занимающие терминальное положение в кладе и во всем роде американский *P. illinoensis* и космополитный *P. nodosus*.

### 3.1.2. Сравнение результатов оригинальных филогенетических исследований с литературными данными

В результате проведения филогенетического анализа, нами установлено, что высшие Alismatales делятся на две клады: Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae. Выделение клады Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae, выделяющейся на нашем байесовском филогенетическом дереве согласуется с большим количеством исследований (Les & Cleland, 1997; Les & Tippery 2013; Iles et al., 2013; Ross et al., 2016; Petersen et al., 2016; Du et al., 2016), чем выделение клады Zosteraceae-Potamogetonaceae (Les & Cleland, 1997; Les & Tippery 2013; Iles et al., 2013; Ross et al., 2016; Du et al., 2016).

Нами установлено, что семейство Potamogetonaceae является терминальным среди высших Alismatales, что также было выявлено в более ранних работах (Les & Cleland, 1997; Les & Tippery, 2013; Du et al., 2016). Однако эти данные не согласуются с данными работы Li & Zhou (2009), которые рассматривают семейства Potamogetonaceae и Zosteraceae, обособляющиеся в одну кладу, базальными по отношению к Posidonaceae и Cymodoceaceae.

Семейство Zosteraceae по результатам нашего исследования является сестринским к Potamogetonaceae, что подтверждает результаты ряда работ (Les & Cleland, 1997; Les & Tippery 2013; Ross et al., 2016; Du et al., 2016), однако ряд других авторов показали в своих работах другое положение Potamogetonaceae среди высших Alismatales. Например, Potamogetonaceae оказалось сестринским к Posidoniaceae и, в то же самое время, вместе с Posidoniaceae – базальным к остальным семействам высших Alismatales (Li &

Zhou, 2009). Наши результаты, показывающие, что семейство Posidoniaceae попадает в состав монофилетической группы клады Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae совпадают с данными, полученными в других исследованиях (например, Ples et al., 2013).

Нами выявлена монофилия семейства Cymodoceaceae, которая была подтверждена в ряде работ (Li & Zhou, 2009; Petersen et al., 2016), однако в то же самое время наши данные не согласуются с результатами некоторых исследователей, которые объединяли семейство Cymodoceaceae с семейством Ruppiaceae поскольку их исследования выявили полифилию этих семейств (Les & Cleland, 1997; Les & Tippery, 2013).

Таким образом, результаты проведенного филогенетического анализа согласуются с результатами более ранних исследований, сфокусированных на выявлении филогенетических взаимоотношений видов внутри семейств высших Alismatales. Полученный нами результат также уточняет филогенетические связи внутри родов высших Alismatales.

## 3.2. Результаты исследований выбросов морских высших Alismatales

### 3.2.1. Результаты наблюдений морских трав в российской части Балтийского моря

Побережье Балтийского моря омывает Ленинградскую и Калининградскую области России, в которых нами и велись наблюдения за морскими травами. Выбросы морских высших Alismatales в Ленинградской области, также как и сообщения о них или присутствие в гербарных коллекциях нами обнаружены не были. Были получены и проанализированы данные о распространении *Zostera marina* в Калининградской области. В результате анализа гербарных коллекций было обнаружено 7 образцов (точек сбора), с 1982 по 2020 гг. (Таблица 9). Из них только один образец – водолазный сбор произрастающей в субстрате *Zostera marina*, остальные же образцы – это сборы



из береговых выбросов. Единновременно, наибольшее количество целых растений *Zostera marina* – 11, было обнаружено в 26 июня 2011 г. на пляже города Зеленоградска (Зеленоградский муниципальный округ, Калининградская область). Представляет интерес также обнаруженный целый, крупный экземпляр *Zostera marina* с высокой жизнеспособностью в береговых выбросах на побережье Куршской косы у полевого стационара Биологической станции Зоологического института РАН «Фрингилла» (Зеленоградский муниципальный округ, Калининградская область) 25 июля 2020 г.

В результате наших полевых исследований (с 23 по 29 сентября 2020 г) морские травы были обнаружены в 3 из 7 обследованных районах Самбийского полуострова, то есть в западной (побережье г. Балтийск, п. Янтарный) и центральной (побережье п. Заостровье) частях полуострова, и во всех 4 обследованных точках Куршской косы (Таблица 9, Рисунок 13). В большинстве случаев встречались выброшенные листья морских трав, в то время как целые растения были единичны и подвержены значительной степени засыхания. Наибольшее скопление листьев морских однодольных растений с наименьшими признаками увядания, отмечено на побережье п. Заостровье – мысе Гвардейский. Всего было обнаружено 244 фрагмента листьев длиной от 7 до 35 см, 211 из них на 50 метрах маршрута. На побережье Куршской косы большинство экземпляров целых растений имели укороченные вегетативные побеги.



Рисунок 13. Точки обнаружения *Zostera marina* в Калининградской области (номера точек на рисунке соответствуют номерам в Таблице 9).

Таблица 9. Присутствие *Zostera marina* в береговых выбросах Самбийского полуострова и Куршской косы по гербарным данным и полевым сборам (номера точек в таблице соответствуют номерам на Рисунке 13).

№	Источник данных	Дата сбора	Точки обследования берега	Маршрут (старт/финиш)	Число листьев <i>Z. marina</i>	Число целых <i>Z. marina</i>
1	KLGU	12.08. 1999	Вислинская коса., п. Коса	–	0	3
	АО ИО РАН	01.07. 2010		–	0	6
2	Полевые сборы	25.09. 2020	Самбийский п–ов., г. Балтийск, Сев. мол	N 54.647137 E 19.874504 / N 54.653843 E 19.884376	8	2
3	KLGU	19.08. 1995	Самбийский п–ов., п. Мечниково	–	1	3
4	Полевые сборы	26.09. 2020	Самбийский п–ов.,	N 54.867211 E 19.932228 /	2	4

			п. Янтарный	N 54.876120 E 19.931143		
5	Полевые сборы	26.09.2020	Самбийский п-ов., п. Приморье	N 54.948080 E 20.018783 / N 54.946474 E 20.033910	0	0
6	Полевые сборы	26.09.2020	Самбийский п-ов., г. Светлогорск	N 54.944955 E 20.136625 / N 54.946283 E 20.152067	0	0
7	Полевые сборы	26.09.2020	Самбийский п-ов., п. Пионерский	N 54.955112 E 20.217565 / N 54.955417 E 20.233171	0	0
8	Полевые сборы	29.09.2020	Самбийский п-ов., п. Заостровье, мыс Гвардейский	N 54.960471 E 20.258877 / N 54.961471 E 20.271548	244	0
9	Полевые сборы	29.09.2020	Самбийский п-ов., г. Зеленоградск	N 54.960297 E 20.468554 / N 54.955593 E 20.454895	0	0
	АО ИО РАН	26.06.2011		–	0	10
10	Полевые сборы	23.09.2020	Куршская коса, п. Лесное	N 55.016148 E 20.610391 / N 55.023418 E 20.620873	42	6
	KLGU	04.07.2000		–	1	1
11	Полевые сборы	29.09.2020	Куршская коса, п. Дюна	N 55.049810 E 20.666673 / N 55.056441 E 20.677567	76	12
12	Полевые сборы	27.09.2020	Куршская коса, б.с. Фрингилла	N 55.091141 E 20.726306 / N 55.098690 E 20.735431	28	8
	ММО	20.07.2020		–	0	1
13	KLGU	06.08.1982	Куршская коса, т.б. Хвойное	–	0	1

14	Полевые сборы	27.09.2020	Куршская коса, Дюна Эфа	N 55.223326 E 20.888577 / N 55.230760 E 20.897399	10	8
----	---------------	------------	-------------------------	--	----	---

Все образцы морских трав, находящиеся в гербарных коллекциях и обнаруженные при полевых работах, были отнесены к *Zostera marina*. *Zostera noltii*, присутствие которой предполагалось (Герб, Володина, 2020), обнаружена не была (Iurmanov et. al., 2022c). На побережье города Балтийска и поселка Янтарный в выбросах также было обнаружено по одному экземпляру *Zannichellia palustris* (Potamogetonaceae), являющегося слабо галофильным видом, широко распространенный в Северном и Южном полушариях (Цвелев, 1984) и встречающимся в расположенном к западу от Самбийского полуострова Вислинском заливе (Labanauskas, 2000).

### 3.2.2. Результаты наблюдений морских трав на Курильских островах

В ходе исследований на сублиторалиях и в морских выбросах на побережье Курильских островов обнаружены представители семейства Zosteraceae (Рисунок 14), однако их биомасса не велика, о чем свидетельствуют немногочисленные в сравнении с водорослями, выбросы. Собранные образцы, отнесены к 3 видам семейства Zosteraceae, которые являются характерными элементами на литорали субтропических, умеренных и бореальных морей. Сообщества морских трав на острове Итуруп были отмечены на сублиторалиях бухты Касатка (Тихоокеанское побережье) и Лесозаводская (Охотоморское побережье) суммарной протяженностью 6 км. Все обнаруженные сообщества состояли из *Phyllospadix iwatensis*, в то время как *Zostera marina* отмечалась только в морских выбросах заливов Курильский, Одесский и Доброе начало на Охотоморской стороне острова. Итуруп. *Zostera asiatica* также была отмечена только в морских выбросах залива Курильский. На острове. Уруп же сообщества морских трав, также полностью состоящие из *Phyllospadix*

*iwatensis*, обнаружены на Охотоморском побережье в бухте Новокурильская и заливе Щукина суммарно протяженностью 3 км. Выбросы *Phyllospadix iwatensis* отмечались в непосредственной близости от лугов (Iurmanov et. al., 2022b).

На побережье острова Уруп, согласно литературным источникам, *Zostera marina* ранее не отмечалась. Нами этот вид обнаружен в морских выбросах в заливе Щукина к северу от мыса Васин (45° 37' 46.9" N 149° 27' 42.6" E) 3.09.2019 г. Там же, 4.09.2019 г. Е. А. Глазковой был собран образец *Zostera marina* № EG-337 (LE). Ранее этот вид был известен на Южных Курилах с островов Итуруп, Кунашир и Шикотан (Баркалов, 2009; Takahashi, 2015).

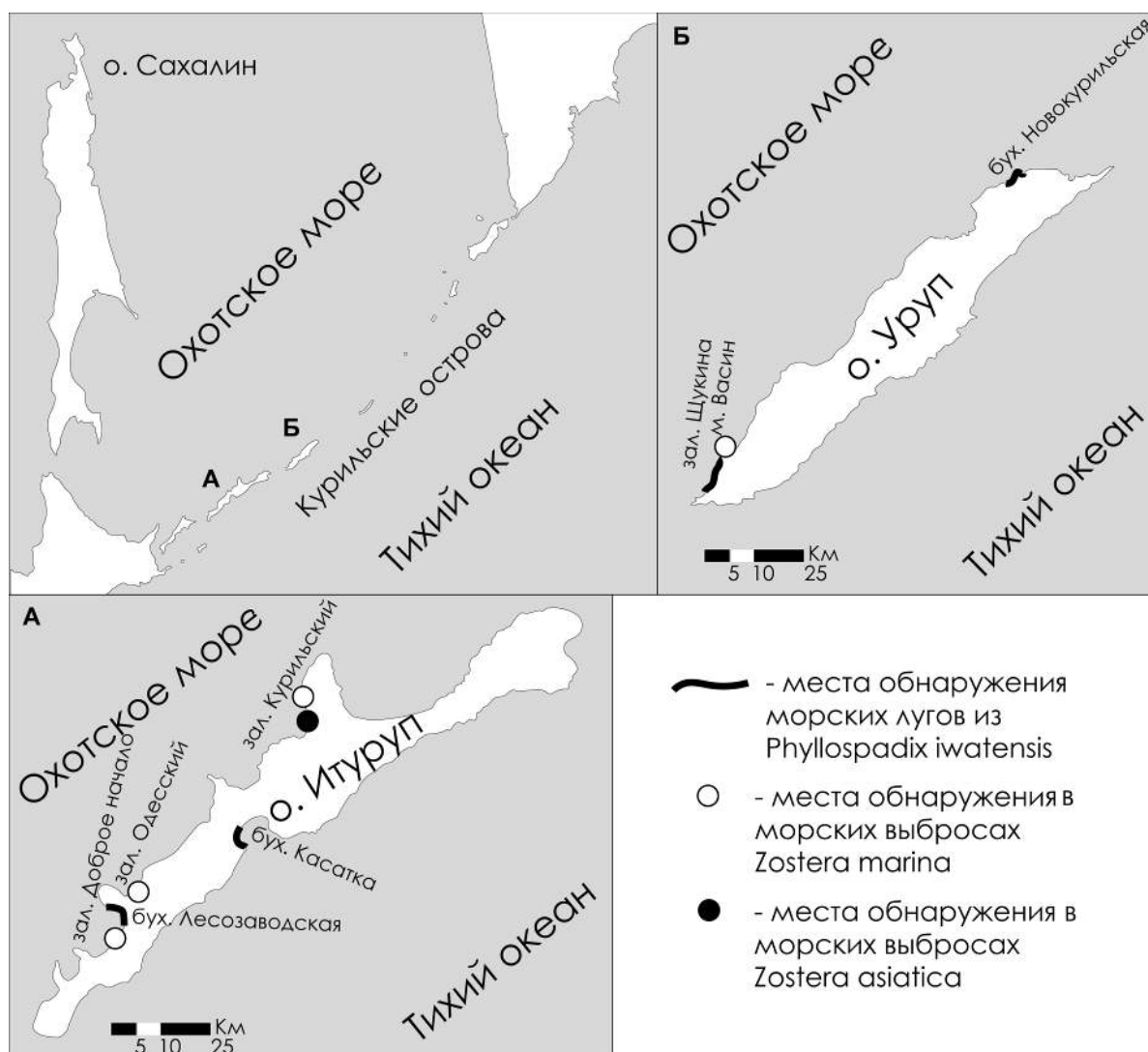


Рисунок 14. Места обнаружения *Zosteraceae* на островах Итуруп и Уруп, выявленные в ходе проведения полевых исследований в 2019 году.

### 3.3. Сравнительная карпология семейства Zosteraceae

Плоды представителей семейства Zosteraceae играют важную роль в процессах семенного распространения видов *Phyllospadix* и *Zostera*. Односеменные невскрывающиеся 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 (Рисунок 15).



Рисунок 15. Морфология соцветия и плодов Zosteraceae. (a–d) *Phyllospadix iwatensis*; (a) Плодоножка с удаленными ретинакулами и



искусственно изогнутой оболочкой (стрелка); (b) Плодоножка с ретинакулами (стрелки); (c) Плоды со стилодием и краем плода, отмеченные синими и красными стрелками соответственно; (d) TS части плода с отмеченными стилодием (синяя стрелка), краем плода (красные стрелки), семенем (черная стрелка) и зародышем (белая стрелка); (e–i) *Zostera asiatica*; (e) Фрагмент плодоножки; (f) Плодоножка (синяя стрелка), покрытая кожурой (красная стрелка); (g) Плод, обратите внимание на разделенный стилодий (синяя стрелка) и место прикрепления плода (черная стрелка); (h) Контур плода сбоку с отмечены абаксиальная вентральная (светло-синие линии), абаксиальная дорсальная (темно-синяя линия) и адаксиальная (красная линия) стороны, обратите внимание на разделенный стилодий (синяя стрелка) и точку прикрепления плода (черная стрелка).

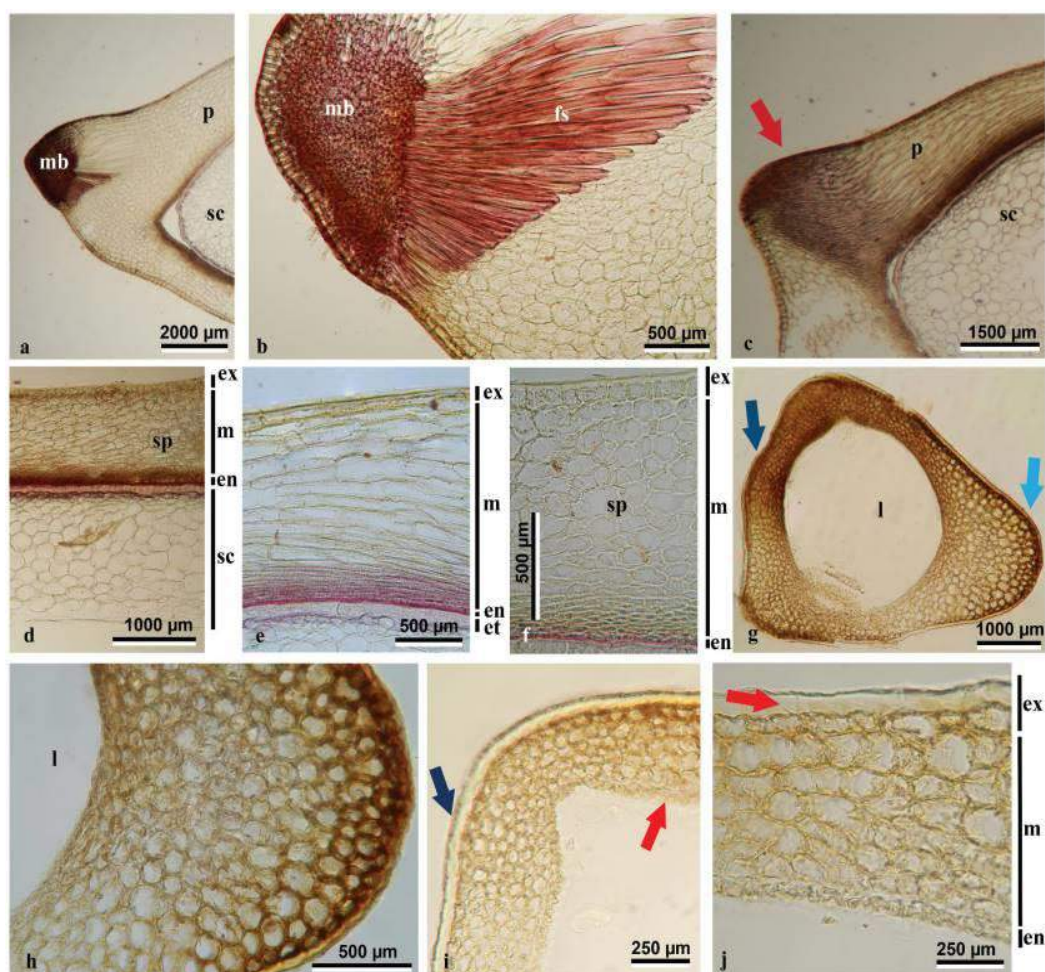


Рисунок 16 . Анатомия (TS) околоплодника Zosteraceae. (a–f) *Phyllospadix iwatensis*; (a) Край плода; (b) Крупный план края плода с рисунка (a); (c)

Структура околоплодника и семенной оболочки, край плода отмечен стрелкой; (d) TS плода и семян стенки; (e) TS околоплодника в зоне, прилегающей к краю плода; (f) TS околоплодника. (g–j) *Zostera asiatica*; (g) размеры плода, обратите внимание на абаксиальную спинную сторону (темно-синяя стрелка) и абаксиальную брюшную сторону (светло-синяя стрелка); (h) крупный план рисунка 2G, абаксиальная вентральная сторона плода; (i) фрагменты абаксиальной спинной части (синяя стрелка) и боковой стороны плода (красная стрелка); (j) Фрагмент околоплодника на боковой стороне плода, обратите внимание на толстую кутикулу (стрелка). ep, эндокарпий; ex, экзокарпий; fs, волокнистые склереиды; l, локализация; m, мезокарпий; mb, механический пучок; p, околоплодник; sc, семенная оболочка; sp, губчатая паренхима.

Плоды представителей *Zosteraceae* развиваются из мономерного (апокарпного) гинецея. Для *Zostera* установлено, что в процессе развития в плодах преимущественное развитие получает дорзальная сторона, составляющая большую часть тела плода, тогда как вентральная сторона практически не разрастается (Рисунок 15). Плоды *Phyllospadix*, имеют уплощенную округло-серповидную форму). У *Phyllospadix* экзокарпий сложен клетками с неравномерно утолщенными стенками и покрытыми тонкой кутикулой, тогда как у *Zostera* экзокарпий слагают тонкостенные клетки покрытые толстой кутикулой; толщина перикарпия *Zostera* варьирует от 6 слоев клеток на адаксиальной дорзальной стороне плода до 15 слоев клеток на адаксиальной вентральной стороне плода. Центральная зона мезокарпия *Phyllospadix* сформирована губчатой паренхимой (аэренхимой) с располагающимися в ней проводящими пучками; внутренние слои мезокарпия сложены тангентально удлиненными клетками с одревесневшими стенками; однослойный эндокарпий сложен одревесневшими клетками у *Phyllospadix*, и не одревесневшими клетками у *Zostera*. Вскрытие плодов *Zostera* происходит по дорзальной части адаксиальной зоны по самой тонкой зоне перикарпия, где нами не обнаружен механизм вскрытия или его рудимент.



У всех таксонов семейств «высших» Alismatales, у которых изучено строение перикарпия, экзокарпий и мезокарпий состоят из тонкостенных клеток, а эндокарпий — из одного слоя склеренхиматизированных клеток. Предполагается, что этот тип дифференцировки околоплодника является исходным для «высших» Alismatales – Potamogetonaceae, Posidoniaceae, Ruppiaceae и Cymodoceaceae. Листовки Myristica типа *Zostera* и костянки Prunus типа у *Phyllospadix* имеют более сложное строение перикарпия по сравнению с исходным типом дифференциации перикарпия. Следовательно, они рассматриваются как более специализированные морфогенетические типы плодов, которые являются аутопоморфными признаками Zosteraceae (Jurmanov et. al., 2021).

#### 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 (Рисунок 17). Все роды кроме *Halodule* и *Stuckenia* образуют монофилитические группы.

*Groenlandia densa* является базальным к *Stuckenia*, *Althenia* и *Potamogeton*. По результатам нашего анализа морфологических признаков клада *Potamogeton* является сестринской к кладе *Stuckenia*. В этой кладе выделяются две субклады: с базальной к *S. vaginata* *S. filiformis* и с базальным *S. macrocarpa* к *S. striata* и сестринским *S. pectinata*, *Stuckenia pamirica*. Виды клады *Althenia* являются дочерними *S. amblyophyla*. Терминальное положение в кладе занимают виды *Althenia*, с базальным *A. bilocularis*, обособляющимся за ним *A. pressii* и *A. australis*, терминальной кладой, разделяющейся на сестринские ей и объединенные в одну ветвь *A. orientalis*, *A. filiformis* и *A. patentifolia*, *A. cylindrocarpa*.

Базальными в кладе рода *Potamogeton* являются *P. x angustifolius* и *P. taackianus*. Далее следует обособление на две субклады: с базальным *P. alpinus* и сестринскими *P. ochreatus*, *P. berchtoldii*, *P. crispus*, с базальным *P. gramineus* и сестринскими *P. foliosus*, *P. pusillus*, *P. wrightii*, *P. gayi*, *P. compressus*, далее следует группа видов со схожими в рамках нашего анализа морфологическими признаками: *P. octandrus*, *P. perfoliatus*, *P. distinctus*, *P. illinoensis*, *P. natans*, *P. lucens*, *P. nodosus*, *P. schweinfurthii*.

В кладе *Zannichellia* базальное положение занимает *Z. aschersoniana* и *Z. andina*. Следующей обособляется субклада с *Z. peltata*, *Z. major*, *Z. palustris* subsp. *major*, *Z. obtusifolia*, *Z. palustris*.

В роде *Ruppia* базальное положение занимает *R. megacarpa* следующим отделяется *R. cirrhosa*, а терминальными являются сестринские *R. maritima* и *R. drepanensis*.

В кладе *Posidonia* базальным является *P. oceanica*, далее следует обособление *P. coriaceae*, *P. kirkmanii*. Терминальное положение в кладе рода занимают две сестринские ветви из *P. sinuosa*, *P. denhartogii* и *P. australis* и *P. ostenfeldii*, *P. angustifolia* соответственно.

Представители *Cymodoceaceae* разделяются на три субклады: с базальным *Oceana. serrulata* и сестринскими положение к *Cymodocea nodosa* и *C. rotundata*, а также терминальным *Halodule emarginata*. Виды *Amphibolis* погружаются в субкладу рода *Thalassodendron*. Базальным в этой кладе является *T. ciliatum*, далее следует разделение на *T. pachyrhizum* и два родственных вида *Amphibolis* (*A. antarctica* и *A. griffithii*). Виды *Halodule* (*H. wrightii*, *H. uninervis* и *H. pinifolia*) погружаются в субкладу рода *Syringodium*, представленного в анализе двумя сестринскими видами *S. isoetifolium* и *S. filiforme*.

Представители *Zosteraceae* разделяются на две субклады. В субкладе *Phyllospadix* базальным является *P. iwatensis*, а *P. torreyi*, *P. scouleri*, *P. serrulatus* и *P. japonicus* занимают сестринское положение.

В кладе *Zostera* базальной является ветвь включающая *Z. tasmanica* *Z. muelleri* и *Z. caespitosa*. Терминальное положение в роде занимают две

субклады. Первая состоит из объединенных в одну ветвь *Z. capensis*, *Z. asiatica*, *Z. angustifolia*. Вторая объединяет *Z. noltii*, *Z. marina*, *Z. polyclamys*, *Z. nigricaulis*, *Z. japonica*, *Z. mucronata*, *Z. novozelandica*, *Z. capricorni*, *Z. caulescens*.

