

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *PLANTAGO MARITIMA* L. КАК АДАПТИВНАЯ РЕАКЦИЯ К УСЛОВИЯМ ПРИМОРСКИХ БИОТОПОВ

© 2023 г. А. В. Сони́на*, @, Т. Ю. Дьячкова*, К. В. Морозова*

*Петрозаводский государственный университет, пр. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910 Россия

@E-mail: angella_sonina@mail.ru

Поступила в редакцию 31.03.2022 г.

После доработки 20.09.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

Изучены морфологические и анатомические параметры вегетативных и генеративных органов растений *Plantago maritima* L., произрастающих в разных биотопах литорали на побережье Белого моря в окрестностях пос. Растьнаволок Беломорского района Республики Карелия. Установлено, что у растений формируются две биоморфы (розеточная и верхнерозеточная с удлинёнными верхними междоузлиями) как приспособление к засыпанию грунтом во время приливов и штормов. В пределах литорали в разных условиях заливания растения отличаются по ряду анатомических признаков. Толщина водозапасающей паренхимы находится в прямой корреляции с толщиной листа, изменяется в пределах литорали в зависимости от длительности заливания растений соленой водой. Хорошо развитые покровные и механические ткани корня и розеточных побегов являются адаптивной реакцией к подвижности почвенного субстрата и водной массы во время приливных нагонов. Развитие аэренхимы в подземных вегетативных органах обеспечивает газообмен в условиях затопления. Значимые отличия проанализированных анатомических и морфологических параметров по биотопам на литорали показали широкие адаптивные возможности *P. maritima*, которые обеспечивают его доминирование в растительных сообществах побережья Белого моря.

Ключевые слова: *Plantago maritima*, литораль, Белое море, морфология побегов, анатомия вегетативных и генеративных органов

DOI: 10.31857/S1026347023700191, **EDN:** MZPDMS

Изучение биологии приморских видов сосудистых растений, произрастающих в динамичных условиях литорали Белого моря проводится на протяжении десятка последних лет на организменном, популяционном и ценотическом уровнях. Установлена закономерность изменения основных характеристик ценопопуляций и отдельных биоморфологических единиц доминантных видов по градиенту заливания в период суточной приливо-отливной динамики (Сергиенко и др., 2016, 2017; Sergienko *et al.*, 2016). Изучены влияние физико-химических почвенных условий на структурно-морфологические показатели растений галофитов в разных биотопах побережья Белого моря (Сергиенко и др., 2021), вопросы адаптации фотосинтетического аппарата к условиям обитания на побережьях, адаптации к условиям засоления и заливания (Jefferis, Flanagan, 1989; Colmer, 2003; Rubinigg *et al.*, 2004; Larkum *et al.*, 2006; Markovskaya *et al.*, 2017), показано накопление галофитами тяжелых металлов и оценена их фиторе- медиационная роль на побережье (Sonina *et al.*, 2021). В научных публикациях обсуждаются так-

же вопросы о роли некоторых доминантных видов в поддержании устойчивости прибрежных экосистем в условиях нестабильности среды (Марковская и др., 2021), возрастной структуры ценопопуляций галофитов (Сергиенко, Фокусов, 2015; Приймак, Приймак, 2017), физиологических особенностей растений литорали (Марковская, Гуляева, 2020; Terebova *et al.*, 2020).

Актуальным в настоящее время является изучение механизмов адаптаций растений литорали к сохранению своих доминирующих позиций в растительных сообществах и самосохранению популяций на данной территории, как на организменном, так и на популяционном уровне. Как показали исследования Г.О. Османовой (2007, 2009, 2014), большую роль в адаптации растений к особенностям биотопов играет формирование особых биоморф и морфологических структур побеговой системы.

Одним из объектов изучения эколого-биологических особенностей приморских видов сосудистых растений является *Plantago maritima* L. —