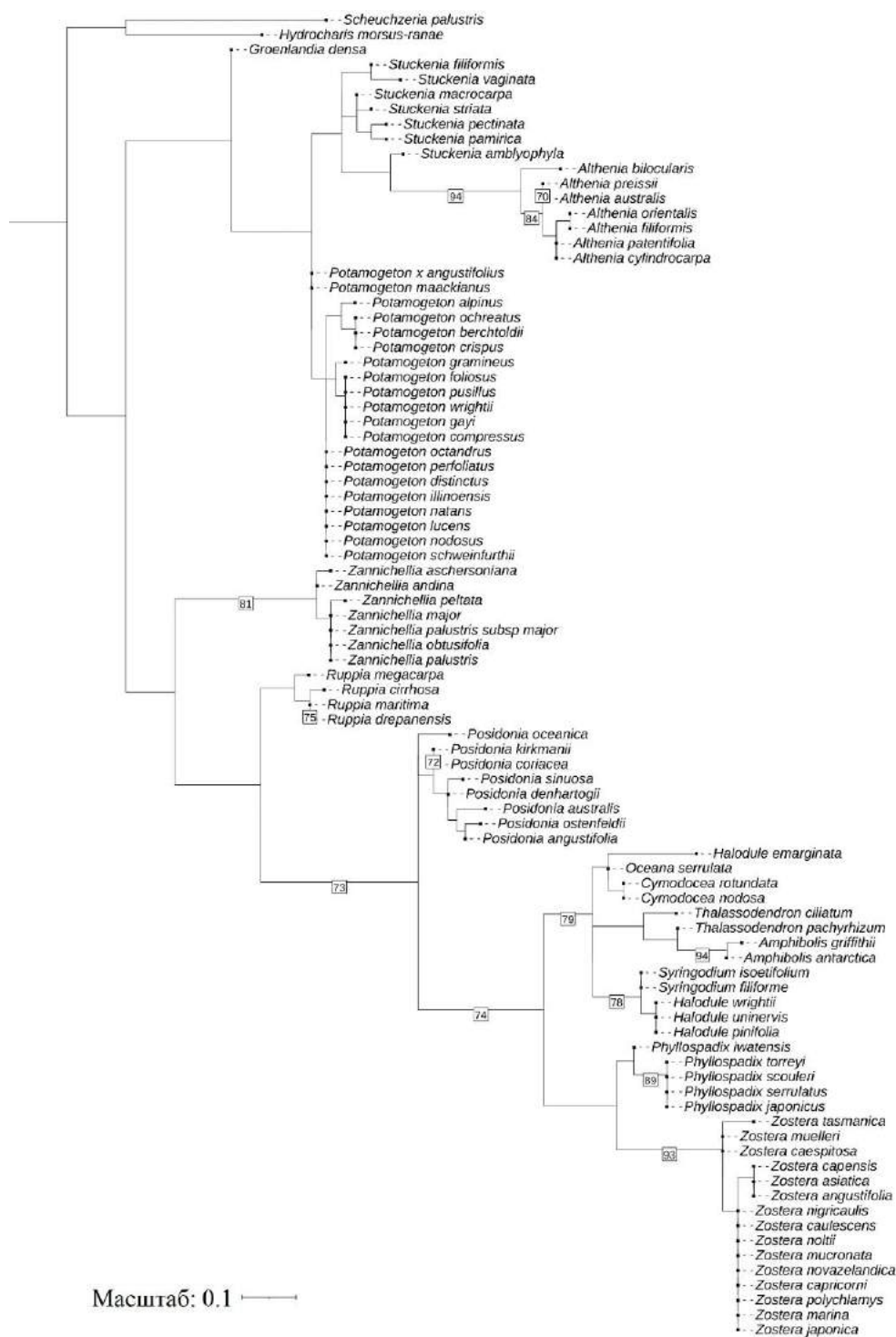


Рисунок 17. Морфологическая кладограмма исследуемых семейств высших Alismatales. Над горизонтальными линиями показан индекс бутстрэпа (<70 не указаны).

## Глава 4. Филогенетическая фитогеография высших Alismatales

### 4.1. Проблема расселения высших Alismatales

Расселение высших Alismatales, происходит как вегетативно, так и путем расселения семян. К сожалению, еще не было проведено достаточно исследований, определяющих насколько долго могут находиться части растений с корнем и листьями вне субстрата (то есть вегетировать в толще воды, влекомые течениями, до того момента, когда они смогут зафиксироваться в субстрате). К. Макмахон с соавторами (McMahon et al., 2014) указывают, что несмотря на то, что расселение на большие расстояния является не часто встречающимся явлением, оно играет важную роль в формировании ареалов. Выявленным примером такого расселения у исследуемой группы является вид *Zostera nigricaulis*, расселившийся от берегов Австралии до берегов Чили (расстояние около 10 тыс. км). Вероятность переноса с океаническими течениями и посредством антропогенного воздействия (морского судоходства) была расценена как крайне низкая, а отсутствие более поздних и продолжающихся интродукций свидетельствует о редкости такого расселения (Smith et al., 2018).

Наши наблюдения выбросов морских трав на берегах свидетельствуют о сложности процесса расселения. Казалось бы, выброшенные на берег остатки могли произрастать до этого где угодно, однако, если на небольшом расстоянии от участка берега нет крупных лугов морских трав, то и больших скоплений выбросов не обнаруживалось. Выбросы очередной раз указывают также на то, что морские травы распределены по акватории крайне неравномерно. И есть целый ряд факторов, ограничивающих занятие ими новых акваторий: от состава субстрата до антропогенных факторов. Например, несмотря на регулярный перенос волнами морских трав к берегам Калининградской области, предположительно с запада на восток, они там почти не приживаются.

Вероятно, сходными причинами объясняется и отсутствие морских трав в российской части Финского залива.

При расселении вегетативных побегов, отделившихся от растения, они переносятся течениями на небольшие или значительные расстояния, после чего могут укореняться при наличии подходящих условий. Таким образом, можно предположить, что отделившиеся от крупных лугов скопления фрагментов и целых растений, под воздействием ветроволновых сил и течений дрейфуют до берегов исследуемой территории. После выброса на побережье часть фрагментов и целых растений высыхает, разлагается, захоранивается в толще песка или гальки или разносится по пляжу, но большая часть – смывается обратно в море. После смывания в море уцелевшие и сохранившие жизнеспособность растения могут укореняться при попадании на подходящий субстрат на мелководье. В том случае, если такое растение не смогло укорениться по причине подвижности субстрата оно вновь будет выбито из грунта и выброшено на берег даже слабой волной, но уже отдельно от скоплений листьев морских трав. Такие выбросы *Zostera* мы наблюдали на Куршской косе (Iurmanov et al., 2022c).

В случае *Phyllospadix iwatensis* – выяснилось, что он произрастает как на защищенных от прибоя участках берега, так и в зонах, подверженных воздействию прибоя, за счет формирования особой корневой системы, плотно фиксирующей растение в субстрате. *Phyllospadix iwatensis* может произрастать практически на любом типе субстрата, он встречается как на песках и между валунами, так и в плотных перемытых вулканических туфах. Отличительной особенностью морских трав, произрастающих на перемытых туфах, является жесткое корневище и корни достигающие толщины 2.5 мм и образующие мощную дерновину. Такая мощная корневая система объясняется необходимостью растения эродировать туф, для закрепления в твердом субстрате. Распределение *Phyllospadix iwatensis* на сублиторальях отмечалось как сплошное, когда особи образовывали единый покров, так и рассеяное, когда на определенной территории встречались отдельные особи. Отмечались также

отдельные особи поодаль от основной массы растений, распространившиеся вегетативным путем в виде фрагментов корневищ. На Курильских островах *Phyllospadix iwatensis* приурочен к каменистому дну, и таких местообитаний там особенно много, однако они занимают далеко не всё побережье островов. В тоже время *Phyllospadix iwatensis* может отсутствовать на протяжении десятков километров побережья. При этом другие виды морских однодольных такие местообитания не занимают. Основываясь на наших наблюдениях, можно утверждать, что *Phyllospadix iwatensis* на сублиторалих смог занять доминантное положение в отличие от *Zostera marina* и *Zostera asiatica*, благодаря плотной и мощной дерновине, которая обеспечивает толерантность вида к субстрату и позволяет произрастать в прибойных зонах в качестве средообразователя, и занимать новые местообитания (Iurmanov et al., 2022b).

Таким образом несмотря на то, что специфика местообитаний различных видов морских высших Alismatales, указывает, что для их расселения недостаточен успешный перенос плодов или частей растений, а подобный материал должен ещё и оказаться в оптимальных условиях. Различные адаптации к гидрохорному распространению, позволяют им как постепенно расширять ареал, так и образовывать новые сообщества удалённые от центра происхождения.

Существующие исследования по определению особенностей распространения плодов и семян представителей разных групп высших Alismatales показывают, что для изученных групп характерна гидрохория, синзоохория и эндозоохория (Tutin, 1938; Ridley, 1930; McMahon et al., 2014). При гидрохории семена видов *Zostera* разносятся на незначительные расстояния, и большая часть семян оседает на дно рядом с существующей популяцией, заволакивается иловыми отложениями и сгнивает и лишь немногие семена разносятся на большее расстояние, за пределы границ популяции, где имеет небольшой шанс попасть на подходящий грунт и прорасти (Tutin, 1938). Вероятно, аналогичные особенности гидрохории характерны по крайней мере также и для части других представителей морских

трав. Роль гидрохории также ограничена и другими факторами: исследования плодов *Zostera* показали, что их вскрывание обеспечивается воздействием изнутри полости давления газа, который направляется в полость плода в солнечные дни при активном фотосинтезе (Tutin, 1938), тогда как в пасмурные дни плоды *Zostera* не вскрываются и вскоре тонут вместе с семенами, которые так и остаются внутри плодов (Tutin, 1938). Плоды *Zostera asiatica* покрыты толстой кутикулой, которая может препятствовать проникновению воды внутрь плодов до их вскрывания и высвобождения семян (Iurmanov et al., 2021). В невскрывающихся плодах *Phyllospadix iwatensis*, отнесенных в результате наших исследований к костянкам *Prunus* типа с дифференцированной внутренней склеренхимной косточкой, образованной внутренней зоной мезокарпия и эндокарпием, а в наружной зоне мезокарпия формируется аэренхима (Рисунок 15, Рисунок 16; Iurmanov et al., 2021). В подобной структуре плода заключены адаптации как к гидрохории (аэренхима обеспечивает плавучесть односеменных невскрывающихся плодов, являющихся диаспорами *Phyllospadix iwatensis*), так и к эндозоохории (косточка плода механически защищает семена от разрушения). Нам представляется, что роль гидрохории в распространении диаспор *Phyllospadix* может быть выше, чем в случае видов *Zostera*.

Эксперименты по определению сроков сохранения всхожести семян *Zostera* показывают, что высокая всхожесть сохраняется в случае их пребывания в водной среде в течение нескольких первых суток после высвобождения из плодов, а затем стремительно снижается, в связи с чем роль семян в дальнем транспорте при гидрохории у данного рода, вероятно, очень незначительна (Tutin, 1938). Синзоохория и эндозоохория представителей *Zosteraceae* (а также других высших *Alismatales*) обеспечивается как водоплавающими растительноядными птицами, на поверхности оперения, лап и в пищеварительных трактах которых обнаруживаются значительные количества семян водных растений (Tutin, 1938; Ridley, 1930; McMahon et al., 2014), так и, в случае морских представителей, рыбами, дюгонями (*Dugong*

*dugon* Staius Müller, 1776), ламантинами (Trichechidae Gill, 1872), морскими черепахами (Cheloniidae Opperl, 1811) на значительные расстояния за краткие промежутки времени (McMahon et al., 2014). Принимая во внимание очень быструю гибель семян *Zostera* (и семян ряда других представителей высших Alismatales) при пересыхании, роль синзоорнитоохории в их дальнем транспорте очень низкая (Tutin, 1938). Напротив, роль эндозоохории в обеспечении дальнего транспорта диаспор представителей разных групп высших Alismatales неоднократно подтверждена (Tutin, 1938; Ridley, 1930; McMahon et al., 2014).

#### 4.2. Проблема формирования ареалов высших Alismatales

Согласно современным представлениям, формирование ареалов высших Alismatales определяется не только экологическими требованиями отдельных видов, способностью распространения и занятия новых площадей литорали и сублиторали (Worum et al., 2004; McKenzie et al., 2014), но и историческими событиями и процессами (Boscutti et al., 2015). В частности, тектоническая реконфигурация суши Земли во многом объясняет современное распределение видов. А также эволюционные процессы и способность к рассредоточению различных видов морских трав изменили географические границы распространения этих растений (Short et al., 2007). Тем не менее, возможность трансокеанического расселения также не исключается (Winkworth, 2010; Smith et al., 2018).

Для формулирования гипотезы расселения и формирования ареалов высших Alismatales, а в особенности морских и солоноватоводных представителей исследуемых семейств необходимо обратиться к отдельным этапам геологической истории Земли и изменению положения материков во время распада Гондваны. Если пресноводные высшие Alismatales расселялись по пресноводным водотокам, то расселение морских и солоноватоводных таксонов шло вместе с открытием новых акваторий и формированием литоральных мостов.



Палеоботанические исследования древних стратиграфических слоев показывают, что в течение всего палеозоя большинство надродовых таксонов высших растений формировалось в экваториальном поясе с последующим распространением в бореальные области планеты, и, таким образом, имеют в основе экваториальное происхождение. Допускается, что горизонт макроэволюционных событий приходится на тропический пояс, из которого, впоследствии, перемещаются сформировавшиеся таксоны - формируется фитоспрединг - однонаправленное перемещение во внетропические области с возможным формированием архаичных форм (внетропическое персистирование) (Мейен, 1987).

На протяжении мелового периода (145 - 66 млн. лет) постепенно расходились Гондвана и Лавразия, образуя отдельные суперматерики, а большая часть суши планеты располагалась в пределах современного западного полушария. Процесс разделения Южной Америки и Африки находился на завершающих этапах, в результате чего активно формировалась южная часть современного Атлантического океана. В этот период отмечается активная трансгрессия (повышение уровня) моря. На восточной окраине Гондваны посредством африканского разлома происходило последовательное отделение Австралийской, Антарктической, Индостанской платформ, а также отделение Мадагаскара. В этот период закладывается впадина Индийского океана в то время, как восточная окраина океана Тетис начинает постепенно сужаться. Таким образом, открывающиеся акватории превращались в пути возможных расселений. Кроме того, сами тектонические процессы сопровождались факторами, влияющими на биоразнообразие (Hawkesworth et al., 2020). На протяжении всего кайнозоя вдоль границ материков формировались зоны активного вулканизма и магматизма, а также тектонических (например, субдукционных) процессов, рифтогенеза, в результате которых менялись как формы и протяженность береговых линий, так и границы акваторий океанов, постепенно приближаясь к их современному облику. Следует отметить широкое распространение островных дуг, формирование которых происходило

в акватории замыкающегося океана Тетис, а также на западных окраинах Тихого и Атлантического океанов (Зоненшайн и др., 1976), что не могло не сказаться как на гидродинамике океанических течений, способствующих общему похолоданию климата, так и на изменении ареалов обитания и произрастания гидробионтов. Так, вследствие регрессии уровня моря на рубеже 2,5 млн. лет назад между Евразией и Северной Америкой сформировался сухопутный перешеек, впоследствии неоднократно исчезающий и формировавшийся снова.

Ключевыми этапами такого расселения морских и солоноватоводных высших Alismatales можно считать распад Восточной Гондваны, в состав которой входили Австралия, Антарктида, Мадагаскар и Индия, а также протеканием таких процессов как окончание Мессинского кризиса (5 млн. лет назад) и отделение Японии от Евразии (15-20 млн л. назад) (Barnes, 2000; Garcia-Castellanos et al., 2009). Полное отделение южной части Гондваны произошло 120-100 миллионов лет назад, оставив единственным связующим звеном Антарктиды и Южной Америки Субантарктические острова (Габдуллин 2005), литорали которых могли стать путем расселения «морских трав» из акватории Австралии (Iurmanov, 2022a).

#### 4.3. Реконструкция истории расселения высших Alismatales

Древнейшие ископаемые представители высших Alismatales известны из Восточной Азии. Это фоссилии *Potamogeton wrightii*, датированные нижним мелом (125.0 - 113.0 млн лет назад) и обнаруженные в Китае (Endo, 1940), а также датированные верхним мелом (100.5 - 66.0 млн лет назад) фоссилии *Archaeozostera longifolia*, *A. minor*, *A. pinnata*, *A. lineata* из Японии (Koriba & Miki, 1960). Это позволяет предположить, что областью происхождения высших Alismatales является территория современной Восточной Азии.

По результатам филогенетического анализа Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae образуют сестринские клады.

Нижнемеловые фоссилии *Potamogeton wrightii* (Endo, 1940), который, согласно нашему исследованию, занимает свое положение в терминальной кладе, терминального рода *Potamogeton* свидетельствуют о разделении клад Ruppriaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae и формированию основных этапов расселения родов высших Alismatales не позднее конца нижнего мелового периода. Меловые фоссилии *Posidonia cretacea* (83.5 - 70.6 млн лет назад) из Германии (Giers, 1964) указывают на то, что основные этапы расселения клады Ruppriaceae-Posidonaceae происходили не позднее конца мелового периода.

Расселение родов изученных семейств началось, вероятнее всего, на территории современной Восточной Азии, на что, в частности, указывает преимущественно восточноазиатский тип распространения базальных представителей субклад клады Ruppriaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae (*Ruppia megacarpa* и *P. japonicus*). Расселение представителей высших Alismatales началось с обособления ближайших общих предков Ruppriaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae на территории современных Японских островов. Представители Ruppriaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae начали свое расселение и видообразование в меловой период с распространения с территории современной Восточной Азии по образуемому материковому шельфу распадающейся Гондваны в первую очередь двумя основными путями: на литорали по всей поверхности Земли, с последующим видообразованием и обособлением локальных эндемиков (*Ruppia*) и до территории современного Средиземного моря через затопленные участки формирующихся Евразии и Африки, с последующей миграцией до территории современных побережий Австралии (*Posidonia*). Параллельно с этим ближайший общий предок Ruppriaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae через сформировавшийся пролив между Евразией и Африкой проник на территорию современной литорали Востока Южной Америки, где дал начало новому роду *Halodule*, представители которого в последующем мигрировали в воды современного Индийского

океана, где сформировался род *Cymodocea*, представители которого являлись предками родов *Oceana*, *Syringodium*, *Thalassodendron* и *Amphibolis*, современные представители которых распространены сейчас на территории материковых шельфов всех материков.

Расселение представителей клады Zosteraceae-Potamogetonaceae началось в Восточной Азии, где имеет свой центр происхождения базальный род базального в этой кладе семейства Zosteraceae *Phyllospadix* с базальным восточноазиатским видом *P. japonicus*. Представители рода *Phyllospadix* впоследствии расселились также на территорию современного тихоокеанского побережья Северной Америки. На литорали современной Восточной Азии возникли также сестринские виды базальной клады рода *Zostera* – *Z. asiatica* и *Z. caespitosa*, откуда представители рода расселились на территорию литоралей всех современных материков. Ближайший общий предок Zosteraceae и Potamogetonaceae дал начало пресноводным представителям высших Alismatales. С территории современного Средиземноморья в нижнем мелу началась миграция на юг до территории современной Южной Африки, где возник род *Zannichellia*, представители которого распространились по всей Гондване, и на территории современной Австралии дали начало роду *Althenia*. Параллельно с обособлением представителей новых родов *Zannichellia* и *Althenia* происходило расселение ближайших общих предков *Groenlandia* и *Stuckenia*, которые на территории современной Евразии образовали род *Stuckenia*, который в Северном полушарии дал начало роду *Potamogeton*, точный центр возникновения которого определить не представляется возможным из-за базального положения вида *P. berchtoldii* с голарктическим типом распространения и недостатком палеонтологических данных.

Основываясь на наших данных, можно заключить, что высшие Alismatales возникли вероятнее всего в приливной зоне, потом получили свое развитие в морских экосистемах, а затем, как минимум 2 раза начали расселяться в пресноводные материковые экосистемы (Ruppiaceae, Potamogetonaceae). Так базальный в кладе Ruppiaceae-Posidoniaceae-

Cymodoceaceae род *Ruppia* приурочен к солоноватым или соленым водам, его представители распространены как на материковой литорали, так и в солоноватых и, в том числе, пресных материковых водоемах и водотоках, при этом базальный вид *R. megacarpa* распространен в водах Тихого океана на Восточных побережьях Евразии и Австралии (1). В кладе Zosteraceae-Potamogetonaceae роды *Phyllospadix* и *Zostera* распространены в океанических экосистемах, в то время как представители семейства Potamogetonaceae – растения пресноводных или солоноватых материковых экосистем (2).

Таким образом, несмотря на предположительно разные регионы возникновения семейств высших Alismatales, мы можем выделить общие пути их расселения. Ключевой из них берет начало в пресных водах на территории современной Восточной Азии. Дальнейшее заселение шло поэтапно в акватории как пресных водоемов, так и открывшейся морской акватории Тетиса и посредством дальнего транспорта.

#### 4.4. Филогенетическая фитогеография Ruppiales

В кладе, включающей Ruppiales, Posidoniaceae и Cymodoceaceae, Ruppiales является базальной группой по отношению к Posidoniaceae и Cymodoceaceae. В семействе Ruppiales базальное положение занимает *Ruppia megacarpa*, распространенная в Восточной Азии и Австралии. Поскольку территория современной Восточной Азии является предполагаемой областью происхождения высших Alismatales, то при недостатке палеонтологических данных можно предположить, что на этой территории произошло разделение клад Ruppiales-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae и последующее обособление семейства Ruppiales. Широкий ареал Ruppiales, охватывающий подавляющую часть Неотропического царства, обусловлен в первую очередь тем, что *R. cirrhosa* и *R. maritima* имеют почти космополитные ареалы, в то время как другие виды имеют более узкие ареалы. Представляется, что современный ареал видов *R. cirrhosa* и *R. maritima* является результатом

позатипного заселения территории. 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*. Вероятнее всего образование *R. drepanensis* произошло в результате обособления части популяции *R. maritima* в особой экологической нише на территории современного Средиземного моря, что привело к образованию нового вида (Рисунок 18). Включение в филогенетический анализ видов с узкими ареалами, например, южноафриканского *R. bicarpa* Yu Ito & Muasya, восточноазиатских *R. brevipedunculata* Shuo Yu & Hartog и *R. sinensis* Shuo Yu & Hartog, центральноамериканского *R. didyma* Sw. ex Wikstr., австралийских *R. polycarpa* R.Mason и *R. tuberosa* J.S.Davis & Toml. позволило бы лучше узнать историю расселения семейства Ruppiaceae. Однако ввиду недостатка данных для филогенетического анализа этот вопрос остается нерешенным.

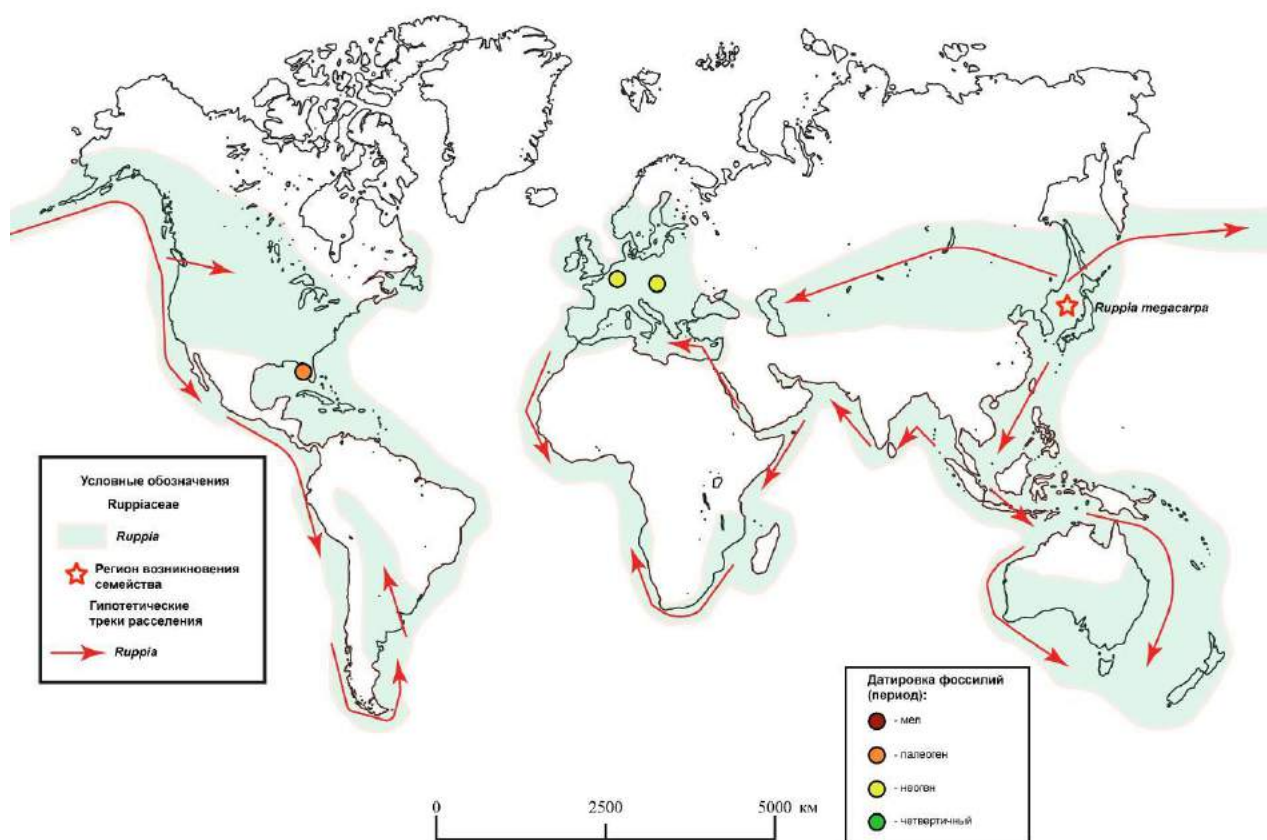


Рисунок 18. Реконструкция истории расселения представителей семейства Ruppiaceae.

#### 4.5. Филогенетическая фитогеография Posidoniaceae

Базальным видом в семействе Posidoniaceae (Рисунок 10) является средиземноморский вид *Posidonia oceanica* – вероятно, древнейший из современных таксон рода (и семейства). В настоящее время фоссилии *Posidonia* обнаружены только в Европе: они встречаются в отложениях в Германии, Бельгии, Англии, Греции, Испании, Италии, начиная с Кампанского яруса верхнего мела вплоть до позднего плейстоцена (Mai, 1995; Vacchi, 2017). Нам представляется, что совокупность данных филогенетических взаимоотношений таксонов и анализа ископаемых отложений, позволяют говорить, что, предположительно, род *Posidonia* возник в акватории, которая соответствует современному Средиземному морю или северо-западной части Индийского океана, не позднее мелового периода (den Hartog, 1970; Vacchi, 2017). Вероятно, в конце мелового периода через акваторию увеличивающегося океана Тетис виды рода мигрировали в Южный океан, где заселили прилегающие к Австралии акватории (Рисунок 19). Таксоны рода, распространенные в юго-восточных областях Тетиса (den Hartog, 1970), эволюционировали более быстрыми темпами, трансформировавшись в течение третичного периода в рецентные виды в умеренных водах Австралии и Тасмании, на что, в частности, указывает то, что лишь один из современных видов *Posidonia* – *P. oceanica* распространен в Средиземном море, тогда как все остальные виды рода, представляющие его основное разнообразие (8 видов) приурочено к побережью Австралии. Ввиду отсутствия фоссилий на территории между Средиземным морем и Австралией и отсутствии современных представителей рода на этих территориях можно заключить, что наиболее вероятным способом расселения представителей рода *Posidonia* был дальний транспорт диаспор.

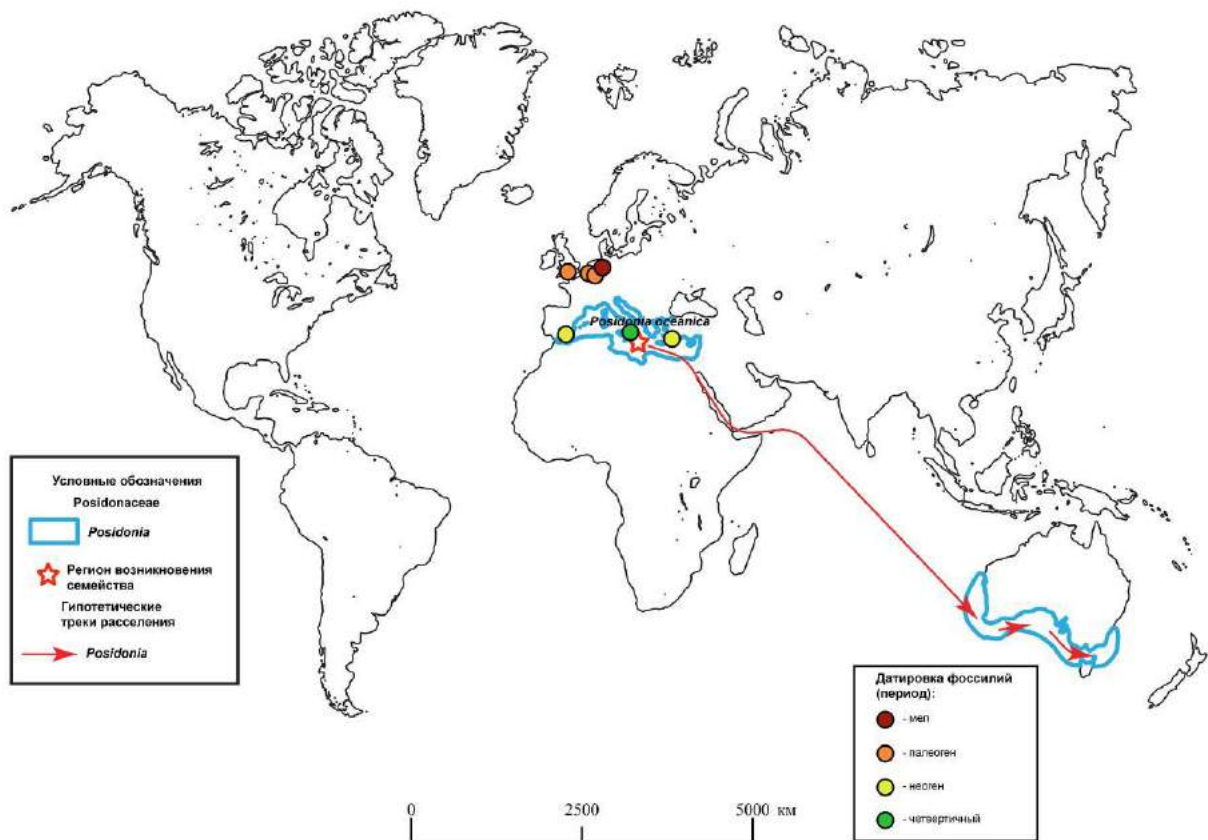


Рисунок 19. Реконструкция истории расселения представителей семейства Posidoniaceae.

#### 4.6. Филогенетическая фитогеография Suidoseaceae

По результатам филогенетического анализа семейство Suidoseaceae образует дочернюю кладу по отношению к Posidoniaceae, которое, вероятно, сформировалось в акватории современного Средиземного моря, так как большинство фоссилий и современный ареал базального вида рода *Posidonia* приурочены именно к этой территории. Вероятнее всего с территории современного Средиземного моря виды Suidoseaceae мигрировали до литорали востока современной Южной Америки, где распространен в настоящее время базальный вид семейства *Halodule emarginata*, откуда началась обратная миграция представителей, вероятнее всего посредством дальнего транспорта диаспор, до акватории современного Индийского океана, где началось расселение и видообразование представителей *Halodule* и



образование рода *Cymodocea* в акватории современных Средиземного моря или Индийского океана, где распространены два вида этого рода, представленные в филогенетическом анализе: *C. noodosa* и *C. rotundata* соответственно (Рисунок 20).

Параллельно с описанными направлениями расселения представителей *Cymodoceaceae* виды *Halodule* мигрировали в обратном направлении на запад из акватории современного Индийского океана в Атлантику и на восток до современного Малайского архипелага, на что указывают ареалы сестринских терминальных в роде *Halodule* видов: атлантическая у *H. wrightii* и распространенная в океанических водах Малайского архипелага у *H. pinifolia*. В акватории современного Индийского океана возник также монотипный род *Oceana*. Выделение *O. serrulata* в отдельный род также подтверждается нашими оригинальными результатами. 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 Атлантическом океане в Карибском море. 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.

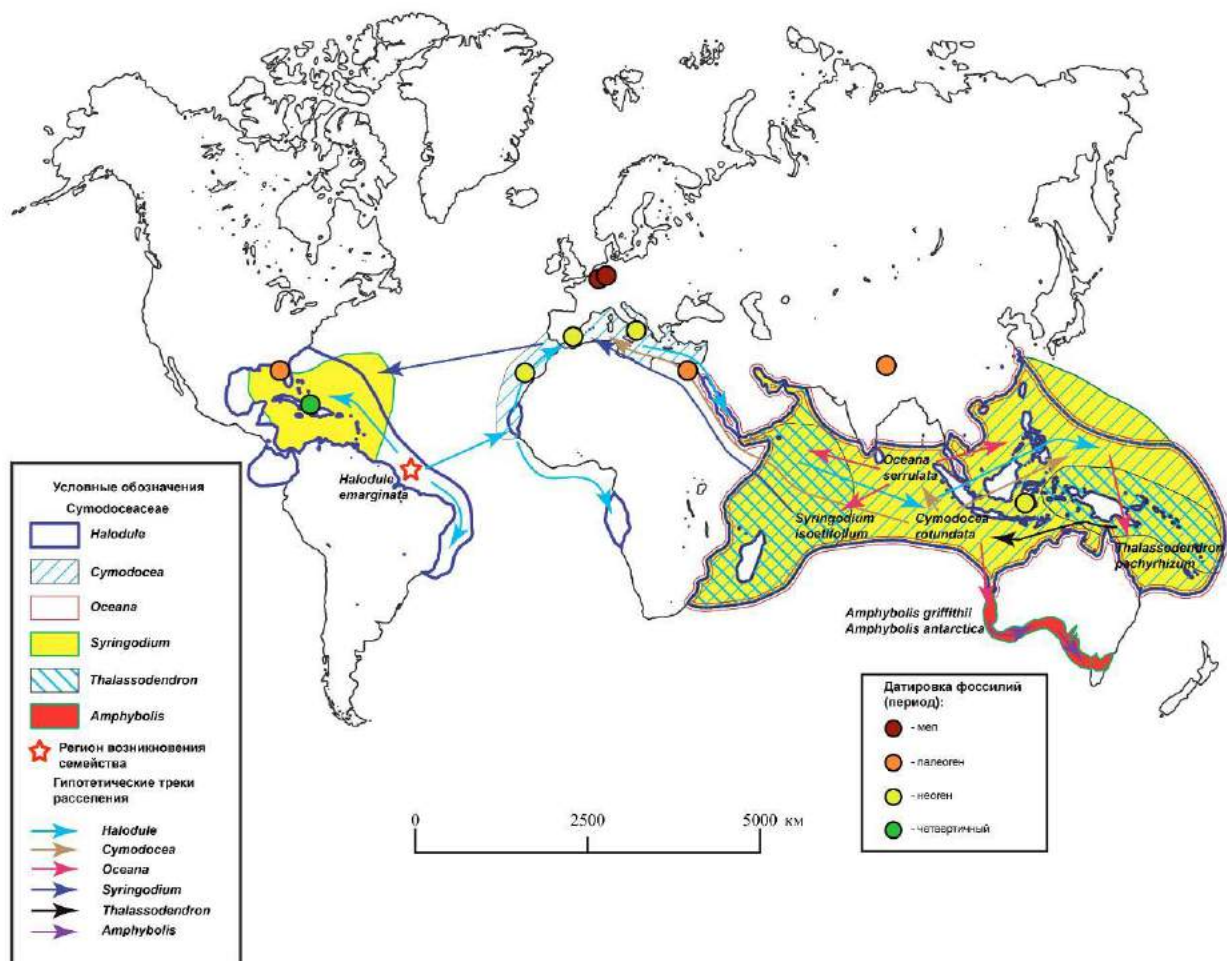


Рисунок 20. Реконструкция истории расселения представителей семейства Cymodoceaceae.

#### 4.7. Филогенетическая фитогеография Zosteraceae

Поскольку Zosteraceae слабо представлена в геологической летописи, реконструкция истории расселения этого семейства также слабо подкреплена палеоботаническими данными. Фоссилии *Archaeozostera longifolia*, *A. minor*, *A. pinnata*, *A. lineata* (Koriba & Miki, 1960), были обнаружены в верхнем мелу (100.5 - 66.0 млн лет назад) на территории Японских островов, которые в то время не были сформированы, а на их территории располагалась акватория Тетиса. Именно представители рода *Archaeozostera* считаются предками современных представителей *Zosteraceae* (Larkum & den Hartog, 1989). Следовательно, мы можем предположить, что расселение представителей этого

семейства началось именно из этой акватории. Базальный вид рода *Phyllospadix* распространен в акватории Японского моря *P. japonicus*, сестринские виды базальной клады рода *Zostera* – *Z. asiatica* и *Z. caespitosa* распространены также на литорали Восточной Азии. Нам представляется, что представители рода *Phyllospadix* впоследствии расселились от евразийского побережья с запада на восток по северной Пацифике, на североамериканское побережье, где сформировались современные восточнотихоокеанские виды *P. serrulatus*, *P. torreyi*, *P. scouleri*. 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 пути. Первый – вдоль северных побережий Евразии или Северной Америки. Вероятность подобного пути расселения подтверждает тот факт, что современная *Z. marina* в этом регионе зимуют подо льдом и выносит опреснение (например, акватория Белого моря), то есть, возможно, имело место расселение *Zostera* «северным путём» 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 виды предполагается, что *Z. marina* и *Z. angustiflora* – расселялись с запада на восток по литоралиям Берингии, так же, как это было отмечено в работах по Hamamelidaceae (Бобров и др., 2020).

Другой путь расселения *Zostera* проходил через юго-запад Пацифики и Индийский океан. Первым в неазиатской кладе обособляется *Zostera noltii*, распространенный в Средиземноморье и на северо-востоке Атлантики. Большинство видов из клад *Z. novazelandica* – *Z. muelleri* – *Z. mucronata* и *Z. capensis* – *Z. nigricauli*– *Z. polychlamys* – *Z. tasmanica* распространены в Австралии. Однако южноафриканский вид *Z. capensis* и чилийская популяция *Z. nigricaulis* являются результатом эпизодов расселения из Австралии в соответствующие акватории. 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 (Рисунок 21).

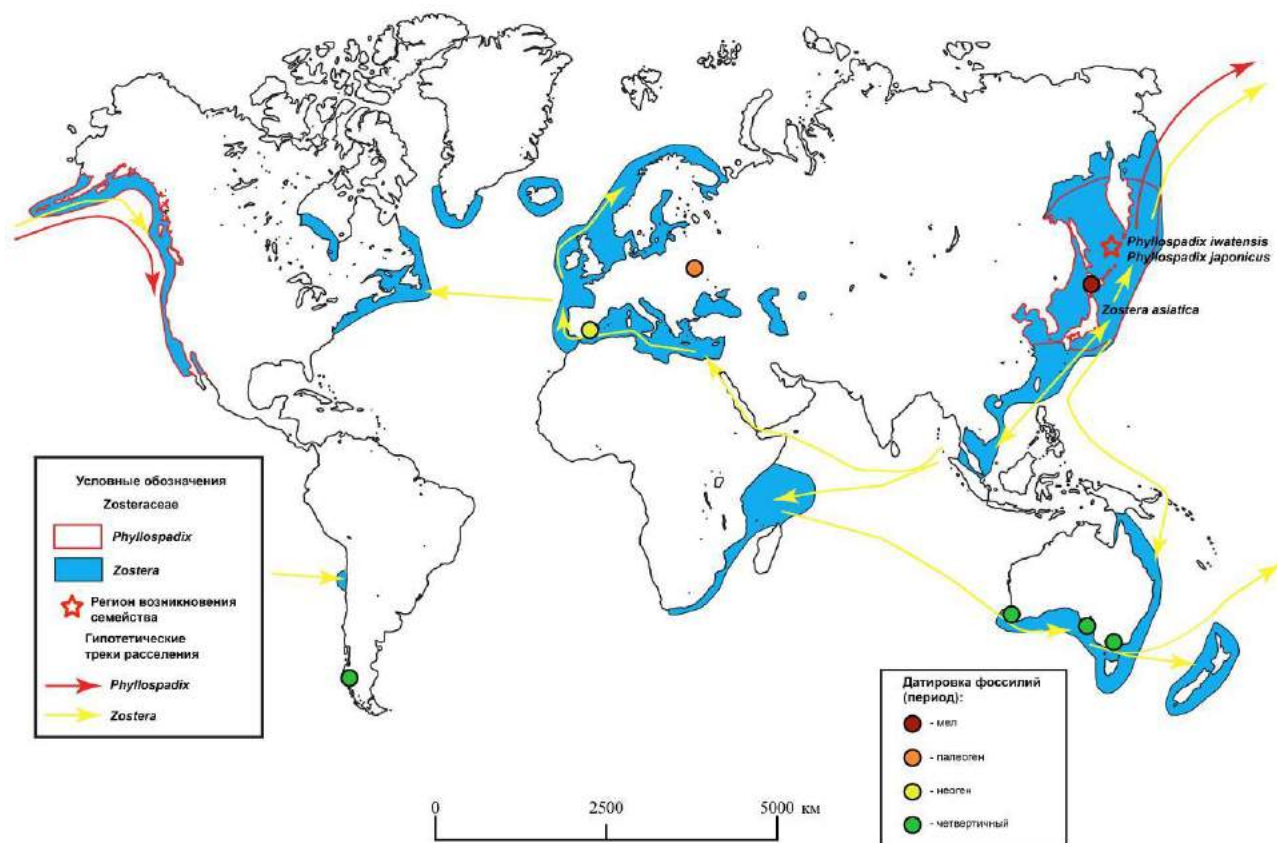


Рисунок 21. Реконструкция истории расселения представителей семейства Zosteraceae.

#### 4.8. Филогенетическая фитогеография Potamogetonaceae

По сравнению с Zosteraceae, семейство Potamogetonaceae лучше представлено в исторической летописи, однако подавляющая часть фоссилий относится к роду *Potamogeton* и/или являются относительно молодыми (Таблица 2), и не могут быть полноценно использованы для реконструкции путей расселения. Древнейшие из этих фоссилий – *Potamogeton wrightii* – датированы нижним мелом (125.0 - 113.0 млн лет назад) и обнаружены в Китае (Endo, 1940). Поскольку по результатам филогенетического анализа Ruppiaceae-

Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae образуют сестринские клады, а для Ruppiaceae и для Zosteraceae наиболее вероятно происхождение на территории современной Восточной Азии, то, по-видимому, эта территория является и областью происхождения семейства Potamogetonaceae.

Семейство Potamogetonaceae разделяется в филогенетическом анализе на 2 клады: *Althenia-Zannichellia* и *Groenlandia-Stuckenia-Potamogeton*.

В кладе *Althenia-Zannichellia* во всех родах встречаются 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. Вероятной областью происхождения этой клады следует считать область Средиземноморья, которое является остатком океана Тетис, и уже из этой области происходило расселение представителей рода *Althenia* дважды в Австралию и единожды Южную Африку, а представителей рода *Zannichellia* – в Южную Африку и на Запад Южной Америки. *Zannichellia palustris* имеет космополитный ареал – распространена в пресных водоемах на всех континентах Земного шара, – что свидетельствует о том, что этот представитель рода имеет или относительно недавно имел потенциал к быстрому расселению.

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*). Такое распространение может быть связано с относительно недавними многочисленными дисперсиями, вероятно, с помощью водоплавающих птиц. Однако выявление путей расселения внутри видов требует несколько иного методического подхода, поэтому вопросы формирования космополитных ареалов отдельных видов нами не затрагиваются.

В роде *Stuckenia* наибольшее видовое разнообразие наблюдается в Средней и Центральной Азии, эта территория, по-видимому, является наиболее древней частью ареала. Расселение *S. striata* в Америку, по-видимому, связано с давним эпизодом дальнего транспорта.

Фоссилии *P. wrightii* из Китая (Endo, 1940) датированы нижним мелом (125.0 - 113.0 млн. лет назад), и, поскольку эти ископаемые значительно древнее всех остальных, известных для рода, это позволяет считать Восточную Азию областью происхождения рода. Другие фоссилии известны из Северной Америки, например: *P. middendorfensis* из Южной Каролины (83.6 – 72.1 млн. лет назад; Berry, 1914); *P. megaphyllus* из Джорджии (41.3 - 38.0 млн лет назад; Berry, 1914); *P. geniculatus* и *P. verticillatus* из Колорадо (37.2 - 33.9 млн лет назад; MacGinitie, 1953). Виды *Potamogeton*, известны из Евразии: *P. pygmaeus* из Англии (47.8 - 41.3 млн лет назад; Chandler, 1963); *P. palaeodensus* из Германии (28.1 - 23.03 млн лет назад; Mai, 1997); *P. tavidense* и *P. semirotundatus* из Западной Сибири (33.9 - 28.1 млн лет назад; Дорофеев, 1963). Эти находки свидетельствуют о широком распространении рода в прошлом, как минимум в Северном полушарии.

В настоящее время род *Potamogeton* обладает космополитным ареалом, базальное положение в роде занимает клада *Potamogeton berchtoldii*. Затем в роде последовательно выделяются 3 клады: клада *P. natans*, клада *P. maackianus* и клада *P. alpinus*. Во всех 4 кладах базальные виды имеют широкое распространение: космополитное в кладе *P. natans* и кладе *P. alpinus* или охватывающим все Северное полушарие в кладе *P. berchtoldii* *P. maackianus*. Такое распространение свидетельствует, что во всех кладах родах сохранились приспособления к эффективному распространению и поиск отдельных эпизодов расселения может быть крайне затруднителен. Современная филогенетическая структура рода и его ареал, вероятно, сформировался в результате многочисленных эпизодов дисперсии и не поддается полноценному анализу при текущем объеме доступных данных (Рисунок 22).



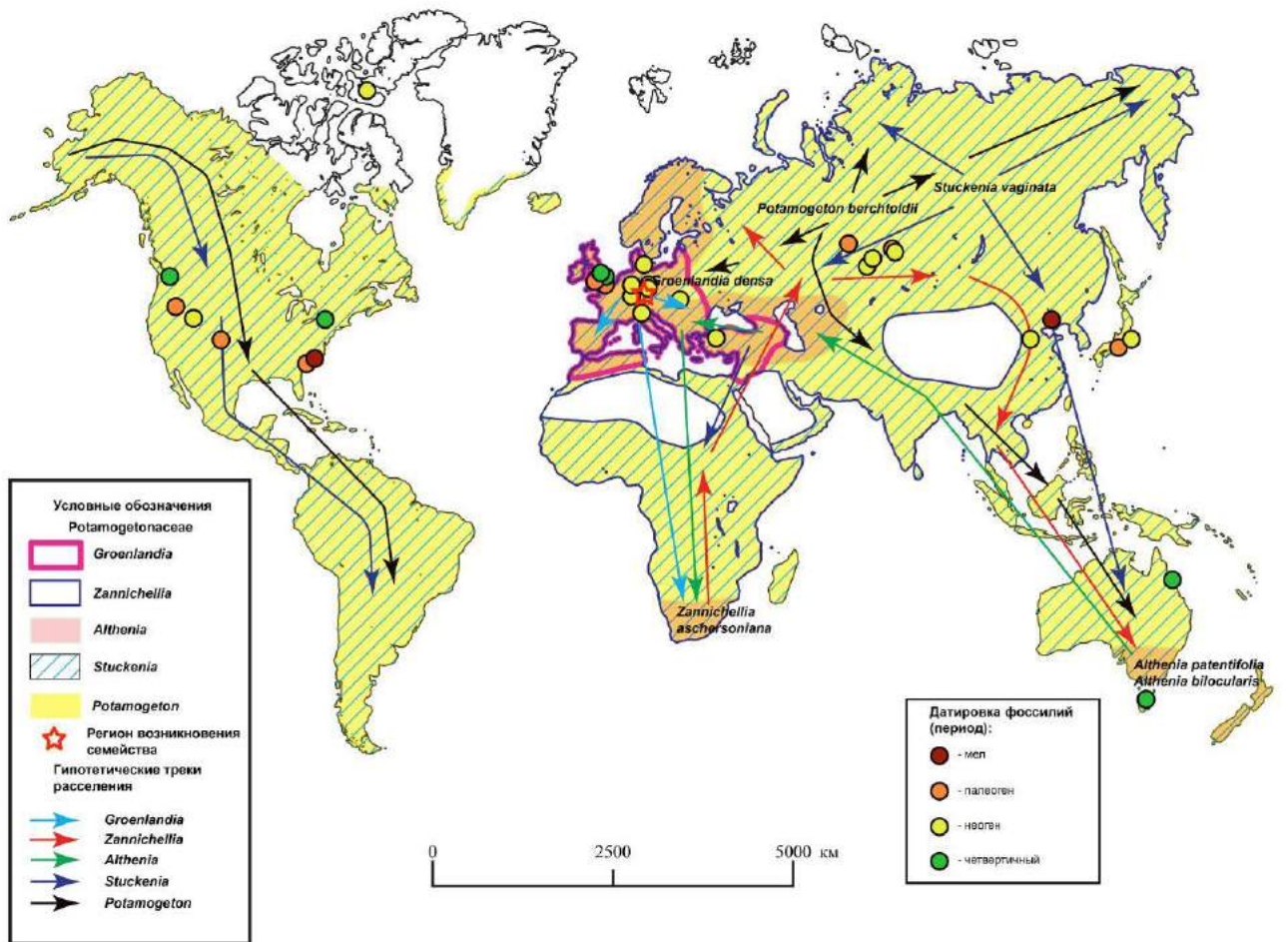


Рисунок 22. Реконструкция истории расселения представителей семейства Potamogetonaceae.

## Выводы

1. Наши результаты поддерживают и детализируют одну из нескольких существующих моделей филогенетических взаимоотношений высших Alismatales. Высшие Alismatales разделяются 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 и зоохорному распространению, которые обеспечивают дальний перенос плодов, фрагментов вегетативных побегов или целых растений, отделившихся от субстрата, на большие расстояния, что позволяет им как постепенно расширять ареал, так и образовывать новые сообщества удалённые 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) и затем, освоили пресные внутриматериковые водоемы и водотоки (Potamogetonaceae). Расселение родов высших Alismatales началось в акваториях, в настоящее время соответствующих Восточной Азии, на что, указывает преимущественно восточноазиатское распространение базальных представителей клад Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae и Zosteraceae-Potamogetonaceae.

4. Представители Ruppiaceae-Posidoniaceae-Cymodoceaceae начали расселение с территории образующегося материкового шельфа распадающейся Гондваны, соответствующей современной Восточной Азии двумя основными путями: (1) по литоралиям 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 на запад из акватории современного Индийского океана 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 центробежно, по многим направлениям по литорали Гондваны и, впоследствии, по литоралиям всех материков, и, в случае Potamogetonaceae – по пресноводным водоемам Гондваны, с последующим видообразованием на территории всех современных материков кроме Антарктиды.

## Список литературы

1. Адаменко, О.М. Мезозой и кайнозой Степного Алтая / О.М. Адаменко. – Новосибирск: Наука, 1974. – 167 с.
2. Аминина, Н.М. Основные направления исследований морских водорослей и трав Дальневосточного региона / Н.М. Аминина // Известия ТИНРО. – 2005. – №141. – С. 348–354.
3. Байтенов, М.С. Флора Казахстана в 2-х т. Т. 2. Родовой комплекс флоры / М.С. Байтенов. – Алматы: Гылым, 2001. – 280 с.
4. Баркалов, В.Ю. Флора Курильских островов / В.Ю. Баркалов. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 468 с.
5. Блинова Е.И. Морские травы морей России: экология, распространение, запасы, история исследований. Часть 1. Морские травы южных морей европейской части России / Е.И. Блинова, А.Н. Камнев, М.В. Крупина, Н.В. Осташева, И.В. Стуколова // Биоэкология. – 2014. – №4. – С. 18–28.
6. Бобров, А.А. Заметки о речных рдестах (*Potamogeton*, *Potamogetonaceae*) Верхнего Поволжья / А.А. Бобров, Е.В. Чемерис // Новости системат. высш. растений. – 2006. – Т. 38. – С. 23–65.
7. Бобров, А.А. Растительный покров малой южнотаежной реки и его изменение при зарегулировании стока (на примере реки Куекша, Костромская область) / А.А. Бобров, Е.В. Чемерис // Тр. КарНЦ РАН. Биogeография. – 2012. – Вып. 13. – № 1. – С. 33–47.
8. Бобров, А.А. Рдесты (*Potamogeton*, *Potamogetonaceae*) в речных экосистемах на севере европейской России / А.А. Бобров, Е.В. Чемерис // Докл. РАН. – 2009. – Т. 425. – № 5. – С. 705–708.
9. Бобров, А.А. Речная растительность на севере европейской России: предварительные результаты / А.А. Бобров, Е.В. Чемерис // Экосистемы малых рек: биоразнообразии, экология, охрана. Лекции и материалы докл. Всерос. шк.-конф. – Борок: Принтхаус, 2008. – С. 76–79.