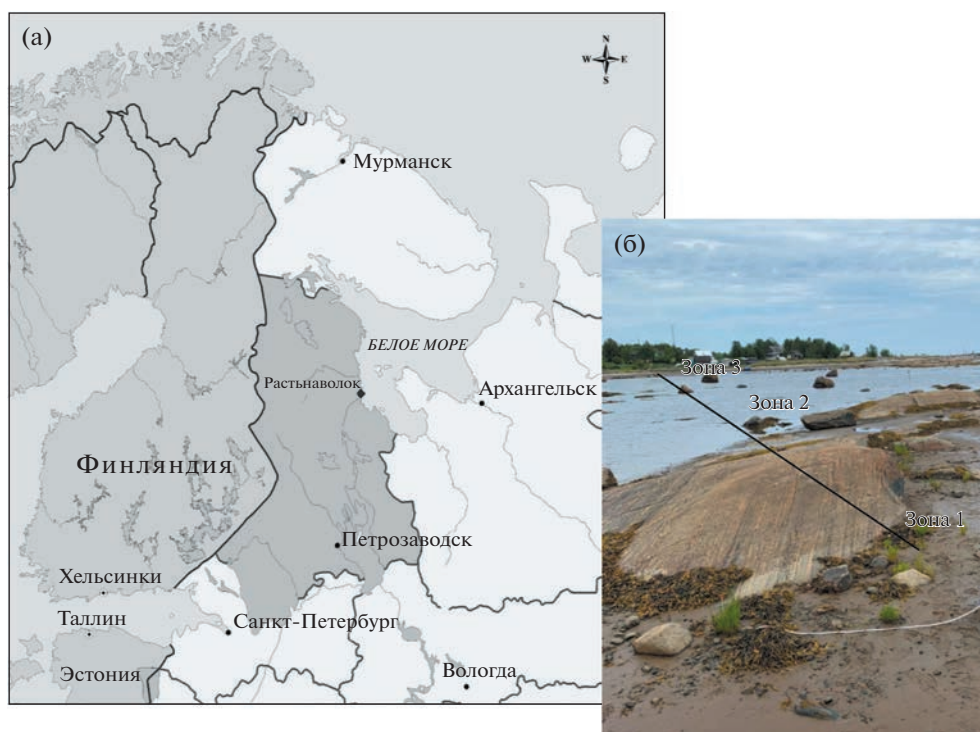


Рис. 1. а — карта района исследования (М.А. Шредерс); б — схема расположения биотопов на литорали.

суккулентный галофит, часто доминирующий в растительных сообществах литорали Голарктических морей (Марковская и др., 2010); стержнекорневое каудексовое многолетнее травянистое растение, у которого самоподдержание популяций осуществляется партикуляцией без омоложения особей (Османова, 2009). Такой способ размножения обеспечивает виду сохранность на территории в условиях, когда семенное возобновление затруднено в силу требований к наличию пресной воды для прорастания семян галофитов (Katembe W.J. *et al.*, 1998; Приймак, 2016).

P. maritima является гемизврибионтом (по климатическим факторам), гемистенобионтом (по почвенным факторам) и мезобионтом (по отношению к освещенности) (Цыганов, 1983). Это бореальный евразийский вид, центром его происхождения являются солончаковые пустыни Средней Азии, откуда он распространился на побережье Белого моря в послекайнозойское время, по мере таяния ледников Фенноскандинавского щита (Попов, 1963; Толмачев, Юрцев, 1970; Юрцев и др., 1978).

Цель данного исследования — изучение морфолого-анатомических параметров вегетативных и генеративных органов *P. maritima* в разных приморских биотопах, обеспечивающих устойчивость популяций в нестабильных условиях обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на Поморском берегу западного побережья Белого моря, в окрестностях пос. Растьнаволок Беломорского района Республики Карелия ($64^{\circ}22'81''$ N, $35^{\circ}93'14''$ E) (рис. 1а) в вегетационный сезон 2021 г.

Место проведения исследования представляет собой фрагмент марша — аккумулятивного ландшафта береговой зоны с отложениями глины, песка, гальки в результате приливных нагонов. Микрорельеф не выражен, дренаж слабый, застойное переувлажнение сохраняется в течение ряда лет. Мезорельеф в пределах литорали сформирован выходом каменисто-глыбового вала высотой 40–60 см в нижней части литорали. Соленость воды в месте исследования не превышала 20‰, средняя величина прилива 1 м, наибольшая — 2 м.

Популяция *P. maritima* занимает среднюю и верхнюю литораль. В пределах литорали были выбраны 3 биотопа с доминированием в растительном покрове *P. maritima*. Для каждого биотопа составлена характеристика экологических параметров (положение на литорали, состав грунта) и определен флористический состав фитоценозов. В пределах биотопов выкопаны модельные растения для морфолого-анатомического анализа. Морфологический анализ выполнен на генеративных побегах ($n = 10$), у которых измеряли высоту растений по длине цветоноса, длину соцветия, размер

(при наличии) удлинённых верхних междоузлий розеточного побега, длину и ширину листьев ($n = 20$).

Для определения параметров анатомических структур вегетативных органов в полевых условиях проведена их фиксация в 70% этаноле. В каждом исследуемом биотопе у растений модельных клонов анализировали по 5 сформированных листьев без признаков повреждения, стебли и удлинённые верхние междоузлия розеточных побегов, а также главные корни.