10. Бобров, А.В. Филогенетическая биогеография семейства *Namamelidaceae* s. l. на основе молекулярно-генетических данных / А.В. Бобров, М.С. Рослов, М.С. Романов // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. – 2020. – 65 (2). – С. 224–244. doi.org/10.21638/spbu07.2020.201.
11. Вехов, В.Н. Зостера морская Белого моря / В.Н. Вехов. – М.: МГУ, 1992. – 144 с.
12. Володина, А.А. Предварительные результаты исследований сообществ макрофитов прибрежной зоны юго-восточной Балтики (Калининградская область) // Материалы всероссийской конференции: «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы». СПб. – 2011. – Т. 1. – С. 47–51.
13. Володина, А.А., Герб М.А. Макрофиты прибрежной зоны российского сектора юго-восточной части Балтийского моря (Калининградская область) / А.А. Володина, М.А. Герб // Известия КГТУ. – 2013. – №28. – С. 129–135.
14. Габдуллин, Р.Р. Историческая геология. Кн. 1: Учебник / Р.Р. Габдуллин – М.: МГУ, 2005. – 246 с.
15. Гарахани, П.Х. *Althenia* F. Petit (*Zannichelliaceae*) – новый для флоры Закавказья род водных растений / П.Х. Гарахани, М.Г. Мусаев // Новости сист. высш. раст. – 2013 – Т. 44. – С. 5–7.
16. Голенкин, М.И. (Перевод). Страсбургер Э., Нолль Ф., Шенк Г., Шимпер А.Ф. Учебник ботаники для высших учебных заведений / М.И. Голенкин. – М., 1898. – 410 с.
17. Гроссгейм, А.А. Флора Кавказа / А.А. Гроссгейм; ред. Д.А. Шутов. – 2-е изд., доп., перераб. – Баку: Издательство Азербайджанского филиала Академии Наук СССР, 1939. – Т. 1. *Polypodiaceae-Gramineae*. – 564 с.
18. Дорофеев, П.И. Третичные флоры Западной Сибири / П.И. Дорофеев. – М.-Л.: АН СССР, 1963. – 346 с.

19. Дулепова, Б.И. Растительный покров Восточного Забайкалья. Учеб. пос. / Б.И. Дулепова. – Чита: Изд-во Чит. пед. ин-та, 1996. – 61 с.
20. Дурникин, Д.А. Основные этапы развития представителей рода *Potamogeton* L. (*Potamogetonaceae*) во флорах водоемов Западной Сибири в кайнозой по палеокарпологическим и палинологическим данным / Д.А. Дурникин, А.В. Мацюра, К. Янковский // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького, 2016. – Вып. 6. – № 2. – С. 45–60.
21. Дурникин, Д.А. Флористические находки в Алтайском крае / Д.А. Дурникин, Р.Е. Романов // *Turczaniowia*. – 2001. – Т. 4. – Вып. 3. – С. 47–48.
22. Зарубина, Е.Ю. Состав и структура флоры сосудистых растений водоемов и водотоков бассейна р. Чульчи / Е.Ю. Зарубина // Мир науки, культуры и образования. – 2009. – Вып. 1. – № 13. – С. 32–35.
23. Зарубина, Е.Ю. Флористическое разнообразие, особенности зарастания и продукция фитоценозов Кара-Чумышского водохранилища (Кемеровская обл.) / Е.Ю. Зарубина // Успехи соврем. естествознания. – 2014. – № 12. – С. 209–215.
24. Зиновьева, А.Е. Влияние минерализации и общей жесткости воды на распределение гидрофитов в экосистемах (на примере водоемов юга Обь-Иртышского междуречья) / А.Е. Зиновьева, Д.А. Дурникин // Известия Алтайского гос. ун-та. – 2012. – Т. 3. – № 1. – С. 33–36.
25. Капитонова, О.А. Таксономический состав и эколого-хорологическая характеристика рдестов (*Potamogeton* L., *Potamogetonaceae*) Вятско-Камского Предуралья / О.А. Капитонова // Ботанические исследования на Урале. – Пермь, 2009. – С. 151–155.
26. Кардакова, Е.А. Морские травы Дальнего Востока / Е.А. Кардакова, И.В. Кизеветтер. – Владивосток: Дальневосточное книжное издательство, 1953. – 39 с.
27. Кашина, Л.И. *Potamogetonaceae* / Л.И. Кашина // Флора Сибири. – Новосибирск, 1988а. – Т. 1. – С. 93–105.

28. Кашина, Л.И. Сем. Zannichelliaceae – Дзанникеллиевые / Л.И. Кашина // Флора Сибири: Lycopodiaceae–Hydrocharitaceae. – Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН, 1988б. – Т. 1. – С. 105–107.
29. Киприянова, Л.М. Находки видов рода *Ruppia* в Новосибирской области / Л.М. Киприянова // *Turczaninowia*. – 2003. – Т. 6. – № 4. – С. 24–26.
30. Киприянова, Л.М. О роде *Ruppia* (Ruppiaceae) в Сибири / Л.М. Киприянова // *Turczaninowia*. – 2009. – Т. 12. – № 3–4. – С. 25–30.
31. Клиноква, Г.Ю. Альтения нитевидная. *Althenia filiformis* F. Petit. / Г.Ю. Клиноква // Красная книга Волгоградской области. Т. 2. Растения и грибы. – Волгоград, 2006. – С. 195.
32. Кулепанов, В.Н. Исследования макрофитобентоса у побережья Приморья / В.Н. Кулепанов // Известия ТИНРО. – 2005. – №.141 – С. 355–364.
33. Кушева, О.А. Химический состав морской травы *Phyllospadix iwatensis* Makino (Zosteraceae) и свойства ее полисахарида / О.А. Кушева, И.А. Кадникова, А.В. Подкорытова, Т.В. Шапошникова. // Известия ТИНРО. – 2001. №.129. – С. 9–13.
34. Лактионов, А.П. Новые, критические и редкие таксоны во флоре Северного и Восточного Прикаспия / А.П. Лактионов, А.А. Бобров, А. Местерази, Н.О. Мещерякова, Д.Э. Нурмухамбетова, Д. Пифко // Естественные науки. – 2013. – Т. 3. – № 44. – С. 16–21.
35. Локк, И.Э. Закономерности завершения морфогенеза соцветия у модельного объекта *Arabidopsis thaliana* и у немодельных покрытосеменных растений из порядка Alismatales: диссертация ... кандидата биологических наук: 03.02.01 / И.Э. Локк [Место защиты: Моск. гос. ун-т им. М.В. Ломоносова]. – Москва, 2015. – 296 с.
36. Мавродиев, Е.В. О морфологии европейских видов Zannichelliaceae, Ruppiaceae и Zosteraceae / Е.В. Мавродиев, Д.Д. Соколов // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1998. – Т. 103. – Вып. 5. – С. 49–50.
37. Мейен, С.В. Основы палеоботаники: справочное пособие / С.В. Мейен. – М.: Недра, 1987. – 403 с.

38. Митина, Н.Н. Оценка природно-ресурсного потенциала прибрежных акваторий Среднего Приморья и его экономической составляющей по растительному сырью / Н.Н. Митина, Б.М. Малашенков, А.М. Гордеев // Государственное управление. Электронный вестник. – 2016. – № 58. – С. 147–163.
39. Морозова-Водяницкая, Н.В. Зостера как объект промысла на Черном море / Н. В. Морозова-Водяницкая // Природа. – 1939. – № 8. – С. 49-52.
40. Мязметс, А.А. Рдест – *Potamogeton L.* / А.А. Мязметс // Флора европейской части СССР. Т. IV. – Л.: Наука, 1979. – С. 176–192.
41. Никитин, В.П. Вероятные аналоги бещеульской свиты на территории Новосибирской области / В.П. Никитин // Новые данные по геологии и полезным ископаемым Новосибирской области. – Новосибирск: НТО Горное, 1965. – С. 27–29.
42. Никитин, В.П. Палеокарпология и стратиграфия палеогена и неогена Азиатской России / В.П. Никитин; отв. ред. С.Г. Жилин. – Новосибирск: Академ. «Гео», 2006. – 229 с.
43. Никитин, В.П. Семенные флоры неогена южной части Западно-Сибирской низменности: автореф. дисс. ... канд. г.-м. наук / В.П. Никитин. – Новосибирск, 1967. – 28 с.
44. Папченков, В.Г. Заметки о *Potamogeton gramineus L.s.l.* (*Potamogetonaceae*) / В.Г. Папченков // Бот. журн. – 1997. – Т. 82. – № 12. – С. 65-76.
45. Папченков, В.Г. Надземная биомасса макрофитов водоемов и водотоков Среднего Поволжья / В.Г. Папченков // Биол. внутр. вод. – 2003. – № 1. – С. 40–48.
46. Папченков, В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья / В.Г. Папченков. – Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. – 213 с.

47. Папченков, В.Г. Семейство Potamogetonaceae / В.Г. Папченков, А.В. Щербаков, Н.Ю. Хлызова // Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. – С. 447–453.
48. Попов, М.Г. Флора Средней Сибири. Т.1. / М.Г. Попов. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – 556 с.
49. Прозина, М.Н. Ботаническая микротехника: учеб. пособие для гос. ун-тов / М.Н. Прозина. – Москва : Высш. школа, 1960. – 206 с.
50. Ремизова, М.В. Строение, развитие и эволюция цветка у некоторых примитивных однодольных: автореф. дисс. ...канд. биол. наук / М.В. Ремизова. – М., 2007. – 18 с.
51. Ремизова, М.В. Строение, развитие и эволюция цветка у некоторых примитивных однодольных: диссертация ... кандидата биологических наук: 03.00.05 / Ремизова Маргарита Васильевна [Место защиты: Моск. гос. ун-т им. М.В. Ломоносова]. – Москва, 2008. – 368 с.
52. Садчиков, А.П. Гидрботаника: прибрежно-водная растительность : учебное пособие для бакалавриата и магистратуры / А.П. Садчиков, М. А. Кудряшов. — 2-е изд., испр. и доп. — Москва: Издательство Юрайт, 2019. — 254 с.
53. Свириденко, Б.Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана / Б.Ф. Свириденко. – Омск, 2000. – 196 с.
54. Соколов, Д.Д. Мультидисциплинарное исследование рода *Althenia* (Potamogetonaceae) / Д.Д. Соколов, Г.В. Дегтярева, К.И. Фомичев, М.В. Ремизова, Т.Х. Самигуллин, Е.Э. Северова, К.М. Вальехо-Роман, О.А. Волкова, Т.Д. Макфален // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2019. – Т. 18. – № 1. – С. 179–180.
55. Тахтаджян, А.Л. Система и филогения цветковых растений / А.Л. Тахтаджян. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.
56. Тахтаджян, А.Л. Система Магнолиофитов / А.Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.

57. Флора Нижнего Поволжья / Отв. ред. А.К. Скворцов. Том 1. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 435 с.
58. Цвелев, Н.Н. *Althenia* Petit. – новый для флоры СССР род водных растений / Н.Н. Цвелев // Бот. журн. – 1975. – Т. 60. – № 3. – С. 389–392.
59. Цвелев Н.Н. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР / Н.Н. Цвелев // Новости систематики высших растений. – 1984. – № 21. – С. 232–242.
60. Цвелев, Н.Н. О новом для СССР виде рода *Rupria* (Rupriaceae) с Дальнего Востока / Н.Н. Цвелев // Новости систематики высших растений. – 1981. – Т. 18. – С. 58–59.
61. Цвелёв, Н.Н. Семейство шейхцериевые (Scheuchzeriaceae) // Жизнь растений: в 6 т. / гл. ред. А. Л. Тахтаджян. — М.: Просвещение, 1982. — Т. 6: Цветковые растения / под ред. А. Л. Тахтаджяна. - С. 26 –28.
62. Цвелев, Н.Н. Определитель сосудистых растений северо–западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) / Н.Н. Цвелев. – СПб.: Изд–во СПб. Гос. Химико– фармацевтической академии, 2000. – 781 с.
63. Цвелев, Н.Н. Рупшиевые / Н.Н. Цвелев // Флора Европейской части СССР. т. IV. – Л.: Наука, 1979. – С. 192–194.
64. Чемерис, Е.В. Продуктивность рдестов (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Potamogetonaceae*) в реках севера европейской России / Е.В. Чемерис, А.А. Бобров // Водные ресурсы. – 2020. – Т. 47. – № 1. – С. 114–120.
65. Шарапов, А.В. Запасы надземной фитомассы речных макрофитов Верхнего Поволжья и ее сезонная динамика / А.В. Шарапов, Е.В. Чемерис, А.А. Бобров // Растит. ресурсы. – 2013. – Т. 49. – Вып. 1. – С. 48–56.
66. Юзепчук, С.В. Рдестовые – *Potamogetonaceae* / С.В. Юзепчук // Флора СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – Т. 1. – С. 229–261.
67. Aalto, M.M. Late Devensian river deposits beneath the floodplain terrace of the River Thames at Abingdon, Berkshire, England / M.M. Aalto, G.R. Coope, P.L. Gibbard // Proceedings of the Geologists Association. – 1984. – Vol. 95. – P. 65–79.



68. Ackerman, J.D. Convergence of filiform pollen morphologies in seagrasses: functional mechanisms / J.D. Ackerman // *Evolutionary Ecology*. – 1995. – Bd. 9. – P. 139–153.
69. APG I. Angiosperm Phylogeny Group I. An ordinal classification for the families of flowering plants // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 1998. – Vol. 85. – P. 531–553.
70. APG II. Angiosperm Phylogeny Group II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2003. – Vol. 141. – P. 399–436.
71. APG III. Angiosperm Phylogeny Group III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2009. – Vol. 161. – P. 105–121.
72. APG IV. Angiosperm Phylogeny Group IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – Vol. 181. – 2016. – P. 1–20.
73. Ascherson, P. Die geographische Verbreitung der Seegräser / P. Ascherson // Neumayer, G. Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen, mit besondere Rücksicht auf die Bedürfnisse der kaiserlichen Marine. Berlin, Robert Oppenheim Verlag. – 1875. – S. 359–373.
74. Ascherson, P. Die geographische Verbreitung der Seegräser / P. Ascherson // Neumayer, G. Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen. 3 rd. ed. Hannover, Dr. Max Jänecke Verlagsbuchhandlung. – 1906. – Bd. 2. – S. 389–413.
75. Ascherson, P. Die geographische Verbreitung der Seegräser / P. Ascherson // *Petermann's Geographische Mittheilungen*. – 1871. – Bd. 17. – S. 241–248.

76. Ascherson, P. Potamogetonaceae. In A Engler, editor. Das Pflanzenreich / P. Ascherson, P. Graebner. - Leipzig (DE): W. Engelmann. – 1907. – Vol. IV. – S. 1–26.
77. Axelrod, D.I. The Miocene Trapper Creek Flora of Southern Idaho / D.I. Axelrod // University of California Publications in Geological Sciences. – 1964. – Vol. 51. – P. 1-148.
78. Barnabas, A.D. Apoplastic and symplastic pathways in leaves and roots of the seagrass *Halodule uninervis* (Forsk.) Aschers / A.D. Barnabas // Aquatic Botany. – 1994. – Vol. 47. – P. 155–174.
79. Barnabas, A.D. Composition and fine structural features of longitudinal veins in leaves of *Thalassodendron ciliatum* / A.D. Barnabas // South African Journal of Botany. – 1983. – Vol. 2. – P. 317–325.
80. Barnabas, A.D. Fine structure of the leaf epidermis of *Thalassodendron ciliatum* (Forsk.) Den Hartog /A.D. Barnabas // Aquatic Botany. – 1982. – Vol. 12. – P. 41–55.
81. Barnes, G.L. Origins of the Japanese Islands: The New "Big Picture" / G.L. Barnes // Nichibunken Japan Review. – 2003. – Vol. 15. – P. 3–50.
82. Bernard, G. Recovery of the seagrass *Zostera marina* in a disturbed Mediterranean lagoon (Etang de Berre, BouchesduRhone, Southern France) / G. Bernard, P. Bonhomme, C.F. Boudouresque // Hydrobiologia. – 2005. – Vol. 539. – P. 157–161.
83. Berry, E.W. The Upper Cretaceous and Eocene floras of South Carolina and Georgia / E.W. Berry // US Geological Survey Professional Paper. – 1914. – Vol. 84. – P. 1-200.
84. Bigley, R.E. Evidence for synonymizing *Zostera americana* Den Hartog and *Zostera japonica* Aschers. and Graebn / R.E. Bigley, J.L. Barreca // Aquatic Botany. – 1982. – Vol. 14. – P. 349–356.
85. Billingham, M.R. Is asexual reproduction more important at geographical limits? A genetic study of the seagrass *Zostera marina* in the Ria

Formosa, Portugal / M.R. Billingham, T.B.H. Reusch, F. Alberto, E.A. Serrao // Marine Ecology Progress Series. – 2003. – Vol. 265. – P. 77–83.

86. Bobrov, A.V. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms / A.V. Bobrov, M.S. Romanov // Botany Letters. – 2019. – Vol. 166. – P. 366–399.

87. Bologna, P.A.X. Macrofaunal associations with seagrass epiphytes: Relative importance of trophic and structural characteristics / P.A.X. Bologna, K.L.Jr. Heck // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1999. – Vol. 569. – P. 437–447.

88. Borum, J. European seagrasses: an introduction to monitoring and management / J. Borum, C.M. Duarte, D. Krause-Jensen, T.M. Greve // EU Project Monitoring and Managing of European Seagrasses. – London., TM&MS. – 2004. – 88 p.

89. Boscutti, F. Distribution modeling of seagrasses in brackish waters of Grado-Marano lagoon (Northern Adriatic Sea) / F. Boscutti, I. Marcorin, M. Sigura, E. Bressan, F. Tamberlich, A. Vianello, V. Casolo // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2015. – Vol. 164. – P. 183-193.

90. Bracchi, V.A. Paleoecology and dynamics of coralline dominated facies during a Pleistocene transgressive–regressive cycle (Capo Colonna marine terrace, Southern Italy) / V.A. Bracchi, R. Nalin, D. Basso // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2014. – Vol. 414. – P. 296-309.

91. Burdick, D.M. The effects of boat docks on eelgrass beds in coastal waters of Massachusetts / D.M. Burdick, F.T. Short // Environmental Management. – 1999. – Vol. 23. – P. 231–240.

92. Cambridge, M.L. Two new species of seagrass from Australia, *Posidonia sinuosa* and *Posidonia angustifolia* (Posidoniaceae) / M.L. Cambridge, J. Kuo // Aquatic Botany. – 1979. – Vol. 6. – P. 307–328.

93. Campbell, R.A. Islands in the sea: extreme female natal site fidelity in the Australian sea lion, *Neophoca cinerea* / R.A. Campbell, N.J. Gales, G.M Lento, C.S. Baker // Biology Letters. – 2009. – Vol. 4: – P. 139-142

94. Cashaa, A. *Althenia orientalis* (Tzvelev) Garcia-Mur. & Talavera (Zannichelliaceae Dum.): an addition to the Maltese Flora (Central Mediterranean) / A. Cashaa, S. Mifsud // *Webbia: Journal of Plant Taxonomy and Geography*. – 2013. – Vol. 68. – Iss. 1. – P. 57–61.
95. Caye, G. Observations on the vegetative development, flowering and seedling of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson on the Mediterranean coasts of France / G. Caye, A. Meinzi // *Aquatic Botany*. – 1985. – Vol. 22. – P. 277–289.
96. Ceccarelli, M. Characterization of two families of tandem repeated DNA sequences in *Potamogeton pectinatus* L. / M. Ceccarelli, V. Sarri, S. Minelli, M.T. Gelati // *Genom.* – 2008. – Vol. 51. – P. 871–877.
97. Chandler, M.E.J. The Lower Tertiary Floras of Southern England. I. / M. E. J. Chandler // *Palaeocene Floras. London Clay Flora (Supplement)*. – 1961. – P. 1-354.
98. Chandler, M.E.J. The Lower Tertiary Floras of Southern England. III. / M. E. J. Chandler // *Flora of the Bournemouth Beds, The Boscombe, and the Highcliff Sands*. – 1963. – P. 1-169.
99. Charlton, W.A.. Meristic variation in *Potamogeton* flowers / W.A. Charlton, U. Posluszny // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1991. – Vol. 106. – P. 265–293.
100. Chemeris, E.V. Production of pondweeds (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Potamogetonaceae*) in rivers in the north of European Russia / E.V. Chemeris, A.A. Bobrov // *Water Resources*. – 2020. – Vol. 47. – N 1. – P. 171–177.
101. Chen J.H. Precise chronology of the last interglacial period: 234U-230Th data from fossil coral reefs in the Bahamas / J.H. Chen, H.A. Curren, B. White, G.J. Wasserburg // *Geological Society America Bulletin*. – 1991. – Vol. 103. – P. 82-97.
102. Cock, A.D. Flowering, pollination and fruiting in *Zostera marina* L. / A.D. Cock // *Aquatic Botany*. – 1980. – Vol. 9. – P. 201–220.

103. Coleman, F.C. Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity / F.C. Coleman, S.L. Williams // Trends in Ecology and Evolution. – 2002. – Vol. 17(1). – P. 40–44.
104. Cook, A.D. A contribution to the natural history of *Althenia filiformis* Petit (Zannichelliaceae) / A.D. Cook, Y-H. Guo // Aquatic Botany. – 1990. – Vol. 38. – P. 261–281.
105. Coope, G.R. A Late Pleistocene fauna and flora from Upton Warren, Worcestershire / G.R. Coope, F.W. Shotton, I. Strachan, S.P. Dance // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. – 1961. – Vol. 244. – P. 379–421.
106. Cottam, C. Wasting Disease of *Zostera marina* / C. Cottam // Nature. – 1935. – Vol. 135. – P. 306.
107. Cox, P.A. Hydrophilous pollination and breeding system evolution in seagrasses: a phylogenetic approach to the evolutionary ecology of the Cymodoceaceae / P.A. Cox, C.J. Humphries // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1993. – Vol. 113. – P. 217–226.
108. Cronquist, A. The evolution and classification of flowering plants (2<sup>nd</sup> ed.) / A. Cronquist, – Bronx, N.Y., USA: New York Botanical Garden. – 1988.
109. Crow, G.E. Aquatic and wetland plants of northeastern North America / G.E. Crow, C.B. Hellquist // A revised and enlarged edition of Norman, C. Fassett's. A manual of aquatic plants 2: Angiosperms: monocotyledons. The University of Wisconsin Press, Madison. – 2000. – 464 p.
110. Dandy, J.E. The genus *Potamogeton* L. in Tropical Africa / J.E. Dandy, M.A., F.L.S // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1937. – Vol. 50. – Is. 335. – P. 507–540
111. Dandy, J.E. *Althenia* Petit / J.E. Dandy // Flora Europaea. – Vol. 5. / Tutin, T.G. et al. (eds.). – Cambridge: Cambridge University press., 1980a. – P. 13.
112. Dandy, J.E. *Ruppia* L. / J.E. Dandy // Flora Europaea. – Vol. 5. / Alismataceae to Orchidaceae (Monocotyledones). – Cambridge: Cambridge University press, 1980b. – P. 11.

113. Darriba, D. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing / D. Darriba, G.L. Taboada, R. Doallo, D. Posada // Nat. Methods. – Vol. – №9. – P. 772.
114. Daumann, E. Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von Potamogeton / E. Daumann // Preslia. – 1963. – Vol. 35 – P. 23-30.
115. Den Hartog, C. *Althenia filiformis* (Potamogetonaceae) in Turkey / C. Den Hartog // Aquatic Botany. – 1975. – Vol. 1. – P. 75.
116. Den Hartog, C. Aquatic plant communities of poikilosaline waters / C. Den Hartog // Hydrobiologia. – 1981. – Vol. 81. – P. 15–22.
117. Den Hartog, C. Taxonomy and biogeography of seagrass / Den Hartog, C., Kuo, J. // A.Larkum, R.J. Orth, C. Duarte (eds.). Seagrasses: biology, ecology and conservation. – Dordrecht: Springer, 2006. – P. 1–23.
118. Den Hartog, C. The seagrasses of the World / C. Den Hartog. – Rotterdam: A.A. Balkema, 1970. – 275 p.
119. Dennison, W.C. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution / W.C. Dennison // Aquatic Botany. – 1987. – Vol. 27. – P. 15–26.
120. Di Carlo, G. Colonisation process of vegetative fragments of *Posidonia oceanica* (L.) Delile on rubble mounds / G. Di Carlo, F. Badalamenti, A.C. Jensen, E.W. Koch, S. Riggio // Marine Biology. – 2005. – Vol. 147. – P. 1261–1270.
121. Domning, D. P. North American Eocene sea cows (Mammalia: Sirenia) / D.P. Domning, G.S. Morgan, C.E. Ray // Smithsonian Contributions to Paleobiology. – 1982. – Vol. 52. – P. 1-69.
122. Doweld, A. On the nomenclature of fossil *Stuckenia* (Potamogetonaceae) / A. Doweld // Phytotaxa. – 2015. – 236 (1). – P. 86-90.
123. Drummond, A.J. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees / A.J. Drummond, A. Rambaut. BMC // Evolutionary Biology. – 2007. – Vol. 7. – P. 214.

124. Du, Z.Y. China Phylogeny Consortium. Phylogenetic tree of vascular plants reveals the origins of aquatic angiosperms / Z.Y. Du, Q.F. Wang // *Journal of Systematics and Evolution*. – 2016. – Vol. 54(4). – P. 342-348.
125. Du, Z.Y. Phylogenetic tree of vascular plants reveals the origins of aquatic angiosperms / Z.Y. Du, Q.F. Wang. China Phylogeny C. // *Journal of Systematics and Evolution*. – 2016. – Vol. 54. – P. 342-348.
126. Duarte, C.M. The future of seagrass meadows / C.M. Duarte // *Environmental Conservation*. – 2002. – Vol. 29. – P. 192-206.
127. Duarte, C.M. Dynamics of Seagrass Stability and Change / C.M. Duarte, J.W. Fourqurean, K.-J. Dorte, B. Olesen // Larkum, A., Orth, R.J., Duarte C. (eds.). *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. – Dordrecht: Springer. – 2006. – P. 271-294.
128. Duarte, C.M. Seagrass depth limits / C.M. Duarte // *Aquatic Botany*. – 1991. – Vol. 40. – P. 363–377.
129. Duarte, C.M. Seagrasses // *Encyclopaedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego. – 2001. – Vol. 5 (Levin, S.A., ed.). – P. 255–268.
130. Duarte, C.M. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes / C.M. Duarte // *Ophelia* – 1995. – 41. – P. 87–112.
131. Ducker, S.C. Biology of Australian seagrasses: pollen development and submarine pollination in *Amphibolis antarctica* and *Thalassodendron ciliatum* (Cymodoceaceae) / S.C. Ducker, J.M. Pettitt, R.B. Knox // *Australian Journal of Botany*. – 1978. – Vol. 26. – P. 265–285.
132. Ducker, S.C. Biology of Australian seagrasses: the genus *Amphibolis* C. Agardh (Cymodoceaceae) / S.C. Ducker, N.J. Foord, R.B. Knox // *Australian Journal of Botany*. – 1977. – Vol. 25. – P. 67–95.
133. Ducker, S.C. Submarine pollination in seagrasses / S.C. Ducker, R.B. Knox // *Nature*. – 1976. – Vol. 263. – P. 705–706.
134. Duffy, J.E. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems / J.E. Duffy // *Marine Ecology Progress Series*. – 2006. – Vol. 311. – P. 233–250.

135. Eig, A. Analytical flora of Palestine / A. Eig, M. Zohary, N. Feinbrun. – Ed. 2. – Jerusalem, 1948. – 504 p.
136. Eiseman, N. J. A new species of seagrass, *Halophila johnsonii*, from the atlantic coast of florida / N.J. Eiseman, C. McMillan // *Aquat. Bot.* – 1980. – Vol. 9. – P. 15–19.
137. Endo, R. 1940. A new genus of *Thecodontia* from the Lycopoda Beds in Manchoukuo / R. Endo // *Bulletin of the Central National Museum of Manchoukuo.* – 1940. – Vol. 2. – P. 1-14.
138. Erftemeijer, P.L.A. Environmental impacts of dredging on seagrasses: A review / P.L.A. Erftemeijer, R.R. Robin Lewis III // *Marine Pollution Bulletin.* – 2006. – Vol. 52. – P. 1553–1572
139. *Flora Europaea.* – Vol. 5. / T.G. Tutin et al. (eds.). – Cambridge, 1980. – 462 p.
140. Friis, E.M. The Damgaard flora: A new Middle Miocene flora from Denmark / E.M. Friis // *Bulletin of the Geological Society of Denmark.* – 1979. – Vol. 27. – P. 117-142.
141. Frost, M.T. Effects of habitat fragmentation on the macroinvertebrate infaunal communities associated with the seagrass *Zostera marina* L. / M.T. Frost, A.A. Rowden, M.J. Attrill // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems.* – 1999. – Vol. 9. – P. 255–263.
142. Garcia-Castellanos, D. Catastrophic flood of the Mediterranean after the Messinian salinity crisis / D. Garcia-Castellanos, F. Estrada, I. Jiménez-Munt, C. Gorini, M. Fernández, J. Vergés, R. De Vicente // *Nature.* – 2009. – Vol. 462. – P. 778—781.
143. Gay, M.J. Études organographiques sur la famille des Potamées. Première mémoire: sur les genres *Potamogeton*, *spirillus* et *Groenlandia* / M.J. Gay // *Compt. Rendus Acad. Sci.* – 1854. – Vol. 38. – P. 702–705.
144. Geissert, F. Die "Saugbaggerflora", eine Frucht- und Samenflora aus dem Grenzbereich Miozaen- Pliozän von Sessenheim im Elsass (Frankreich) / F.



Geissert, H.J. Gregor, D.H. Mai, W. Boenigk, T. Guenther // Documenta naturae. – 1990. – Vol. 57. – P. 1-207.

145. Giers, R. Die Großfauna der Mukronatenkreide (unteres Obercampan) im östlichen Münsterland / Giers R. // Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf. – 1964. – Bd. 7. – S. 213-294.

146. Govaerts, R. The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity / R. Govaerts, E. Nic Lughadha, N. Black, R. Turner, A. Paton // Scientific Data. – 2021. – Vol. 8. – P. 215. doi: 10.1038/s41597-021-00997-6.

147. Green, E.P. World Atlas of Seagrasses / Green, E.P., Short, F.T. – Berkeley, USA: University of California Press, 2003. – 299 p.

148. Guo, Y.-H. Pollination efficiency of *Potamogeton pectinatus* L. / Y.-H. Guo, A.D. Cook // Aquatic Botany. – 1989. – Vol. 34. – P. 381–384.

149. Guo, Y.-H. The floral biology of *Groenlandia densa* (L.) Fourreau (*Potamogetonaceae*) / Y.-H. Guo, A.D. Cook // Aquatic Botany. – 1990. – Vol. 38. – P. 283–288.

150. Hall, B.G. Phylogenetic Trees Made Easy: A How to Manual. – 4th Ed. / B.G. Hall. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 2011. – 282 p.

151. Harrison, P.G. *Zostera japonica* Aschers. & Graebn. British Columbia, Canada. / P.G. Harrison. – 1976. – Syesis. Vol. 9. – P. 359–360.

152. Haynes, R.R. Scheuchzeriaceae / R.R. Haynes, D.H. Les, L.B. Holm-Nielsen // Flowering Plants Monocotyledons. – Berlin: Heidelberg Springer, 1998. – C. 449-451.

153. Haynes, D. Pesticide and herbicide residues in sediments and seagrasses from the Great Barrier Reef World Heritage Area and Queensland coast / D. Haynes, J. Muller, S. Carter // Marine Pollution Bulletin. – 2000. – Vol. 41. – P. 279–287.

154. Haynes, R.R. *Potamogetonaceae* / R.R. Haynes, D.H. Les, L.B. Holm-Nielsen // Kubitzki, K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Vol 4. Monocots. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). – Berlin: Springer, 1998c. – P. 408–415.

155. Haynes, R.R. Potamogetonaceae / R.R. Haynes, L.B. Holm-Nielsen // Luteyn, J.L., Gradstein, S.R. (eds.). Flora Neotropica Monograph. – New York: New York Botanical Garden, 2003. – P. 1–52.
156. Haynes, R.R. Potamogetonaceae Dumortier / R.R. Haynes, C.B. Hellquist // Flora of North America Editorial Committee (Eds.) Flora of North America north of Mexico. – New York: Oxford University Press. – 2000. – Vol. 22. – P. 47–74.
157. Haynes, R.R. Ruppiaceae / R.R. Haynes, L.B. Holm-Nielsen, D.H. Les // Kubitzki, K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Vol 4. Monocots. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). – Berlin: Springer, – 1998a. – P. 445–448.
158. Haynes, R.R. Two new combinations in Stuckenia, the correct name for Coleogeton (Potamogetonaceae) / R.R. Haynes, D.H. Les, M. Král // Novon. – 1998b. – Vol. 8. – P. 241.
159. Hawkesworth, C.J. The Evolution of the Continental Crust and the Onset of Plate Tectonics / C.J. Hawkesworth, P.A. Cawood, B. Dhuime // Front. Earth Sci. – 2020. – Vol. 8. – P.326. doi:10.3389/feart.2020.00326.
160. Hegelmaier, F. Ueber die Entwicklung der Blüthentheile von Potamogeton / F. Hegelmaier // Bot. Zeit. – 1870. – № 18. – S. 283–320.
161. Hemminga, M.A. Seagrass Ecology / M.A. Hemminga, C.M. Duarte. – Cambridge: Cambridge University Press, 2000. – 298 p.
162. Hemminga, M.A. Seagrass wrack-induced dune formation on a tropical coast (Banc d'Arguin, Mauritania) / M.A. Hemminga, J. Nieuwenhuize // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 1990. – Vol. 31. – Is. 4. – P. 499-502.
163. Hickey, L.J. The Stratigraphy, sedimentology and fossils of the Houghton Formation: a post-impact crater-fill, Devon Island, N.W.T., Canada / L.J. Hickey, K.R. Johnson, M.R. Dawson // Meteoritics. – 1988. – Vol. 23. – P. 221-231.
164. Hogarth, P.J. The Biology of Mangroves and Seagrasses. 3rd ed. / P.J. Hogarth. – Oxford etc.: Oxford University Press, Oxford, 2015. – 289 p.

165. Holub, J. *Stuckenia* Börner 1912 – the correct name for *Coleogeton* (Potamogetonaceae) / J. Holub // *Preslia*. – 1997. – Vol. 69. – P. 361–366.

166. Hoshika, A. Food web analysis of an eelgrass (*Zostera marina* L.) meadow and neighboring sites in Mitsukuchi Bay (Seto Inland Sea, Japan) using carbon and nitrogen stable isotope ratios / A. Hoshika, M.J. Sarker, S. Ishida, Y. Mishima, N. Takai // *Aquatic Botany*. – 2006. – Vol. 85. – P. 191—197.

167. Idestam-Almquist, J. Plastic responses in morphology of *Potamogeton pectinatus* L. to sediment and above-sediment conditions at two sites in the northern Baltic proper / J. Idestam-Almquist, L. Kautsky // *Aquatic Botany*. – 1995 – Vol. 52. – Issue 3. – P. 205-216.

168. Iles, W. J. A well-supported phylogenetic framework for the monocot order Alismatales reveals multiple losses of the plastid NADH dehydrogenase complex and a strong long-branch effect / W.J. Iles, S.Y. Smith, S.W. Graham, P. Wilkin, S.J. Mayo // *Early events in monocot evolution*. – 2013. – P. 1-28.

169. Irlandi, E.A. Modification of animal habitat by large plants: mechanisms by which seagrasses influence clam growth / E.A. Irlandi, C.H. Peterson // *Oecologia*. – 1991. – Vol. 87. – P. 307–318.

170. Itoa, Yu. New or Noteworthy Plant Collections from Myanmar (3) *Caldesia parnassifolia*, *Nechamandra alternifolia*, *Potamogeton maackianus* and *P. octandrus* / Yu. Itoa, T. Ohi-Tomaa, N. Tanakab, J. Murataa // *Journal of Japanese Botany*. Tsumura & Co. – 2009. – Vol. 84 – No.6. – P. 321-329.

171. 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*. – 2022a. – Vol. 15. – No. 1. – P. 61-69. doi:10.24057/2071-9388-2021-111

172. 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*. – 2022b. – 4(15), – P. 39-43. doi:10.24057/2071-9388-2022-017

173. 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
174. 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. – 2022c. – 2(15). – P. 111-115. doi:10.24057/2071-9388-2022-013
175. Isaac, F.M. Floral structure and germination in *Cymodocea ciliate* / F.M. Isaac // Phytomorphology. – 1969. – Vol. 19. – P. 44–51.
176. Ito, Y. A new delimitation of the Afro-Eurasian plant genus *Althenia* to include its Australasian relative, *Lepilaena* (Potamogetonaceae) – evidence from DNA and morphological data / Y. Ito, N. Tanaka, P. García-Murillo, A.M. Muasya // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2016. – Vol. 98. – P. 261–270.
177. Ito, Y. Comprehensive phylogenetic analyses of the *Ruppia maritima* complex focusing on taxa from the Mediterranean / Y. Ito, T. Ohi-Toma, J. Murata, N. Tanaka // J. Plant Res. – 2013. – Vol. 26. – P. 753–762.
178. Ito, Y. Phylogeny of *Ruppia* (Ruppiaceae) Revisited: Molecular and Morphological Evidence for a New Species from Western Cape, South Africa / Y. Ito, T. Ohi-Toma, N. Tanaka, J. Murata, A. M. Muasya // Systematic Botany. – 2015. – Vol. 40(4). – P. 942-949.
179. Ito, Y. Towards a better understanding of the *Ruppia maritima* complex (Ruppiaceae): Notes on the correct application and typification of the names *R. cirrhosa* and *R. spiralis* / Y. Ito, T. Ohi-Toma, , C. Nepi, A. Santangelo, A. Stinca, N. Tanaka, J. Murata // Taxon. – 2017. – Vol. 66(1). – P. 167-171. doi:10.12705/661.11
180. Jacobs, S.W.L. A revision of the genus *Ruppia* (Potamogetonaceae) in Australia / S.W.L. Jacobs, M.A. Brock // Aquatic Botany. – 1982. – Vol. 14. – P. 325–337.
181. Jacobs, S.W.L. Ruppiaceae / S.W.L. Jacobs, M.A. Brock // Wilson, A. (ed.). Flora of Australia. ABRIS/CISRO, Melbourne. – 2011. – Vol. 39. – P. 95–98.

182. Jahnke, M. Patterns and mechanisms of dispersal in a keystone seagrass species / M. Jahnke, A. Christensen, D. Micu, N. Milchakova, M. Sezgin, V. Todorova et al. // *Marine Environmental Research*. – 2016. – Vol. 117. – P. 54-62.
183. Jernakoff, P. The relative importance of amphipod and gastropod grazers in *Posidonia sinuosa* meadows / P. Jernakoff, J. Nielsen // *Aquatic Botany*. – 1997. – Vol. 56. – P. 183–202.
184. Jordan, G.J. An Early to Middle Pleistocene Flora of Subalpine Affinities in Lowland Western Tasmania / G.J. Jordan, M.K. Macphail, R. Barnes, R.S. Hill // *Australian Journal of Botany*. – 1995. – Vol. 43(2). – P. 231-242.
185. Kaplan, Z. A taxonomic revision of *Stuckenia* (Potamogetonaceae) in Asia, with notes on the diversity and variation of the genus on a worldwide scale / Z. Kaplan // *Folia geobotanica*. – 2008. – Vol. 43. – P. 159–234.
186. Kaplan, Z. Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (Potamogetonaceae) / Z. Kaplan // *Folia geobotanica*. – 2002. – Vol.37. – P. 141–170. doi.org/10.1007/BF02804229
187. Karrow, P.F. A diverse late-glacial (Mackinaw Phase) biota from Leamington, Ontario / P.F. Karrow, T.F. Morris, J.H. McAndrews, A.V. Morgan, A.J. Smith, I.R. Walker // *Canadian Journal of Earth Sciences*. – 2007. – Vol. 44. – P. 287-296.
188. Katoh, K. Parallelization of the MAFFT multiple sequence alignment program / K. Katoh, H. Toh // *Bioinformatics*. – 2010. – Vol. 26. – P. 1899–1900. DOI:10.1093/bioinformatics/btq224
189. Kaul, B.R. Meristic and organogeneitic variation in *Ruppia occidentalis* and *R. maritima* / B.R. Kaul // *Int. J. Plant Sci.* – 1993. – Vol. 154. – № 3. – P. 416–424.
190. Kay, Q.O.N. Floral structure in the marine angiosperms *Cymodocea serrulata* and *Thalassodendron ciliatum* (*Cymodocea ciliata*) / Q.O.N. Kay // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1971. – Vol. 64. – P. 423–429.
191. Kershaw, A.P. A complete pollen record of the last 230 ka from Lynch's Crater, north-eastern Australia / A.P. Kershaw, S.C. Bretherton, S. Kaars //

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2007. – V. 251(1). – P. 23-45.

192. Kirkman, H. Seagrasses of the southern coast Australia / H. Kirkman, J. Kuo // Kuo, J.J.S., Phillips, R., Walker, D.I., Kirkman, H. (eds). – Seagrass Biology. Faculty of Science, University of Western Australia. – 1989. – P. 51–56.

193. Klumpp, D.W. Feeding ecology and trophic role of sea urchins in a tropical seagrass community / D.W Klumpp, J.T. Salita-Espinosa, M.D. Fortes // Aquatic Botany. – 1993. – Vol. 45. – P. 205–229.

194. Koriba, K. On Archeozostera from the Izumi Sandstone /K. Koriba, S. Miki // Chikyū (The Globe). – 1931. – Vol. 15. – P. 165–201.

195. Koumpli-Sovantzi, L. *Althenia filiformis* Petit (Zannichelliaceae) in Greece / L. Koumpli-Sovantzi // Phytōn (Horn, Austria). – 1995. – Vol. 35 (2). – P. 243–245.

196. Krause-Jensen, D. Expansion of vegetated coastal ecosystems in the future Arctic / D. Krause-Jensen, C.M. Duarte // Frontiers in Marine Science. – 2014. – 1.

197. Krause-Jensen, D. Imprint of Climate Change on Pan-Arctic Marine Vegetation / Krause-Jensen, D., Archambault, P., Assis, J., Bartsch, I., Bischof, K., Filbee-Dexter, K., et al. (vol. 7, 617324, 2020) // Frontiers in Marine Science. – 2021. – 8.

198. Kumar, S. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms / S. Kumar, G. Stecher, M. Li, C. Knyaz, K. Tamura // Molecular Biology and Evolution. – 2018. – Vol. 35. – P. 1547-1549.

199. Kuo, J. A revision of the genus *Heterozostera* (Zosteraceae) / J. Kuo // Aquatic Botany. – 2005. – Vol. 81. – P. 97-140.

200. Kuo, J. Seagrass taxonomy, structure and development / J. Kuo, A.J. McComb // Larkum A.W.D., McComb, A.J., Shephard S.A. (eds.), Biology of seagrasses: A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region. Amsterdam: Elsevier. – 1989. – P. 6–73.

201. Kuo, J. A taxonomic study of the *Posidonia ostenfeldii* complex (Posidoniaceae) with description of four new Australian seagrasses / J. Kuo, M.L. Cambridge // Aquat Bot. – 1984. – Vol. 20. – P. 267–295.
202. Kuo, J. Anatomy of viviparous seagrasses seedlings of *Amphibolis* and *Thalassodendron* and their nutrient supply / J. Kuo, H. Kirkman // Botanica Marina. – 1990. – Vol. 33. – P. 117–126.
203. Kuo, J. Cymodoceaceae / Kuo J., A.J. McComb // Kubitzki, K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Vol 4. Monocots. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). – Berlin: Springer. – 1998a. – P. 133–140.
204. Kuo, J. Floral and seedling morphology and anatomy of *Thalassodendron pachyrhizum* Den Hartog (Cymodoceaceae) / J. Kuo, H. Kirkman // Aquatic Botany. – 1987. – Vol. 29. – P. 1–17.
205. Kuo, J. Functional leaf anatomy and ultrastructure in a marine angiosperm, *Syringodium isoetifolium* (Aschers.) Dandy (Cymodoceaceae) / J.Kuo // Australian Journal of Marine & Freshwater Researches. – 1993. – Vol. 44. – P. 59–73.
206. Kuo, J. Observations of propagation shoots in the seagrass genus *Amphibolis* C. Agardh (Cymodoceaceae) / J. Kuo, I.H. Cook, H. Kirkman // Aquatic Botany. – 1987. – Vol. 27. – P. 291–293.
207. Kuo, J. Posidoniaceae / J. Kuo, A.J. McComb // Kubitzki, K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Vol 4. Monocots. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). – Berlin: Springer. – 1998b. – P. 404–407.
208. Kuo, J. Seagrass Taxonomy and Identification Key / J. Kuo, C. Den Hartog // Short, Frederick T. and Robert G. Coles (eds.). Global Seagrass Research Methods. Elsevier Science B.V., Amsterdam. – 2001. – P. 31–59.
209. Kuo, J. Seagrass taxonomy, structure and development / J. Kuo, A.J. McComb // Larkum, A.W.D., McComb, A.J., Shephard, S.A. (eds.). Biology of seagrasses: A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region. – Amsterdam: Elsevier. – 1989. – P. 6–73.

210. Kuo, J. Seagrasses: A profile of an ecological group / J. Kuo, C. Den Hartog // *Biologia Marina Mediterranea*. – 2000. – Vol. 7(2). – P. 3–17.
211. Kuo, J. Zosteraceae / J. Kuo, A.J. McComb // Kubitzki, K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol 4. Monocots. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. – Berlin: Springer. – 1998c. – P. 496–502.
212. Labanauskas, V. Baltijos jūros Lietuvos priekrantes bentoso makrofitu bendrios / V. Labanauskas // *Botanica Lithuanica*. – 2000. – Vol. 6(4). – P. 401–413.
213. Lacroix, C.R. Developmental morphology of the androecium and gynoecium in *Ruppia maritima*: considerations for pollination / C.R. Lacroix, J.R. Kemp // *Aquatic Botany*. – 1997. – Vol. 59. – P. 253–262.
214. Larkum, A. Seagrasses of Australia: Structure, Ecology and Conservation / A. Larkum, G. Kendrick, Gary, P. Ralph. – 2018.
215. Larkum, A.W.D. *Biology of Seagrasses. A Treatise on the Biology of Seagrasses with special reference to the Australian region* / A.W.D. Larkum, A.J. McComb, S.A. Shephard. Eds. – Amsterdam: Elsevier, 1989. – 609 p.
216. Larkum, A.W.D. Evolution and biogeography of seagrasses / A.W.D. Larkum, C. Den Hartog // Larkum, A.W.D., McComb, A.J., Shepherd, S.A. (eds.). *Biology of Seagrasses. A Treatise on the Biology of Seagrasses with special reference to the Australian region*. – Amsterdam: Elsevier. – 1989. – P. 112–156.
217. Larkum, A.W.D. *Seagrasses: biology, ecology and conservation* / A.W.D. Larkum, J.R. Orth, M.C. Duarte – Berlin: Springer. – 2006. – 690 p.
218. Larkum, A.W.D. *Taxonomy and biogeography of seagrasses* / Larkum, Anthony W.D.; Duarte, Carlos; Orth, Robert J., eds. // *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. - New York: Springer-Verlag. – 2005.
219. Laurent, L. Étude sur une plante fossile des dépôts du tertiaire marine du sud de Célèbes, *Cymodocea micheloti* (Wat.) nob. / L. Laurent, J. Laurent // *Jaarboek van het Mijnezen in Nederlandsch. Indie*. – 1926. – Vol. 54. – P. 167–190.
220. Les, D.H. In time and with water... the systematics of alismatid monocotyledons / D.H. Les, N.P. Tippery // *Early Events in Monocot Evolution* / ed.



Wilkin, P., Mayo, S.J. – Cambridge: Cambridge University Press, 2013. – P. 118–164.

221. Les, D.H. Phylogenetic studies in Alismatidae, II: Evolution of marine angiosperms (Seagrasses) and hydrophily / D.H. Les, M.A. Cleland, M.Waycott // Systematic Botany. – 1997. – Vol. 22. – P. 443–463.

222. Li, X. Phylogenetic studies of the core Alismatales inferred from morphology and rbcL sequences. / X. Li, Zh.-K. Zhou // Progress in Natural Science. – 2009. – Vol. 19. – P. 931–945. 10.1016/j.pnsc.2008.09.008

223. Lindqvist, C. Molecular phylogenetics of an aquatic plant lineage Potamogetonaceae / C. Lindqvist, J. De Laet, R.R. Haynes, L. Aagesen, B.R. Keener, V.A. Albert // Cladistics. – 2006. – Vol. 22. – P. 568–588.

224. Lirman, D. The influence of salinity on seagrass growth, survivorship, and distribution within Biscayne Bay, Florida: field, experimental, and modelling studies / D. Lirman, W.P. Cropper // Estuaries. – 2003. – Vol. 26. – P. 131–141.

225. Liu, Y.-S. 1996. A catalogue of Cenozoic megafossil plants in China / Y.-S. Liu, S.-X. Guo, D. K. Ferguson // Palaeontographica Abteilung. – 1996. – Bd. 238. – S.141-179.

226. Lumbert, S.H. The occurrence of fossil seagrasses in the Avon Park Formation (Late Middle Eocene), Levy County, Florida, USA / S.H. Lumbert, C.Den Hartog, R.C. Phillips, F.S. Olsen // Aquatic Botany. – 1984. – Vol. 20. – P. 121–129.

227. Lüning, K. Seaweeds, their Environment, Biogeography, and Ecophysiology / K.Lüning – Chichester, New York. – 1990. – 527 p.

228. Macfarlane, T.D. Filling a morphological gap between Australasian and Eurasian / African members of *Althenia* (Potamogetonaceae, Alismatales): *A. hearnii* sp. nov. from SW Western Australia / T.D. Macfarlane, M.V. Remizowa, D.D. Sokoloff // Phytotaxa. – 2017. – Vol. 317. – No 1. – P. 53–60.

229. MacGinitie, H.D. Fossil Plants of the Florissant Beds of Colorado / H. D. MacGinitie. – Carnegie Inst. of Washington, Contributions to Paleontology Publ. – 1953. – Vol. 599. – P. 1-198.

230. Mai, D.H. Beiträge zur Kenntnis der Tertiärflora von Seiffhennersdorf (Sachsen) / D.H. Mai // Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden. – 1963. – Bd. 13. – S. 39-114.

231. Mai, D.H. Contribution to the flora of the middle Oligocene Calau Beds in Brandenburg Germany / D.H. Mai // Review of Palaeobotany and Palynology. – 1998. – Vol. 101. – P. 43-70.

232. Mai, D.H. Die mittelmiozänen und obermiozänen Floren aus der Meuroer und Raunoer Folge in der Lausitz. III. Fundstellen und Palaeobiologie / D.H. Mai // Palaeontographica Abteilung. – 2001. – Bd. 258. – S. 1-85.

233. Mai, D.H. Die oberoligozänen Floren am Nordrand der Sächsischen Lausitz / D.H. Mai // Palaeontographica Abteilung. – 1997. – Bd. – 244(1-6). – S. 1-124.

234. Mai, D.H. Die pliozänen Floren von Thüringen, Deutsche Demokratische Republik / D.H. Mai, H. Walther // Quartaerpalaeontologie. – 1988. – Bd. 7. – S. 55-297.

235. Mai, D.H. Palaeocarpological investigations in the Villafranchian (Pliocene) of Italy / D.H. Mai // Bollettino Museo Regionale di Scienze Naturali. – 1995. – Vol. 13(2). – P. 407-437.

236. Mannino, A.M. The genus *Ruppia* L. (Ruppiaceae) in the Mediterranean region: An overview / A.M. Mannino, M. Menéndez, B. Obrador, A. Sfrisoc, L. Triest // Aquatic Botany. – 2015. – Vol. 124. – P. 1–9.

237. Mason, R. The species of *Ruppia* in New Zealand / R. Mason // New Zealand Journal of Botany. – 1967. – Vol. 5. – P. 519–531.

238. Mayr, G. A new record of the Prophaethontidae (Aves: Pelecaniformes) from the Middle Eocene of Belgium / G. Mayr, R. Smith // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. – 2002. – Vol. 72. – P. 135-138.

239. McConchie, C.A. Biology of Australian seagrasses: floral development and morphology in *Amphibolis* (Cymodoceaceae) / C.A. McConchie, S.C. Ducker, R.B. Knox // Australian Journal of Botany. – 1982. – Vol. 30. – P. 251–264.

240. McKenzie, L.J. Disturbance influences the invasion of a seagrass into an existing meadow / L.J. McKenzie, R.L. Yoshida, R.K.F. Unsworth // *Marine Pollution Bulletin*. – 2014. – Vol. 86. – Is. 1–2.15. – P. 186-196.

241. McMahon, K. The movement ecology of seagrasses / K. McMahon, K.-J. van Dijk, L. Ruiz-Montoya, G.A. Kendrick, S.L. Krauss, M. Waycott, J. Verduin, R. Lowe, J. Statton, E. Brown, C. Duarte // *Proc. Biol. Sci.* – 2014. – Nov. 22. – 281(1795):20140878. P. 1–9. doi: 10.1098/rspb.2014.0878.

242. McMillan, C. Comparison of fruits of *Syringodium* (Cymodoceaceae) from Texas, the US Virgin Islands and the Philippines / C. McMillan, L.H. Bragg // *Aquatic botany*. – 1987. – Vol. 28. – P. 97–100.

243. Meyer, H.W. The Oligocene Bridge Creek flora of the John Day Formation, Oregon / H.W. Meyer, S.R. Manchester // *University of California Publications in Geological Sciences*. – 1997. – Vol. 141. – P. 1-195.

244. Miki, S. Origin of *Najas* and *Potamogeton* / S. Miki // *Botanical magazine (Tokyo)*. – 1937. – Vol. 51. – № 606. – P. 290–298.

245. Moissette, P. Spectacular preservation of seagrasses and seagrass-associated communities from the Pliocene of Rhodes, Greece / P. Moissette, E. Koskeridou, J.-J. Corneé, F. Guillocheau, C. Lecuyer // *Palaios*. – 2007. – Vol. 22(2). – P. 200-211 [M. Uhen/M. Uhen/P. Wagner]

246. McRoy, C. Eelgrass under Arctic Winter Ice / C. McRoy // *Nature*. – 1969. – Vol. 224. – P. 818–819. doi.org/10.1038/224818a0

247. Nagelkerken, I. Relative importance of interlinked mangroves and seagrass beds as feeding habitats for juvenile reef fish on a Caribbean island / I. Nagelkerken, G. van der Velde // *Marine Ecology Progress Series*. – 2004. – Vol. 274. – P. 153–159.

248. Nakaoka, M. Plant-animal interactions in seagrass beds: ongoing and future challenges for understanding population and community dynamics / M. Nakaoka // *Population Ecology*. – 2005. – Vol. 47. – P. 167–177.

249. New York State Seagrass Task Force. 2009. Final Report of the New York State Seagrass Task Force: Recommendations to the New York State Governor and Legislature.

250. Nunes, E.L.P. Floral developmental in Potamogeton (Potamogetonaceae, Alismatales) with emphasis of gynoecial feature / E.L.P. Nunes, M.C. de Limab, M.C. de Chiara Moço, A.I. Coana // Aquatic botany. – 2012. – Vol. 100. – P. 56–61.

251. O'Brien, T.P. The study of plant structure: principles and selected methods / T.P. O'Brien, M.E. McCully // Melbourne: Termarcarphi & Pty. Ltd. – 1981. – Vol. 31. – №4. – P. 789-791.

252. Orth, R.J. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems / R.J. Orth // BioScience. – 2006. – Vol. 56. – P. 987–996.

253. Ostefeld, C.H. Meeresgräser I. Marine Hydrocharitaceae / C.H. Ostefeld // Hannig, E., Winkler, H. (eds.). Pflanzenareale. – 1927a. – Vol. 1 (3). – P. 35–38 (maps 21-24).

254. Ostefeld, C.H. Meeresgräser II. Marine Potamogetonaceae / C.H. Ostefeld // Hannig, E., Winkler, H. (eds.). Pflanzenareale. – 1927b. – Vol. 1 (4). – P. 46–50 (maps 34-39).

255. Ostefeld, C.H. On the geographical distribution of the seagrasses. A preliminary communication / C.H. Ostefeld // Proceedings of the Royal Society of Victoria. – 1915. – Vol. 27. – P. 179–191.

256. Ovodov, Yu.S. The pectic substances of Zosteraceae. Part IV. Pectinase digestion of zosterine / Yu.S. Ovodov, R.G. Ovodova, O.D. Bondarenko, I.N. Krasikova // Carbohydr. Research. – 1971. – Vol. 18. – P. 311–318.

257. Oyen, C.W. Diversity patterns and biostratigraphy of Cenozoic echinoderms from Florida / C.W. Oyen, R.W. Portell // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2001. – Vol. 166. – P. 193-218.

258. Ozaki, K. Late Miocene and Pliocene Floras in Central Honshu, Japan / K.Ozaki // Bulletin of Kanagawa Prefectural Museum Natural Science Special Issue. – 1991. – P. 1-244.

259. Passarge, H. Pflanzengesellschaften Nordostdeutschlands. 1. Hydro-und Therophytosa / Passarge, H. – Berlin-Stuttgart: J. Kramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. – 1996. – 298 p.

260. Petersen K. L. Late-glacial vegetation and climate at the Manis mastodon site, Olympic Peninsula, Washington / K. L.Petersen, P. J., Jr. Mehringer, C. E. Gustafson // Quaternary Research. – 1983. – Vol. 20(2). – P. 215-231.

261. Petersen, G. Phylogeny of the Alismatales (Monocotyledons) and the relationship of *Acorus* (Acorales?) / Petersen, G., Seberg, O., Cuenca, A., Stevenson, D. W., Thadeo, M., Davis, J. I., Ross, T. G. // Cladistics. – 2016. – Vol. 32(2). – P. 141-159.

262. Petersen, G., Seberg, O., Short, F.T., Fortes, M.D. Complete genomic congruence but non-monophyly of *Cymodocea* (Cymodoceaceae), a small group of seagrasses. // Taxon. – 2014. – Vol. 63. – P. 3–8.

263. Pettitt, J.M. Reproduction in seagrasses: pollination in *Amphibolis* Antarctica / J.M. Pettitt, C.A. McConchie, S.C. Ducker, R.B. Knox // Proceedings of the Royal Society, London. – 1983. – Vol. 219. – P. 119–135.

264. Phillips, R.C., McRoy, C.P. (eds.). Handbook of seagrass biology. Berland, NY, 1981. Phillips, R.C. Handbook of seagrass biology / R.C. Phillips, C.P. McRoy, eds. – Berland, NY. – 1981. – 353 p.

265. Posluszny, U. Floral development of *Potamogeton densus* / U. Posluszny, R. Sattler // Canadian Journal of Botany. – 1973. – Vol. 51. – P. 647–656.

266. Posluszny, U. Floral development of *Ruppia maritima* var. *maritima* / U.Posluszny, R. Sattler // Canadian Journal of Botany. – 1974. – Vol. 52. – P. 1607–1612.

267. Posluszny, U. Unicarpellate floral development in *Potamogeton zosteriformis* / U.Posluszny // Canadian Journal of Botany. – 1981. – Vol. 59. – P. 495–504.

268. Preston, C.D. Pondweeds of Great Britain and Ireland. BSBI Handbook / C.D. Preston. – Botanical Society of the British Isles, London. – 1995. – No. 8.

269. Randall, J.E. Grazing effect on sea grasses by herbivorous reef fishes in the West Indies / J.E. Randall // *Ecology*. – 1965. – Vol. 46. – P. 255–260.

270. Rasmusson, L.M. Sensitivity of Photosynthesis to Warming in Two Similar Species of the Aquatic Angiosperm *Ruppia* from Tropical and Temperate Habitats / L.M. Rasmusson, A.Nualla-ong, T. Wutiruk, M. Björk, M. Gullström, P. Buapet // *Sustainability*. – 2021. – Vol. 13(16). – 9433. – P.1-19. doi.org/10.3390/su13169433.

271. Ravikumar, K. A new subspecies of *Halophila ovalis* (R.Br.) J.D. Hook. (Hydrocharitaceae) from the eastern coast of Peninsular India /K. Ravikumar, R. Ganesan // *Aquat. Bot.* – 1990. – Vol. 36. – P. 351–358.

272. Reese, G. Zur intragenerischen Taxonomie der Gattung *Ruppia* L. / G.Reese // *Z. Bot.* – 1962. – Vol. 50. – S. 237-264.

273. Remizowa, M.V. Flowers and inflorescences of the seagrass *Posidonia* (Posidoniaceae, Alismatales) / M.V. Remizowa, D. D. Sokoloff, S. Calvo, A. Tomasello, P. Rudall // *American Journal of Botany*. – 2012. – Vol. 99. – No. 10. – P. 1592-1608.

274. Remizowa, M.V. Comparative floral morphology in Posidoniaceae and Ruppiaceae (Alismatales) / Remizowa, M.V., Lock, I.E, Sokoloff, D.D., Rudall, P.J. // Early events in monocot evolution. A joint meeting of the Linnean Society of London and Royal Botanic Gardens, Kew: abstracts // Royal Botanic Gardens, Kew. – 2010. – P. 8–9.

275. Remizowa, M.V. Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower/inflorescence level / M.V. Remizowa, P.J. Rudall, V.V. Choob, D.D. Sokoloff // *Ann. Bot.* – 2013. – Vol. 112. – № 8. – P. 1553–1566.

276. Ridley, H.N. The dispersal of plants throughout the world / H.N. Ridley - L. Reeve and Co. – 1930. – 743 p.

277. Rock, B. M. Impediments to Understanding Seagrasses? Response to Global Change / B. M. Rock, B. H. Daru // *Frontiers in Marine Science*. – 2021. – 8.

278. Romanov, R.E. Charophyte species diversity and distribution on the south of the West-Siberian Plain / R.E. Romanov, L.M. Kipriyanova // Charophytes. – 2010. – Vol. 2. – № 2. – P. 72–86.
279. Ross, T.G. Plastid phylogenomics and molecular evolution of Alismatales / T.G. Ross, C.F. Barrett, M. Soto Gomez, V.K.Y. Lam, C.L. Henriquez, D.H. Les, et al. // Cladistics. – 2016. – Vol. 32. – P. 160-178.
280. Ross, T.G. Plastid phylogenomics and molecular evolution of Alismatales / T.G. Ross, C.F. Barrett, M. Soto Gomez, V.K. Lam, C.L. Henriquez, D.H. Les, S.W. Graham // Cladistics. – 2016. – Vol. 32(2). – P. 160-178.
281. Ruckert-Ulkumen, N. Pharyngeal Teeth, Lateral Ethmoids, and Jaw Teeth of Fishes and Additional Fossils From the Late Miocene (Late Khersonian / Early Maeotian) of Eastern Paratethys (Yalova, Near Istanbul, Turkey) / N. Ruckert-Ulkumen, E. Yigitbas // Turkish Journal of Earth Sciences. – 2007. – Vol. 16. – P. 211-224.
282. Ruggieri, G. Segnalazione di frutti fossili di *Cymodocea maior* (Cavol.) Grande / G.Ruggieri // Webbia. – 1952. – Vol. 8(1). – P. 141-146.
283. Sachet, M.-H. Remarks on *Halophila* (Hydrocharitaceae) / M.-H.Sachet, F.R. Fosberg // Taxon. – 1973. – Vol. 22. – P. 439–443.
284. Santamaría Galdón, L.E. The ecology of *Ruppia drepanensis* Tineo in a Mediterranean brackish marsh (Doñana National Park, SW Spain): a basis for the management of semiarid floodplain wetlands / L.E. Santamaría Galdón,– Brookfield, Rotterdam. – 1995. – 242 p.
285. Sattler, R. Perianth development of *Potamogeton richardsonii* / R. Sattler // American Journal of Botany. – 1965. – Vol. 52. – №. 1. – C. 35-41.
286. Schmalhausen, J. Tertiarflora Sud-West-Russlands / J.Schmalhausen // Paläontologische Abhandlungen. – 1883. – Vol. 1(4). – P. 1-53.
287. Sendra Saez, J. R. *Astadelphis gastaldii* (Brandt, 1874) - Mammalia, Cetacea, Delphinidae - en el Plioceno Espanol /J. R. Sendra Saez, D.Hodgson, // Jornada de Paleontologia. – 1998. – Vol. 14. – P. 169-172.

288. Setchell, W.A. Geographic elements of the marine flora of the North Pacific Ocean / W.A. Setchell // *The American Naturalist*. – 1935. – Vol. 69. – P. 560–577.
289. Setchell, W.A. Geographical distribution of the marine Spermatophytes / W.A. Setchell // *The Bulletin Torrey Botanical Club*. – 1920. – Vol. 47. – P. 563–579.
290. Short, F. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model / F. Short, T. Carruthers, W. Dennison, M. Waycott // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2007. – Vol. 350. – P. 3-20.
291. Short, F. Global Seagrass Research Methods / F. Short, R. Coles // *Aquaculture*. – 2002. – Vol. 212. 10.1016/S0044-8486(02)00307-1.
292. Short, F. T. Extinction risk assessment of the world's seagrass species / F. T. Short, , Polidoro, S. R. Livingstone, K. E. Carpenter, S. Bandeira, J. S. Bujang, et al. // *Biological Conservation*. – 2011. – Vol. 144. – P. 1961-1971.
293. Short, F.T. The effects of global climate change on seagrasses / F.T. Short, H.A. Neckles // *Aquatic Botany*. – 1999. – Vol. 63. – P. 169–196.
294. Shutoh, K. A new record of *Potamogeton*×*angustifolius* J. Presl (*Potamogetonaceae*) in Japan. *Acta Phytotax* / K. Shutoh, T. Shiga // *Geobot*. – 2020. – Vol. 71(1). – P. 33–44. doi:10.18942/apg.201914
295. Singh, V. Morphological and anatomical studies in Helobiae. II Vascular anatomy of the flower of *Potamogetonaceae* / V.Singh // *Bot. Gaz*. – 1965. – Vol. 126. – № 2. – P. 137–144.
296. Siokou, I. New Mediterranean marine biodiversity records (June 2013) /, I. Siokou, A.S. Ates, D. Ayas, J. Ben Souissi, T. Chatterjee, M. Dimiza, H. Durgham, K. Dogrammatzi, D. Erguden, V. Gerakaris, M. Grego, Y. Issaris, K. Kadis, T. Katagan, K. Kapiris, S. Katsanevakis, F. Kerkhof, E. Papastergiadou, V. Pesic, L. Polychronidis, M. Rifi, M. Salomidi, M. Sezgin, M. Triantaphyllou, K. Tsiamis, C. Turan, I. Tziortzis, D'Udekem, D'Acoz, C., D. Yaglioglu, J. Zaouali, A. Zenetos // *Mediterranean Marine Science*. – 2013. – Vol. 14. – № 1. – P. 238–249.



297. Smith, T.M. Rare long-distance dispersal of a marine angiosperm across the Pacific Ocean / T.M. Smith, P.H. York, B.R. Broitman, M. Thiel, G.C. Hays, E. van Sebille, N.F. Putman, P.I. Macreadie, C.D.H. Sherman // *Global Ecology and Biogeography*. – 2018. – Vol. 27(4) – P. 487–496.

298. Sokoloff, D.D. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research / D.D. Sokoloff, P.J. Rudall, M.V. Remizowa // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. – Vol. 57. – № 13. – P. 3517–3530.

299. Soltis, D.E. Phylogeny and evolution of angiosperms / D.E.Soltis, P.S.Soltis, P.K. Endress, M.W. Chase, – Sunderland, USA: Sinauer Associates. 2005.

300. Soros-Pottruff, C. L., Posluszny U. Developmental morphology of reproductive structures of *Phyllospadix* (Zosteraceae) // *International Journal of Plant Sciences*. – 1994. – T. 155. – №. 4. – C. 405-420

301. Stevens, P.F. "Alismatales" / P.F. Stevens – Angiosperm Phylogeny Website. 14. Missouri Botanical Garden. – 2001. – Retrieved 14 March 2018. <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/orders/alismatalesweb.htm#Alismatales>

302. Stockmans, F. Vegetaux Eocenes des environs de Bruxelles / F. Stockmans // *Memoires du Musee Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*. 1936. – Vol. 76. – P. 1-56.

303. Sun, K. Floral organogenesis of *Potamogeton distinctus* A. Benn (Potamogetonaceae) / K.Sun, Z.–Y. Zhang, J.–K. Chen // *Acta Phytotaxonomica Sinica*. – 2000. – Vol. 38. – № 6. – P. 528–531.

304. Szafer, W. Miocenska Flora ze Starych Gliwic na Slasku (Miocene Flora of Stare Gliwice in Upper Silesia) / W.Szafer // *Prace Instytut Geologiczny*. – 1961. – Vol. 33. – P. 1-205.

305. Takahashi, H. Plants of the Kuril Islands / H. Takahashi. – Hokkaido: Hokkaido University Press. – 2015. – 509 p.

306. Takhtajan, A. Flowering Plants /A. Takhtajan – Springer Verlag, 2009. – 918 p.

307. Talavera, S. Sobre el Género *Zannichellia* L. (Zannichelliaceae) / S. Talavera, P. García Murillo, H. Smit // *Lagascalia* 1986. – Vol. 14(2). – P. 241-271.
308. Taylor, T.N. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2nd ed. /T.N. Taylor, E.L. Taylor, M. Krings – Burlington, MA, 2008. – 1252 p.
309. Terekhin, E.S. Potamogetonaceae. In AL Takhtajan, editor. *Comparative Seed Anatomy*. Vol. 1 / Terekhin, E.S. – St. Petersburg (RU): Nauka. – 1985a. – P. 51–53.
310. Terekhin, E.S. Ruppiaceae. In AL Takhtajan, editor. *Comparative Seed Anatomy*. Vol. 1 / Terekhin, E.S. – St. Petersburg (RU): Nauka. – 1985b. – P. 53–55
311. Thayer, G.W. Evidence for short-circuiting of the detritus cycle of seagrass beds by the Green turtle, *Chelonia mydas* L. /G.W. Thayer, D.W. Engel, K.A. Bjorndal // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1982. – Vol. 62. – P. 173–183.
312. Thomson, H. Estuarine openwater comparison of fish community structure in eelgrass (*Zostera marina* L.) habitats of Cape Cod / H. Thomson, J. Hughes, B. Williams // *Biological Bulletin*. – 2002. – Vol. 203. – P. 247–248.
313. Tomlinson, P.B. Helobiae (Alismatidae) / P.B. Tomlinson // *Anatomy of the monocotyledons* / Metcalfe, C.R. (ed.). – Clarendon press, Oxford, 1982. – Vol. 7. – P. 1–559.
314. Tomlinson, P.B. *The botany of mangroves* /P.B. Tomlinson – NY: Cambridge University Press. – 2016. – 432 p.
315. Touchette, B.W. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses /B.W. Touchette, J.M. Burkholder // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2000. – Vol. 250. – P. 169–205.
316. Tracey, S. Distribution of Mollusca in Units S1 to S9 of the Selsey Formation (middle Lutetian), Selsey Peninsula, West Sussex / S. Tracey, J. A. Todd, J. Le Renard, C. King, M. Goodchild // *Tertiary Research*. – 1996. – Vol. 16(1-4). – P. 97-139.
317. Tutin, T.G. The autecology of *Zostera marina* in relation to its wasting disease / T.G. Tutin // *New Phytol.* – 1938. – Vol. 37 – P. 50–71.

318. Tuya, F. Seagrass paleo-biogeography: Fossil records reveal the presence of *Halodule* cf. in the Canary Islands (eastern Atlantic) / F.Tuya, J.F. Betancort, R. Haroun, F. Espino, A Lomoschitz, J. Meco // *Aquatic Botany*. – 2017. – Vol. 143. – P. 1–7.

319. Uhl, N.W. Studies in the floral morphology and anatomy of certain members of the Helobiae: Ph.D. dissertation / N.W. Uhl,– Cornell University, Ithaca, 1947. – 137 p.

320. Unsworth, R.K.F. A framework for the resilience of seagrass ecosystems /R.K.F. Unsworth, C.J. Collier, M.L. Waycott, J.L. Mckenzie // *Marine Pollution Bulletin*. – 2015. – Vol. 100. – P. 34–46.

321. Uotila, P. *Althenia* / P.Uotila // *Flora of Turkey and the East Aegean Islands* / Davis, P.H. (ed.). Edinburgh, 1984. – P. 30–31.

322. Vacchi, M. Biogeomorphology of the Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows /M. Vacchi, G. De Falco, S. Simeone, M. Montefalcone, C. Morri, M. Ferrari, C. N. Bianchi // *Earth Surface Processes and Landforms*. – 2017. – Vol. 42(1). – P. 42-54. doi:10.1002/esp.3932

323. Valle, M. Comparing the performance of species distribution models of *Zostera marina*: Implications for conservation / M. Valle, M. Katwijk van Marieke, J. de Jong Dick, J. Bouma Tjeerd, M. Schipper Aafke, Chust Guillem, M. Benito Blas, M. Garmendia Joxe, Borja Ángel // *Journal of Sea Research*. – 2013. – Vol. 83. – P. 56-64.

324. Van Der Burgh, J. Miocene floras in the lower Rhenish basin and their ecological interpretation / J. Van Der Burgh // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – 1987. – V. 52. – P. 299-366.

325. Van Der Ham, R.W.J. Seagrass foliage from the Maastrichtian type area (Maastrichtian, Danian, NE Belgium, SE Netherlands) / R.W.J. Van Der Ham, J. H. A. van Konijnenburg-van Cittert, L. Inderherberge // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – 2007. – Vol. 144(3-4). – P. 301-321.

326. Verhoeven, J.T.A. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. II. Synecological classification. Structure and dynamics of the

macroflora and macrofauna communities /J.T.A. Verhoeven // Aquatic Botany. – 1980. – Vol. 8. – P. 1–85.

327. Verhoeven, J.T.A. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. I. Distribution of *Ruppia* representatives in relation to their autecology /E. Voigt, W. Domke // Aquatic Botany. – 1979. – Vol. 6. – P. 197–267.

328. Voigt, E. *Thalassocharis bosqueti* Debey ex Miquel, ein strukturell erhaltenes Seegrass aus der holländischen Kreide /E. Voigt, W. Domke // Mitteilungen Geologisches Staatsinstitut Hamburg. – 1955. – Vol. 24. – P. 87–102.

329. Waycott, M. A global crisis for seagrass ecosystems /M. Waycott, S.L. Williams // Bioscience. – 2006. – Vol. 56. – P. 987–996.

330. Wiegleb, G. An account of the species of *Potamogeton* L. (*Potamogetonaceae*)/G. Wiegleb, Z. Kaplan // Folia geobotanica. – 1998. – Vol. 33. – P. 241–316.

331. Wiens, J.J. Phylogenetic Analysis of Morphological Data / J.J. Wiens Washington, DC etc.: Smithsonian Inst. – 2000. – 232 p.

332. Winkworth, R.C. Darwin and dispersal / R.C. Winkworth // Biology International. – 2010. – Vol. 47. – P. 139–144.

333. Zalmout, S. Late Eocene sea cows (Mammalia, Sirenia) from Wadi al Hitan in the western desert of Fayum, Egypt / S. Zalmout, P.D. Gingerich // University of Michigan Papers on Paleontology. – 2012. – V. 37. – P. 1-158.

334. Zhang, T. Analysis of phylogenetic relationships of *Potamogeton* species in China based on chloroplast trnT-trnF sequences / T. Zhang, Q. Wang, W. Li, Y. Cheng, J. Wang // Aquatic Botany. – 2008. – Vol. 89(1). – P. 34–42. doi:10.1016/j.aquabot.2008.02.002 10.1016/j.aquabot.2008.02.002.

335. GBIF (2023) / GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. <https://www.gbif.org>. Accessed 08 February 2023.

336. GenBank NCBI (2023) / National Center for Biotechnology Information. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>. Accessed 15 March 2023.

337. POWO (2023) / Plants of the World Online <https://powo.science.kew.org>. Accessed 15 March 2023.

## Приложения

Приложение 1. Иллюстрации полевых сборов высших Alismatales



Рисунок 1. *Halodule emarginata* Hartog. Бразилия, Штат Алагоас, Муниципалитет Пасу-ди-Камаражиби, №10SG01 (фото автора).



Рисунок 2. *Halodule wrightii* Asch. Куба, Провинция Санти-Спиритус, окрестности города Касильда, №09SG01, (фото автора).





Рисунок 3. *Oceana serrulata* (R.Br.) Byng & Christenh. Вьетнам, Провинция Кьензянг, окрестности города Хатьен, №08SG01 (фото автора).



Рисунок 4. *Symodocea rotundata* Asch. & Schweinf. Джибути, город Джибути, №07SG01 (фото автора).





Рисунок 5. *Syringodium isoetifolium* (Asch.) Dandy. Объединённые Арабские Эмираты, Эмират Умм-эль-Кайван, окрестности города Умм-эль-Кайван, №12SG01 (фото автора).



Рисунок 6. *Syringodium filiforme* Kütz. Куба, Провинция Санти-Спиритус, окрестности города Касильда, №11SG01 (фото автора).





Рисунок 7. *Thalassodendron ciliatum* (Forssk.) Hartog. Новая Каледония, Южная провинция, окрестности города Нумеа, MWG (фото автора).



Рисунок 8. *Zostera marina* L. РФ, Камчатский край, бухта Большая Саранная, №03SG05 (фото автора).



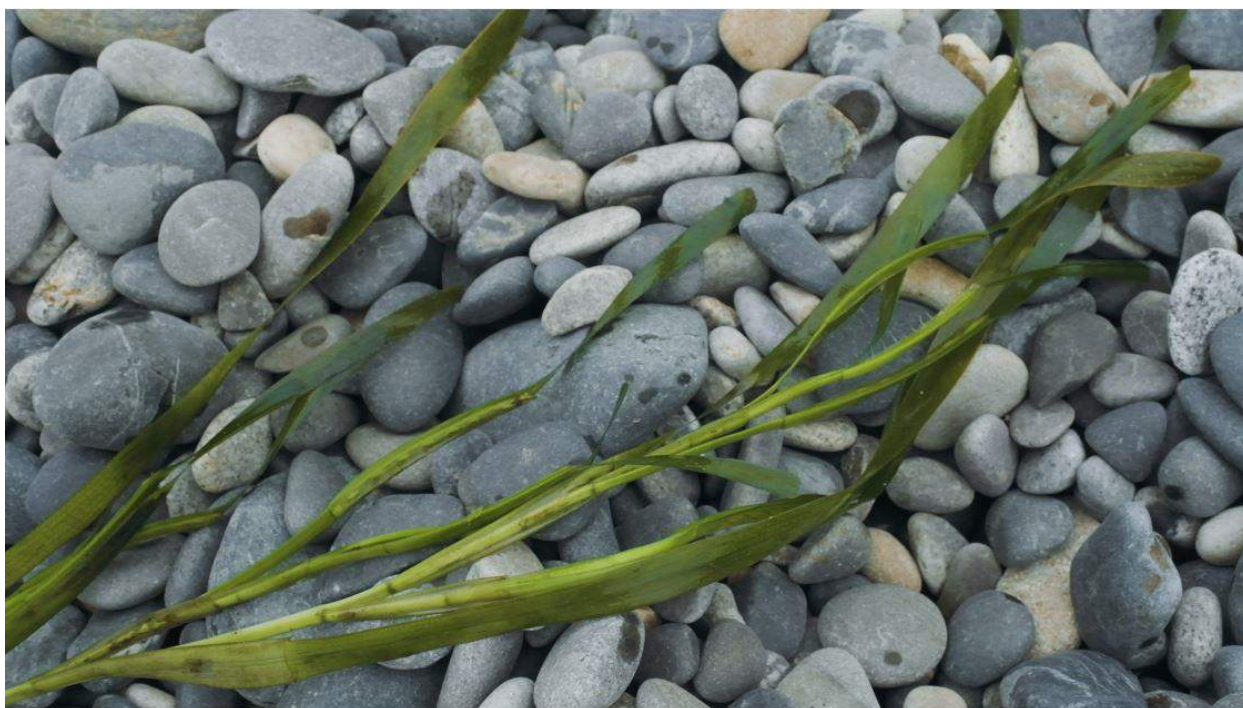


Рисунок 9. *Zostera asiatica* Miki. РФ, Приморский край, ЗАТО Фокино, о. Аскольд, бухта Наездник, №02SG01 (фото автора).



Рисунок 10. *Zostera japonica* Ascherson & Graebner РФ, Камчатский край, бухта Большая Саранная, №05SG02 (фото автора).





Рисунок 11. *Phyllospadix iwatensis* Makino. РФ, Сахалинская область, Курильский район, о. Уруп, бухта Новокурильская, №01SG01 (фото автора).



Рисунок 12. *Potamogeton filiformis* Pers. РФ, Мурманская область, о. Кильдин, озеро Могильное, №19SG01 (фото Попов И.Ю.).

Рисунок 13. *Potamogeton lucens* L. РФ, г. Москва, Ботанический сад МГУ имени М. В. Ломоносова, №15SG01 (фото автора).



Рисунок 14. *Potamogeton perfoliatus* L. РФ, Ростовская область, г. Ростов-на-Дону, р. Дон, №16SG01 (фото автора).

Рисунок 15. *Stuckenia pectinata* (L.) Вöerner. РФ, Ленинградская область, Кингисеппский район, о. Гогланд, бухта Сууркюлян-Лахти, LE (фото автора).

Рисунок 16. *Ruppia occidentalis* S.Watson, РФ, Камчатский край, бухта Большая Саранная, №14SG01 (фото автора).

Приложение 2. Последовательности нуклеотидов маркеров высших Alismatales,  
полученные в результате секвенирования

*Cymodocea rotundata* 5.8S (07SG01)

ctgcggaaggatcattgtcgacgcctgtccgtcaacagacgcgagcgagtgacgtggaaacgaacggtcgac  
gtgcgaccaccgaacaacaaccctggggcacaagacgtgccaagcgatacgtacgagaccgacgggcggcgggttca  
cccggccgacccccaggttactctatacttacggcatgactcccggcgacggatatctaggccctcgcacgatgaag  
aacgtagcgaaatgcgatagttgggtgtaattgcagaatcccgtaatcatcgagtcctgaacgcaagttgcgccagaag  
tcgtcagaccgatggcatgtctgctggcgctcacgaatgcgagttgctccctcccctctctcctccatcgtcggagg  
cccgggcgggggggaagtggctgctggccttccggttcgatgcgaagcgggtgtgctcaagtggggctgattgactcgtc  
gcgaggcatgaggggcgggtgaactgcggagtgcaagtgccgatcagcgcgcatgctgctcggtaacgtgccttacta  
cccgtcgcgagggaggtgggtggtcacccgcctcggac

*Cymodocea rotundata* trnL (07SG01)

gacttgattggattgagccttagtatggaaacctactaagtggtaacttccaaattcagagaaaccctggaattaa  
aatgggcaatcctgagccaaatcctgttttgacaaaaaagttttatctatattttatctatattttatctatatttt  
tattttctatatatagaatataagaatttatatagaatgtaaattcaaaaaaggataggtgcagagactcaatggaagctgtc  
taacgaatgaagttgttgctgttagcaggaatctttctatcaaaattacagaaaggaaggatggccctatatacctaatac  
atacgtatacactgacatatcaaatgattaatcataatcacgaccttaatttaatatataatttatctataaataaattatgaa  
aaatttacgagttattatgaatccatgctaaccgaagttgaaggaagaatcgatattcagcgatcaaattattcattccagagt  
cttatttatcattaaaacaaaatgattaatcggacgagaataaagagagagagtccttctacatgtcaatattgacaacaatg  
aaatttatagtaagaggaaaatccggtgactttagaatcgtga

*Cymodocea rotundata* rbcL (07SG01)

gggttccgcctgaagaagcaggggcccagtagctgccgaatcttctactgttacatggacaactgtgtggact  
gatggacttactagtttgatcgttacaaaggacgatgctaccacatcgagcctgttggtggggaagaagatcaatttattgct  
tatgtagcctatcctttagaccctttgaagaagggtccggttaccacggtgttacttccattgtaggtaattgatttgggttcaaa  
gctctacgagctctacgtttggaagatctgcgaattcctcctgcttattccaaaactttccaagggtccgccccacggaataca  
ggttgagagagataaattgaacaagtatggctgctcccctattgggatgtactattaaacaaaattgggattatccgcgaaaa  
actatggtagagcggtttatgaatgtctgcgtgggtgacttgattttaccaagatgatgagaacgtgaactcacaaccattta

tcggttgagagatcgtttcttattttgtgccgaagctatttataaatcgcaagccgaaacaggtgaaatcaaaggacattact  
tgaatgctactgcgggtacgtgcgaagaaatgataaaaagggccgattttgcaaggggaattgggagtcctatcgtaatgc  
atgactacttaacagggggattcactgcaatactagcttggctcattattgccgggacaatggcttacttctcatattaccg  
cgcaatgcatgcagttattgatagacagaagaatcatggtatgcattttcgtgtactagctaaagcattacgtatgtctgggtg  
agatcatattcacgcgggtacagtagtgggtaaactagagggtgaacgtgagatgactttgggtttgtgattattacgcg  
atgattatattgaaaaagaccgaagccgcggtatttttctactcaagattgggtctctatgccgggtgtttgccagtggttc  
agggggtattcatgtttggcatatgcctgctctgaccgaga

*Oceana serrulata* 5.8S (08SG01)

tccgggtgggcgcgcgggcgtgctccaaccgacaacaacccccggggcacaagacgtgccaagcattacg  
actggctagggccgggtggtggtgctggctgccgcgctgcagtgcgaccgtctcaccggcaagtggtagtcatcactt  
ttacgacatcgatgactcccggcgacggatatctaggcctcgcacgatgaagaacgtagcgaaatgcgatagttggtg  
gaattgcagaatcccgtgaatcatcgagtccttgaacgcaagttgcgccagaagtcgtagaccgatggcatgtctgctg  
agtgtcatgaatgcgagatactcctccacaagccggttcgctggtgacgacgtgcggcgactcgggtctcccgggccgc  
tcgtgctgctgacttgtggctgccggctaggggagtggtatgtggccttccggttctctctctctctctatctatcttagggg  
agtggagtggaa

*Oceana serrulata trnL* (08SG01)

aatccttgtttgagaaaaaaagttttattttctatattttattttctatctatatttttctatctatataataatagatatta  
tatatatatagaattttatataatataagaattttatataaattataaataaaaaaggataggtgcagagactcaatggaag  
ctgttctaacgaatgaagttgtttgttgcgttgtagcaggaatctttctatcaaaattacagaaaggaaggatggccctata  
tacctaatacatacgtatacactgacatatcaaacgattaatcataatcacgaccttaatttaatttaatatagaatttatctata  
aataaattctatgaaaaattatgagttattatgaatccatgctaaccaagttgaaggaagaatcggatattcagtgataaaat  
tattcattccagagtccttatttatcattaaaacaaaaatgattaatcggacgagaataaagagagagtccttatacatgtcaa  
tattgacaacaatgaaatttatagtaagaggaaaatccgtcgactttgaaatcgt

*Oceana serrulata rbcL* (08SG01)

tgacttattatactcctgaatatgaaacaaagatactgatatcttggcagcattccgagtaactcctcaacctgggg  
ttccacctgaagaagcaggggccgtagctgccgaatcttctactggtacatggacaactgtgtggactgatggactta  
ctagtttgatcgttacaagagcagatgctaccacatcgagcctgttgttggggaagaagatcaatttattgcttatgtagcct

atccttagaccttttgaagaaggtccgttaccacatgtttacttccattgtaggtaatgtatttgggttcaaagctctacgag  
ctctacgtctggaagatctgcgaattcctcctgcttattccaaaactttccaaggtccgccccacggaatacaggttgagaga  
gataaattgaacaagatggctgcctccctattgggatgtactattaacccaaaattgggattatccgcgaaaaactacggtag  
agcggttatgaatgtctgcgtgggtgacttattttaccaagatgatgagaacgtgaactcacaaccatttatgcgttga  
gagatcgtttcttattttgtgccgaagctattataaatcgcaagccgaaacaggtgaaatcaaaggacattacttgaatgta  
ctgcgggtacgtgtgaagaaatgataaaaaggccgtatttgcagggaattgggagtcctatcgtaatgcatgactactt  
aacaggggggattcactgcaatactagcttggcttattattgccgggacaatggcttacttctcatattaccgtgcaatgcat  
gcagttattgatagacagaagaatcatggtatgcattttcgtgtactagctaaagcgttacgtatgtccggtggagatcatatt  
cacggaggtacagtagtgggtaaactagagggtgaacgtgagatgactttgggtttgtgattattacgcgatgattatatt  
gaaaaagaccgaagccgcggtatttttactcaagattgggtctctatgccgggtgtttgccagtggttcagggggatt  
catgtttggcatatgcctgccctgaccgagatc

*Halodule emarginata* 5.8S (10SG01)

atcattgtcgaggcctgtcgatcagacgagaatccgtgacgggggttgggctggaccgcacggccgcgctct  
gcggtgcgtgcgacaacgaaccttggggcacagggcgtccaagcaccatgcgtggcgcatgtcggtcacgggtcgat  
gccgtgatcgcgtgcatgtaaccgtttgttctcctgtaagactctcggcaacggatatctaggccctcgcacgatgaagaa  
cgtagcgaaatgcgatacttgggtgtgaattgcagaatcccgatcatcgagtctttgaacgcaagttgcgcctgaagtcg  
ttagaccgatggcatgtctgcctgggctcatgaaatccggctcctcaaaccagaccaggtcgtggggatggaagcggga  
cgatggccctcgaccggtacgggtgggtgggctgaagtgctttgggcccgattcggatggggacgcagcatggacgggtg  
gatcgcagtcgccggtcgtcgttcgatgcttcccaacggatcggcgatgcggaaaccctac

*Halodule emarginata trnL* (10SG01)

agaaacctggaatgaaaaatgggcaatcctgagccaaatcctgtttttacaaaaaaggtttattttctatattctat  
atagaatatagaaatcctaaattaaagggataggtgcagagactcaatggaagctgttctaacgaatgaagttgtttgc  
gttggtagaaggatgacctatactatacttaatacctacgtatacactgacatatcaaacgattaatcataatcacga  
ccttaatgtagaatttatctagaataaattctatgaaaaattaatgagttgttatgaaatccatgccaaaccaagttgaaggcag  
aattggatatttagtaatccaattattcattacagagtcttatttatcattaaaacccaaatgattaatcggacgagaataaagag  
agagtcccgtttacatgtcaatattgacaagaatgaaattatagtaagaggaaaatccgttgactttataaatcgtgaggg



*Halodule emarginata rbcL* (10SG01)

atatcttggcagcattccgagtaactgctcaacctggagttccacctgaagaagcaggggccgagtagctgcc  
gaatcttctactggtacatggacaactgatggactgatggacttagcttggatcgttacaaggacgatgtaccacat  
cgagcccgttctggggaagaagaacaatttattgcttatgtagcctatccttagaccttttgaagaagggtccgttacc  
catgtttacttccattgtgggtaacgtatttgggttcaaagctctacgagctctacgtttggaggatctgcgaattcctcctgctt  
attccaaaactttccaaggtccgcctcacggaatccagggtgagagagataaattgaacaagtatggctgtcccctattggg  
atgtactattaaacccaaattgggattatccgcgaaaaactacggtagagcggttatgaatgtctgcgtgggtgacttgatt  
taccaaagatgatgagaacgtgaactcacaaccatttatgcgttggagagatcgtttcttattttgtgccgaagctatttataaa  
gcacaagccgaaaccgggtgaaatcaaaggacattacttgaatgctactgcagctacgtgtgaagaaatgataaaaagggc  
cgtatttgaagggaattgggagttcctattgtaatgcatgattacttaacagggggattcactgcaataactaccttggctcat  
tattgccgggacaatggcttacttctcatattcaccgcgcaatgcatgcagttattgatagacagaagaatcatggtatgcatt  
ttcgtgtactagctaaagcattacgtatgtctggtggagatcatattcacgctggtacagtagtaggtaaactagaagggtgaa  
cgtgagatgacttttaggtttgttatttattacgcgatgattatattgaaaaagaccgaagccgggggtatttttactcaaga  
ttgggtctctatgccgggtgtttaccctggcttcagggggattcatgtttggcatatgcctgcctgaccgag

*Zostera asiatica trnL* (02SG02)

aacctggaattaaatgggcaatcctgagccaaatccttagctttagaaaaaaactttttctatatttataatttta  
tattttctatatattttagattttccatattctattataaccattatataataaattagaaaactaagaattttaaaggataggtgca  
gagactcaatggaagctgttctaacgaatgaagttgttgcatttgtagtgggaataattctatccgaattacagaaaggaa  
agatgaccttatatacctaatacgtacatatacactgacatattaaacgatcaataataatgacgaccttaattttagaattata  
taaaaataaattctatgaaaattttacgatttcttgtgaatccatgccataaaaagtggaacgaataatcggatattcagtaatta  
aatcattcattccaaagtctt

*Zostera asiatica rbcL* (02SG02)

ctgatatttggcagcattccgagtaactcctcaaccgggagttccacctgaagaagcaggggctgcagtagctg  
ccgaatcctctacgggtacatggacaactgatggactgatggacttagcttggatcgttacaaggggcagatgtacca  
catcgatcctgttctgggtactgaaaatcaatttattgcttatatcgtttatccttagaccttttgaagaagggtccgttacc  
catgtttacttccattgtgggtaatgtgtttgggttcaaagctctttcagctctacgtctggaagatctacgaattcctcctgctta  
ttccaaaactttccaaggtccacccacggaatccagggtgaaagagataaattgaacaagtatggctgtcccctattggga  
tgactattaaacccaaattgggattatccgcgaaaaactatggtagagctgtttatgaatgtcttcgtgggtgacttgattttac

caaggatgatgaaaacgtgaactcacaaccatttatgctgtggagagatcgtttcttattttgtgctgaagctatttataaagca  
caatccgaaacgggtgaaattaaagggcattacttgaatgctactgcggttacgtgtgaagatatgataaaaagagccgta  
tttgcaagagagttaggagtcctatcgtaatgcatgactatataacaggaggattcactgcaataactagcttgtcttattt  
gccgagacaacggttacttctcatattcaccgcgcaatgcatgctgttattgatagacagaagaatcatgggatgcatttc  
gtgtattagctaaagcattacgtatgtctgggtggagatcatattcatgctgtgtacagtagtaggtaaattagaaggtgaacgc  
gagatgactttgggtttgtgatttattacgtgatgtttattgaaaaagaccgaagccgtggattttttactcaagattgg  
gtctctatgccgggtgtttgcctgtggcttcaggggtattcatgtttggcatatgcctgctctgactgagatc

*Zostera japonica* 5.8S (05SG01)

tgcggaaggatcattgtcgtatgtgcctttggttagaccacgaacaaattaatttgtatgaaggatccatatttgatg  
ttaacattttgtaacttcaatgtgtgctccataacaaaaaacggcacaattgtgccaaggcaaatgtaaggaatattga  
gatgatattgtgaaatgcattcatcaaagatatctccactatcttaatcctcatggatagcttgatgactctcgacaacggat  
cttggctctcgcacgatgaagaacgtagcgaaatgcgatacttgggtgtgaattgcagaatcccgtgaaccatcgagtctt  
gaacgcaagttgcgctgaagcctttagggtggaaggcatgtctgcttggcgtcatatgttgttattcctgacacattgc  
aagatatgttaggaatcagagaatggccttctatttgccttgcctcgtagtgggcttaaatattttgcatgtttgggtgctagat  
gatgggtggaatttgttgatgtttatcattccaaacctacgtgtcgtgccacattgtatcattcaa

*Zostera japonica trnL* (05SG01)

agaaacctggaattaaatgggcaatcctgagccaaatccttggcttcagaaaaaaaaatttctatatttagaa  
ttttgattttctatatatttttagattttccatattctattataccattatataatcaattataaactaataattttaaaggatagg  
cagagactcaatggaagctgttctaacgaatgaagttgttgcgttggtagcaggaatatttctatcctaattacagaaagga  
aagatgacctatataatcactacatatacactgacatattaacgattaataataatgacgaccttaactagaattat  
ataaaatagattctatgaaaaattacgacttattgtgaatccatgccgatcaaagtggaacgaataatcggatattcagtgatt  
aatcattcattccagagtcttatttatcattaaaacaaaaaagattaataggacgagaataaagagagtagtcccgttctac  
gtgtcaa

*Zostera japonica rbcL* (05SG01)

gacttattactcctgaatatgaaaccaaggatactgatatcttggcagcattccgagtaactcctcaaccgggag  
ttccgcctgaagaagcaggggctgcagtagctgccgaatcctctacaggtacatggacaactgtatggactgatggactta  
caagtttggatcgttacaaggcgatgctaccacatcgatcctgttgcctgactgaaaatcaatttattgcttatatcgcttat

ccttagaccttttgaagaagggtccgttaccacatgtttacttccattgtgggtaatgtttgggtcaaagctcttcagct  
ctacgtctggaagatctgcaattcctcctgcttattccaaaactttccaaggtccaccccacggaatccaggtgaaagaga  
taaattgaacaagatggctcgtcccctattgggatgtactattaacaaaattgggattatccgcgaaaaactatggtagag  
ctgtttatgaatgtcttcgcggtgggcttgattttaccaaggatgatgaaaacgtgaactcacaaccattatgcggttgagag  
atcgtttcttattttgtgccgaagctatttataaagcacaatctgaaactggtgaaattaaagggcattacttgaatgctactgcg  
ggtagctgtgaagaaatgataaaaagagccgtatttgcaagagagttaggagtcctattgtaatgcatgactatataacag  
gaggattcactgcaatactagcttgtcttattattgccgagacaacggcttacttctcatattcaccgggcaatgcatgcggt  
tattgatagacagaagaatcatggatgcatttcgtgtattagctaaagcattacgtatgtctggtggagatcatattcattctg  
gtacagtagtaggtaaattagaaggtgaacgcgagatgactttgggtttgtgatttattacgtgatgattatattgaaaaaga  
tcgaagccgtggattttttcactcaagattgggtctctatgccgggtgtttgcctgtggcttcaggggggtattcat

*Zostera marina rbcL* (03SG01)

atatcttggcagcattccgagtaactcctcaaccgggagttccacctgaagaagcaggggctgcagtagctgcc  
gaatcctctacgggtacatggacaactgtatggactgatggacttactagtttgatcgttacaaggggcagatgctaccacat  
cgatcctgttctggtactgaaaatcaatttattgcttatatcgtttatccttagaccttttgaagaagggtccgttaccacat  
gtttacttccattgtgggtaatgtgtttgggtcaaagctcttcagctctacgtctggaagatctacgaattcctcctgcttattc  
caaaaactttccaaggtccaccccacggaatccaggtgaaagagataaattgaataagatggtcgtcccctattgggatgt  
actattaaacaaaattgggattatccgcgaaaaactatggtagagctgtttatgaatgtcttcgtggtggacttgattttacca  
aggatgatgaaaacgtgaactcacaaccatttatgcggttgagagatcgtttcttattttgtgctgaagctatttataaagcaca  
atccgaaacgggtgaaattaaagggcattacttgaatgctactgcgggtacgtgtgaagatatgataaaaagagccgtattt  
gcaagagagttaggagtcctatcgtaatgcatgactatataacaggaggattcactgcaatactagcttgtcttattattgc  
cgagacaacgggttacttctcatattcaccgcgcaatgcatgcggttattgatagacagaagaatcatggatgcattttcgt  
gtattagctaaagcattacgtatgtctggtggagatcatattcattctgttacagtagtaggtaaattagaaggtgaacgcga  
gatgactttgggtttgtgatttattacgtgatgattttattgaaaaagaccgaagccgtgtattttttcactcaagattgggtc  
tctatgccgggtgtttgcctgtggctt

*Zostera noltii* 5.8S (04SG01)

attaatttgatgaaggatccacattttgatgtaacattttgtaacttcattgtgtgctccataacaaaaaacggcac  
aaattgtgccaaggcaaaaatgaaggagtattttgagatgatatgttgaaatgattttcatcaaagatatcttcattatcttaa  
tcctcatggatagcttgatgactctcgacaacggatatcttgctctcgcacgatgaagaacgtagcgaaatgcgatacttg

gtgtgaattgtagaatcccgtgaaccatcgagtccttgaacgcaagttgcgcctgaagccttaggtggaaggcatgtctgct  
tgggcgtcatatgttgttattccttacacatattgcaagatgtaggaatcagagaatggccttctatttgcttggtctcgta  
gtgggcttaaatttttgcattgcttagcatgatgggtggaatttggatggttatcattccaaacctacgtgctgctg  
ccacattgatcattcaatgcaataaaaaagcacccttagtgtgctattgcatggttatgctttttcgcacattga

*Zostera noltii trnL (04SG01)*

ccttggtatggaaacctactaagtgttaacttccaaattcagagaaacctggaattaaaaatgggcaatcctgag  
ccaaatccttggttcagaaaaaaaaatttctatatttagaattttgattttctatatatttttagattttccatattctattataaccatta  
tatatatcaattataaactaataattttaaaggataggtgcagagactcaatggaagctgttctaacgaatgaagttgttgc  
gttgtagcaggaatatttctatcctaattacagaaaggaaagatgacctatatactaacgtacatatacactgacata  
ttaaagattaataataatgacgaccttaattctagaatttatataaaatagattctatgaaaaattacgacttattgtaatccat  
gccgatgaaagtggaaacgaataatcggtattcagtgattaaatcattcattccagagtcttatttatcattaaaacaaaaaa  
gattaataggacgagaataaagagagagtgccgttctacgtgtcaatcgcacaacatgaaatttatagtaaaaggaaaat  
ccgtcgactttataaatcg

*Zostera noltii rbcL (04SG01)*

gatatcttggcagcattccgagtaactcctcaaccgggagttccgcctgaagaagcaggggctgcagtagctgc  
cgaatcctctacaggtacatggacaactgtatggactgatggacttacaagtttgatcggtacaaagggcgatgctaccac  
atcgatcctgttgctggactgaaaatcaatttattgcttatatcgcttatccttagaccttttgaagaagggccttaccac  
atgtttacttccattgtgggtaatgtgttgggtcaaagctcttcagctctacgtctggaagatctgcgaattcctcctgcttatt  
ccaaaactttccaaggtccacccacggaatccaggtgaaagagataaattgaacaagtatggtcgtcccctattgggatg  
tactattaaacaaaattgggattatccgcgaaaaactatggtagagctgtttatgaatgtcttcgcggtgggcttgatttacc  
aaggatgatgaaaacgtgaactcacaaccatttatgcgttgagagatcgcttctattttgtgccgaagctatttataaagcac  
aatctgaaactggtgaaattaaaggcattacttgaatgctactgcgggtacgtgtgaagaatgataaaaagagccgtattt  
gcaagagagttaggagtcctattgtaatgcatgactatataacaggaggattcactgcaataactagcttgtcttattattgcc  
gagacaacggcttacttctcatattcaccgggcaatgcatgcggttattgatagacagaagaatcatggtatgcattttcgtg  
tattagctaaagcattacgtatgtctggtggagatcatattcattctggtacagtagtaggtaaattagaaggtgaacgcgaga  
tgactttgggtttgtgatttattacgtgatgattatattgaaaagatcgaagccgtggtatttttactcaagattgggtctct  
atgccgggtgtttgcctgtggc

*Phyllospadix iwatensis trnL* (01SG01)

aaaccctggaattaaatgggcaatcctgagccaaatccttggcttcagaaaaaagctttttctatattataatt  
ttatattttctatatattttatattttccatattataaccattatataatataaactaagaattttaaaaggataggtgcagag  
actcaatggaagctgttctaacgaatgaagttgttgcattgtagcaggaatatttttctatccaaattacagaaaggaaaga  
tgaccctatatacctaatacgtacatatacactgacatatcaaacgattaataataatcacgagcttaactagaatttatata  
aaaatagattctatgaaaaatttacgacttattgtgaatccatgccaataaaagttgaaggaataatcggatattcagtattaa  
atcattcattccagagtcttatttatcattaaaacaaaaatgattaatcggacgagaataaagagagagtgcccgttctacg

*Phyllospadix iwatensis rbcL* (01SG01)

cttggcagcattccgagtaactcctcaaccgggagttccgcctgaagaagcaggggctgcagtagctgccgaat  
cttctacgggtacatggacaactgtatggactgatggacttactagtttgatcgttacaaggcgcgatgctaccacatcgat  
cctgttgctggactgaaaaatcaattttgcttatatagcttacccttttagaccttttgaagaagggtccgttaccacatgttta  
cttcattgtgggtaatgtgtttgggtcaaagctcttcagctctacgtctggaagatctgcgaattcctcctgcttattccaaa  
actttccaaggtccaccccacggaatccagggtgaaagagataaattgaacaagtatggtcgtcccctattgggatgtactat  
taaaccaaaattgggattatccgcgaaaaactacggtagagctgtttatgaatgtcttcgcgggtggacttgattttaccaagg  
atgatgagaacgtgaactcacaaccatttatgcgttgagagatcgtttcttattttgtgccgaatctattataaagcacaatcc  
gaaacgggtgaaatcaaagggcattacttgaatgctactgcgggtacgtgtgaagaaatgataaaaagggccgtatttgca  
agagagttaggagtcctatcgtaatgcatgactatataacaggggggttactgcaatactagcttgtcttattattgccga  
gacaacggcttacttcttcatattcaccgcgcaatgcatgcggttattgatagacagaagaatcatgggatgcattttcgtgat  
tagctaaagcattacgtatgtctggtggagatcatattcatgctggtacagtagtaggtaaattagaaggtgaacgcgagatg  
actttgggtttgtgacttattacgtgatgattatattgaaaaagaccgaagccgcggtattttttcacccaagattgggtctct  
atgccgggtgttttgccttggttcagggggtattcatgtttggcatatgcctgccctga

*Potamogeton crispus rbcL* (18SG01)

cctatgtagcttacccttttagaccttttgaagaagggtccgttactaacatgtttacttcgattgtgggtaatgtattgg  
gttcaaagctctttcagctctacgtttggaagatctacgaattcctcctgcttattcaaaaactttccaaggtccacctcacgga  
atccagggtgagagagataaattgaataagatggtcgtcctctattgggatgtactattaaacaaaattgggattatccgcg  
aaaaactacggtagagcagtttatgaatgtctacgcggtgggcttgattttaccaagatgatgagaacgtaaacacacaac  
catttatgcgttgagagatcgtttcttattttgtgccgaagctatttataaagcacaagccgaaacaggtgaaatcaaagg  
cattactaaatgctactgcgggtacatgtgaagaaatgataaaaaggcagttttgcaaggggaattgggagtcctatcg

taatgcatgactacttaacagggggattcaccgcaaatacaacctgtctcattattgccgagacaacggcttacttctcaca  
ttcaccgcgcaatgcatgcgggtattgatagacagaagaatcatggtatgcatttcgtgtactagctaaagcattacgtatgt  
ctgggggagatcatattcactctggtacagtagtaggtaactagaaggtgaacgtgagatgacttttaggtttgtgattatt  
acgcgatgattatattgaaaaagaccgaagccgcgggtattttcttactcaggattgggtctctatgccaggtgtttaccctg  
ggct

*Potamogeton perfoliatus rbcL* (16SG01)

tccacctgaggaagcgggggctgcagtagctgccgaatcctctactggtacatggacaactgtatggactgatg  
gacttactagcttggatcgttacaaagggcgatgctaccacatcgagcctgttctggcactgaaatcaatttattgcctatg  
tagcttatccttttagaccttttgaagaaggttccggttactaacatgtttacttcgattgtgggtaatgtatttgggtcaaagctctt  
tcagctctacgtttgaagatctacgaattcctctctgtattcaaaaactttccaaggtccacctcacggaatccaggttgag  
agagataaattgaataagtatggctcctctattgggatgtactattaaacaaaattgggattatccgcgaaaaactacggt  
agagcagtttataatgtctacgcgggtgggcttgaatttaccaaagatgatgagaacgtaaactcacaaccatttatgcgttg  
gagagatcgtttcttattttgtgccgaagctatttataaagcacaagccgaaacaggtgaaatcaaagggcattacttaaatg  
ctactgcgggtacatgtgaagaaatgataaaaagggcagattttgcaaggggaattgggagtcctatcgtaatgcatgacta  
cttaacagggggattcaccgcaaatacaacctgtctcattattgccgagacaacggcttacttctcattcaccgcgcaat  
gcatgcgggtattgatagacagaagaatcatggtatgcatttcgtgtactagctaaagcattacgtatgtctgggggagatc  
atattcactctggtacagtagtaggtaactagaaggtgaacgtgagatgacttttaggtttgttatttattacgcgatgattat  
attgaaaaagaccgaagccgcgggtattttcttactcaggattgggtctctatgccaggtgtttaccctggctt

*Potamogeton lucens* 5.8S (15SG01)

gcggaaggatcattgtcataatctatcattgtagaccgagaacacgtgaagtgcattgcgtggtgtgttcccttgtt  
gtctatccacgcgagcctcccttctctatttactagagcgttgggtgtgcctaacaaccctcggcacgtactgtccaag  
gtaatcaatggaagtcgtggtggtaccgtgtgtctccatagcgacttgtttgactaatgaatcccttgaggatatcgga  
tgactctcggcaacggatacttggctctcgcacgatgaagaacgtagcgaatgcgatacttgggtgtaattgcagaatc  
ccgtgaaccatcgagttttgaacgcaagttgcgccctaagcttccgggccgaggcgaagcctgcgtgggctcaagtta  
cgttgcctcggcaccatcctcagggccccattctctttaggcctcttggtaaggtgttcgaagtggagattgacctccattc  
tcttcgacgaatggtgggttgaagtttttagtgccgccggaattcgtgcaaggtcatgacgggtgaagctcgtatgcccgg  
acatcttcgctccgctacggcttacttgcgttctcgcgatccgggtgctggttctacagtccatggcact

*Potamogeton lucens trnL* (15SG01)

ttggtatggaaacctactaagtgttaacttccaaattcagagaaacctggaattaaatgggcaatcctgagcc  
aaatccctgtttgagaaaaagggtttattttctctatttcgaattttctattatagaaattcgaaaataacaatttaaaaaagg  
gataggtgcagagactcaatggaagctgttctaacgaatgaagttgttgcttggttagcaggaatctccttctatgaaaatta  
cagaaaggaaggaggaccctatatacctaatacactgacatatcaaacgattaatcataatcacgacttcaatttagaattt  
atttatagaaattgaaattctatgaaaaattacaagtgttgatctatgacaattcaagttgaaggaagaatcagatattc  
agtgatcaaatcattcattccggagtcttattatcattaaaaacaaaaatgattaatcggacgagaataaagagagagatcccgt  
tctacgtgtcaata

*Potamogeton lucens rbcL* (15SG01)

caaattgacttattatactcctgaatatgaaaccaaggatactgatatcttggcagcattccgagtaactcctcaacc  
cggagttccacctgaggaagcgggggctgcagtagctgccaatcctctactggtacatggacaactgtatggactgatg  
gacttactaacttggatcgttacaagagcagatgctaccacatcgagcctgttgctggcactgaaaatcaatttattgcctatg  
tagcttactccttagaccttttgaagaagggtccggttactaacatgtttacttcgattgtgggtaatgtatttgggtcaaagctctt  
tcagctctacgtttggaagatctacgaattcctcctgcttattcaaaaactttccaaggtccacctcacggaatccaggttgag  
agagataaattgaataagtatggtcgtcctctattgggatgtactattaaacaaaattgggattatccgcgaaaaactacggt  
agagcagtttatgaatgtctacgcggtgggcttgattttaccaaaagatgatgagaacgtaaactcacaaccatttatgcgttg  
gagagatcgtttcttattttgtgccgaagctctttataaagcacaaggcgaacaggtgaaatcaaagggcattacttaaatg  
ctactgcgggtacatgtgaagaaatgataaaaagggcagttttgcaaggggaattgggagtcctatcgtaatgcatgacta  
cttaacagggggattcaccgcaatactagcttgtctcattattgccgagacaacggcttacttcttcacattcaccgcgcaat  
gcatgcggttattgatagacagaagaatcatggtatgcattttcgtgtactagctaaagcattacgtatgtctgggggagatc  
atattcactctggtacagtagtaggtaaaactagaaggtgaacgtgagatgactttagggtttgttgatttattacgcgatgattat  
attgaaaaagaccgaagccgcggtattttcttactcaggattgggtctctatgccaggtgtttaccctggccttctgggggt  
attcatgtttggcatatgcctgcctaaccg

*Potamogeton x angustifolius* 5.8S (17SG01)

acgtgaagtgcacgtggtgtgttcccttgggtctatccacgcgagcctcccttctctatttactagagcgttg  
ggtgtgcctaacaaccctcggcacgtactgtccaaggtaatcaatggaagtcgtggtggtggtaccgtgtgtgctccat  
agcgacttgtttgtactaatgaatcccttgaggatacggatgactctcggcaacggatacttggctctcgcacgatgaag  
aacgtagcgaatgcgatacttgggtgtgaattgcagaatcccgtgaaccatcgagttttgaacgcaagttgcgcctaagc

ttccgggcccagggaagcctgcgtgggctcaagttacgttgctcggcaccatcctcgaggccccattctcttgaggcc  
tcttggttaaggtgtcgaagtggagattgaccctccattctcttcgacgaatgggtgggtgaagtttttagtgccgccgga  
attcgtgcaaggtcatgacgggtgaagtctcgtagtcgggacatcttcgctccgctacggcttactgtc

*Potamogeton x angustifolius trnL (17SG01)*

cctggaattaaatgggcaatcctgagccaaatccctgtttgagaaaaagggtttatttctctatttcgaatttc  
tattatatagaaattcgaataaacaatttaaaaaagggataggtgcagagactcaatggaagctgttctaacgaatgaagtt  
gtttgcgttggtagcaggaatctcctctatgaaaattacagaagggaaggaccctatatacctaatacactgacatat  
caaacgattaatcataatcacgacttcaatttagaatttatttatagaattgaaattctatgaaaaattacaagtattgtgaat  
ctatgacaattcaagttgaaggaagaatcagatattcagtgatcaaatcattcctcggagtcttatttatcattaaacaaa  
atgattaatcggacgagaataaagagagagtcctcgtctacgtgtcaatattgacaacaatgaaattatagtaagaggaaa  
atccgtcgactttagaaatcgtg

*Potamogeton x angustifolius rbcL (17SG01)*

tattatactcctgaatatgaaaccaaggatactgatatcttggcagcattccgagtaactcctcaaccggagtcc  
acctgaggaagcgggggctgcagtagctgccgaatcctctactggtacatggacaactgtatggactgatggactfactaa  
cttgatcgttacaaggacgatgtaccacatcgagcctgttgctggcactgaaaatcaatttattgcctatgtagcttatcct  
ttagaccttttgaagaagggtccgttactaacatgttacttcgattgtgggtaatgtattgggttcaaagctcttcagctctac  
gtttggaagatctacgaattcctcctgcttattcaaaaacttccaaggtccacctcacggaatccagggtgagagagataaat  
tgaataagtatggctcctctattgggatgtactattaaacaaaattgggattatccgcgaaaaactacggtagagcagttt  
atgaatgtctacgcggtgggcttgattttacaaaagatgatgagaacgtaaactcacaaccatttatgcgttggagagatcgt  
ttctattttgtgccgaagctctttataaagcacaaggcgaaacaggtgaaatcaaagggcattacttaaatgctactgcgggt  
acatgtgaagaaatgataaaaaggcagttttgcaagggaattgggagtcctatcgtaatgcatgactacttaacaggg  
ggattcaccgcaatactagcttgtctcattattgccgagacaacggcttacttctcattcaccgcgcaatgcatgcggtt  
attgatagacagaagaatcatggtatgcatttctgtgtactagctaaagcattacgtatgtctgggggagatcatattcactctg  
gtacagtagtaggtaaactagaagggtgaacgtgagatgactttaggtttgtgatttattacgcgatgattatattgaaaaaga  
ccgaagccgcggtattttctcactcaggattgggtctctatgccaggtgtttaccctggctctgggggtattcatgtttgg  
catatgcctgccctaaccga



### Приложение 3. Морфологические признаки исследуемых видов

Морфологические признаки (Kuo & McComb, 1998; Cambridge & Kuo, 1979; Den Hartog & Kuo, 2006; Remizowa et al., 2010, 2012; Цвелев, 1979, 1984; Мавродиев & Соколов, 1998; Kaul, 1993; Haynes et al., 1998; Uhl, 1947; Singh, 1965; Posluszny & Sattler, 1974; Тахтаджян, 1987; Локк, 2015; Lacroix & Kemp, 1997; Sokoloff et al., 2006; Itoa et al., 2009; Kirkman & Kuo, 1989; McConchie et al., 1982; Pettitt et al. 1983; Kuo & Kirkman, 1987; Kay, 1971; McMillan & Bragg, 1987; Cox & Humphries, 1993; Kuo, 1993; Preston, 1995; Barnabas, 1982, 1983; Isaac, 1969; Cock, 1980; Haynes & Holm-Nielsen, 2003; Папченков, 1997; Guo & Cook, 1989, 1990; Daumann, 1963; Wiegleb & Kaplan, 1998; Chemeris & Bobrov, 2020; Shutoh, 2020; Haynes et al, 1998; Idestam-Almquist & Kautsky, 1995; Soros-Potruff & Posluszny, 1994; Mannino et al., 2015; Iurmanov et al., 2021):

1. Среда обитания (пресноводные 0, солоноватоводные 1, морские 2);
2. Жизненная форма (однолетнее растение 0, многолетнее растение 1);
3. Одревесневание корневища (наличие 0, отсутствие 1);
4. Ветвление корневища (моноподиальное 0, симподиальное 1);
5. Форма корневища (цилиндрическая 0 или уплощенная 1);
6. Прикрепление листа к стеблю (0 сидячие, 1 черешковые);
7. Прилистники (отсутствуют 0, присутствуют 1);
8. Влагалища листа (отсутствие 0, открытое 1, закрытое 2);
9. Лигула (наличие 0, отсутствие 1)
10. Аурикула (наличие 0, отсутствие 1);
11. Форма листовой пластинки (лентовидная 0, цилиндрическая 1, эллиптическая 2, почковидная 3);
12. Верхушка листовой пластинки (срезанная 0, заостренная 1, закругленная 2);
13. Жилкование листа (параллельное 0, перистое 1, отсутствует 2);
14. Листорасположение (очередное, сгруппированное на стеблях 0, супротивное 1, спиральное 2, базальне 3);

15. Устьице (нет 0, парацитарные 1, тетрацитарные 2);
16. Чешуйки (squamules) в пазухах влагалищ (есть 0, нет 1);
17. Растение (двудомное 0, однодомное 1);
18. Положение соцветия (пазушное 0, верховое 1);
19. Структура соцветия (типичный сложный колос 0, початковидный сложный колос 1, одиночные, реже парные пазушные цветки 2, одноцветковое соцветие 3, полусонтик 4);
20. Брактеи при цветке (2 брактеи 0, нет брактей 1, 1 брактея 3);
21. Цветки (однополые 0, обоеполые 1);
22. Симметрия цветка (актиноморфный 0, не детерминируемый 1);
23. Околоцветник (отсутствует 0, двойной 1, простой 2);
24. Количество тычинок (одна 0, от 2-х до 4-х);
25. Пыльники (биспорангиатные 0, тетраспорангиатные 1, би-, три- или тетраспорангиатные 2);
26. Морфология пыльцевого зерна (нитевидные 0, сферические 1, продолговатые 2);
27. Число карпелл (одна 0, две 1, от трех до шести 2);
28. Гинецей (апокарпный 0, паракарпный 1);
29. Карпеллы или гинецей (сидячие 0, на ножке 1);
30. Столбик или стилодии (один 0, несколько 1, нет 2);
31. Строение рыльца (вентральное нисбегающее 0, апикальное пликатное 1, апикальное точечное 2, апикальное нитевидное 3, апикальное цилиндрическое 4);
32. Положение завязи (верхняя 0, нижняя 1);
33. Тип плода (костянка 0, листовка 1, орешек 2, коробочка 3);
34. Число семядолей (одна 0, две 1);
35. Вивипария (наличие 0, отсутствие 1);
36. Пыльники (сидячие 0, на тычиночных нитях 1);
37. Крылатые выросты плодиков (присутствуют 0, отсутствуют 1).

<b>Вид/признак</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>
<i>Posidonia angustifolia</i>	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	3	0	0	1	1
<i>Posidonia australis</i>	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	3	0	0	1	1
<i>Posidonia coriacea</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	3	0	0	1	1
<i>Posidonia denhartogii</i>	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	3	0	0	1	1
<i>Posidonia kirkmanii</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	3	0	0	1	1
<i>Posidonia oceanica</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0
<i>Posidonia ostenfeldii</i>	2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	3	0	0	1	1
<i>Posidonia sinuosa</i>	2	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	3	0	0	1	1
<i>Ruppia cirrhosa</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ruppia drepanensis</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ruppia maritima</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Ruppia megacarpa</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	1	0
<i>Amphibolis antarctica</i>	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Amphibolis griffithii</i>	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Cymodocea nodosa</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cymodocea rotundata</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Oceana serrulata</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1
<i>Halodule pinifolia</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Halodule uninervis</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Halodule wrightii</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Halodule emarginata</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Syringodium filiforme</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Syringodium isoetifolium</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Thalassodendron ciliatum</i>	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1
<i>Thalassodendron pachyrhizum</i>	2	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Zostera angustifolia</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera asiatica</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0

<b>Вид/признак</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>
<i>Zostera caespitosa</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera capensis</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera capricorni</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera caulescens</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera japonica</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera marina</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera mucronata</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera muelleri</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera nigricaulis</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera noltii</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera novazelandica</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera polychlamys</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zostera tasmanica</i>	2	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1
<i>Phyllospadix japonicus</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Phyllospadix scouleri</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Phyllospadix serrulatus</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Phyllospadix torreyi</i>	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Althenia australis</i>	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1
<i>Althenia bilocularis</i>	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	0	2	0	1	0	1	1
<i>Althenia cylindrocarpa</i>	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1
<i>Althenia patentifolia</i>	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1
<i>Althenia preissii</i>	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1
<i>Althenia filiformis</i>	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1
<i>Althenia orientalis</i>	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1
<i>Groenlandia densa</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0	1	1	0	1	0
<i>Potamogeton alpinus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	2	0	0	1	0	1	0

<b>Вид/признак</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>
<i>Potamogeton compressus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton crispus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	2	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton foliosus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton gayi</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton ochreatus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	2	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton schweinfurthii</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton illinoensis</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton wrightii</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton pusillus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	2	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton distinctus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton gramineus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	3	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton lucens</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton natans</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton nodosus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton octandrus</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton maackianus</i>	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Potamogeton x angustifolius</i>	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0
<i>Stuckenia pamirica</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Stuckenia striata</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Stuckenia vaginata</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	2	0	0	1	0	1	0
<i>Stuckenia amblyophyla</i>	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	2	0	0	1	0	1	1
<i>Stuckenia filiformis</i>	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Stuckenia macrocarpa</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Stuckenia pectinata</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Zannichellia major</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	0	1	1	0

<b>Вид/признак</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>
<i>Zannichellia andina</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	0	1	1	0
<i>Zannichellia aschersoniana</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	0	1	1	0
<i>Zannichellia palustris</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	0	1	1	0
<i>Zannichellia palustris</i> <i>subsp. major</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	0	1	1	0
<i>Zannichellia obtusifolia</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	0	1	1	0
<i>Zannichellia peltata</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	1	0
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	3	2	0	3	1	0	1	0
<i>Scheuchzeria palustris</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	3	2	1	1	0

<b>Вид/признак</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>21</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	<b>25</b>	<b>26</b>	<b>27</b>	<b>28</b>	<b>29</b>	<b>30</b>	<b>31</b>	<b>32</b>	<b>33</b>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>36</b>	<b>37</b>
<i>Posidonia angustifolia</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1
<i>Posidonia australis</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1
<i>Posidonia coriacea</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1
<i>Posidonia denhartogii</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1
<i>Posidonia kirkmanii</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1
<i>Posidonia oceanica</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1
<i>Posidonia ostenfeldii</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1
<i>Posidonia sinuosa</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1
<i>Ruppia cirrhosa</i>	2	3	1	0	0	1	1	2	2	0	0	2	2	0	0	0	1	0	1
<i>Ruppia drepanensis</i>	2	3	1	0	0	1	1	2	2	0	0	2	2	0	0	0	1	0	1
<i>Ruppia maritima</i>	2	3	1	0	0	1	1	2	2	0	0	2	2	0	0	0	1	0	1
<i>Ruppia megacarpa</i>	1	3	1	0	0	1	1	2	2	0	0	2	2	0	0	0	1	0	1
<i>Amphibolis antarctica</i>	2	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	3	0	0	0	0	0	1
<i>Amphibolis griffithii</i>	2	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	3	0	0	0	0	0	1
<i>Cymodocea nodosa</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	0	0	1	1	1

<b>Вид/признак</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>21</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	<b>25</b>	<b>26</b>	<b>27</b>	<b>28</b>	<b>29</b>	<b>30</b>	<b>31</b>	<b>32</b>	<b>33</b>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>36</b>	<b>37</b>
<i>Cymodocea rotundata</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	0	0	1	1	1
<i>Oceana serrulata</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	0	0	1	1	1
<i>Halodule pinifolia</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	2	0	1	0	1
<i>Halodule uninervis</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	2	0	1	0	1
<i>Halodule wrightii</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	2	0	1	0	1
<i>Halodule emarginata</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	0	0	1	1	0
<i>Syringodium filiforme</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	2	0	1	0	1
<i>Syringodium isoetifolium</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	2	0	1	0	1
<i>Thalassodendron ciliatum</i>	3	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	1	3	0	0	0	0	0	1
<i>Thalassodendron pachyrhizum</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	3	0	0	0	0	0	1
<i>Zostera angustifolia</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera asiatica</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera caespitosa</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera capensis</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera capricorni</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera caulescens</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera japonica</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera marina</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera mucronata</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera muelleri</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera nigricaulis</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera noltii</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera novazelandica</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera polychlamys</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Zostera tasmanica</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0
<i>Phyllospadix japonicus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0

<b>Вид/признак</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>21</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	<b>25</b>	<b>26</b>	<b>27</b>	<b>28</b>	<b>29</b>	<b>30</b>	<b>31</b>	<b>32</b>	<b>33</b>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>36</b>	<b>37</b>
<i>Phyllospadix scouleri</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0
<i>Phyllospadix serrulatus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0
<i>Phyllospadix torreyi</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0
<i>Althenia australis</i>	3	1	0	0	2	0	2	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1
<i>Althenia bilocularis</i>	3	1	0	0	2	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Althenia cylindrocarpa</i>	3	1	0	0	2	0	2	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1
<i>Althenia patentifolia</i>	3	1	0	0	2	0	2	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1
<i>Althenia preissii</i>	3	1	0	0	2	0	2	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1
<i>Althenia filiformis</i>	3	1	0	0	2	0	2	1	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Althenia orientalis</i>	3	1	0	0	2	0	2	1	2	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Groenlandia densa</i>	2	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton alpinus</i>	1	1	0	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton compressus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton crispus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton foliosus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton gayi</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton ochreatus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton schweinfurthii</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton illinoensis</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton wrightii</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton pusillus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton distinctus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton gramineus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton lucens</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton natans</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1



Вид/признак	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
<i>Potamogeton nodosus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton octandrus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton maackianus</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Potamogeton x angustifolius</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Stuckenia pamirica</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	2	0	1	0	1
<i>Stuckenia striata</i>	0	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	2	0	1	0	1
<i>Stuckenia vaginata</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	2	0	0	2	0	1	0	1
<i>Stuckenia amblyophyla</i>	0	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	2	0	1	0	1
<i>Stuckenia filiformis</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	2	0	0	2	0	1	0	1
<i>Stuckenia macrocarpa</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	2	0	1	0	1
<i>Stuckenia pectinata</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	0	0	2	0	1	0	1
<i>Zannichellia major</i>	2	3	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	4	0	0	1	1	1	1
<i>Zannichellia andina</i>	2	3	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	4	0	0	1	1	1	1
<i>Zannichellia aschersoniana</i>	2	3	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	4	0	1	1	1	1	1
<i>Zannichellia palustris</i>	2	3	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	4	0	0	1	1	1	1
<i>Zannichellia palustris</i> <i>subsp. major</i>	2	3	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	4	0	0	1	1	1	1
<i>Zannichellia obtusifolia</i>	2	3	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	4	0	0	1	1	1	1
<i>Zannichellia peltata</i>	2	3	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	4	0	0	1	1	1	1
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	4	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	4	1	3	0	1	1	1
<i>Scheuchzeria palustris</i>	4	1	0	0	2	1	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1