На временных препаратах поперечных срезов, сделанных от руки с помощью безопасной бритвы, измеряли анатомические структуры при помощи светового микроскопа МИКМЕД-6 (ЛОМО, Россия) с использованием окуляр-микрометра WF10X/22 мм при увеличении объектива 4×, 10×, 40×. У листьев измеряли толщину листовой пластинки, верхней и нижней эпидермы, кутинизированных наружных стенок клеток верхней эпидермы, палисадного мезофилла, водозапасающей паренхимы, число и размеры устьиц, число клеток палисадного мезофилла и водозапасающей паренхимы, диаметр крупных проводящих пучков, размеры клеток колленхимы. Анатомическую структуру эпидермы листьев изучали методом отпечатков по Полаччи (Практикум..., 1972). Площадь устьица (Syc) вычисляли по формуле (Мокроносов, Борзенкова, 1978): $Syc = \pi DL/4$, где D — длина устьица, L — ширина устьица. Объем клеток (V) палисадного мезофилла, водозапасающей паренхимы, колленхимы рассчитывали по формуле (Борзенкова, Хромцова, 2006): $V = 4/3\pi L/2(d/2)^2$, где L — длина клетки, d — ширина клетки. Подсчет числа клеток палисадного мезофилла и водозапасающей паренхимы на единицу площади листа выполняли с помощью камеры Горяева в суспензии после предварительной мацерации клеток в 1 н растворе соляной кислоты при 80°C (Борзенкова, Хромцова, 2006).

У цветonoсов измеряли толщину эпидермы, первичной коры, центрального цилиндра, склеренхимы перицикла, а также диаметр сердцевин. У стебля розеточного побега и главного корня — толщину перидермы, первичной коры, перицикла, вторичной коры, камбия, вторичной древесины. В первичной коре стебля и главного корня отмечали толщину аэренхимы.

Для выявления механических тканей срезы окрашивали флороглюцином и 10% раствором HCl (Фурст, 1979). Измерения анатомических параметров вегетативных органов в каждом биотопе проводили в 30-кратной повторности.

Оценку варьирования анатомических параметров изучаемых органов растений выполняли с помощью коэффициента вариации (CV). Уровни варьирования приняты по Г.Н. Зайцеву (1991): $CV > 20\%$ — высокий, $CV \dots 11-20\%$ — средний, $CV < 10\%$ — низкий. Статистическая обработка

данных выполнена с использованием программ MS Excel 2010 и Statistica 6.0. Достоверность различий анатомических параметров оценивали с помощью t -критерия Стьюдента. В таблицах и на диаграммах приведены средние значения и ошибка средней арифметической. Обработка данных по морфологическим параметрам растений из разных биотопов выполнена однофакторным дисперсионным анализом.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Биотопы на литорали Белого моря, в растительном покрове которых доминировал изучаемый вид, отличались по положению в пределах литорали (рис. 1б), продолжительности заливания, механическому составу грунта и соотношению его основных компонентов, видовому составу фитоценозов.

Биотоп 1 — средняя литораль, грунт представляет собой илисто-песчано-галечную маршевую осушку — ил (10%) : песок (30%) : галька (60%). В растительном покрове доминируют виды *P. maritima* и *Triglochin maritima* L. Общее проективное покрытие видов составляет 40%. Во время приливов растения дважды в сутки заливаются водой. Биотоп располагается ближе всего к линии уреза воды во время отлива, занимает участок, примыкающий к каменисто-глыбовому валу, и располагается выше на 40 см, чем остальная часть литорали. В силу этого растения в этом биотопе оказываются в условиях заливания морской водой меньшую продолжительность времени, чем растения на других участках средней литорали.

Биотоп 2 — средняя литораль, грунт галечный на песчано-глинистой осушке — глина (10%) : песок (10%) : галька (80%). В состав сообщества входят *T. maritima*, *Ruppia maritima* L., *P. maritima*, изредка *Carex mackenziei* V. Krecz. Общее проективное покрытие видов составляет 20%. Остальная территория представляет собой голый грунт. Растения дважды в сутки полностью заливаются водой во время приливов.

Биотоп 3 — верхняя литораль, грунт глинисто-песчано-галечный — глина (20%) : песок (20%) : галька (60%). В составе сообщества встречаются *T. maritima*, *P. maritima*, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. subsp. *tripolium* (L.) Greuter. Общее проективное покрытие видов составляет 70%. Биотоп находится ближе других к коренному берегу. Растения здесь находятся в зоне импульверизации, не заливаются водой во время квадратурных приливов, частично оказываются затопленными во время сизигийных приливов, т.е. дважды в месяц накрываются нагонной волной, а также во время штормов.

Таким образом, доминирующим компонентом механического состава грунтов исследован-

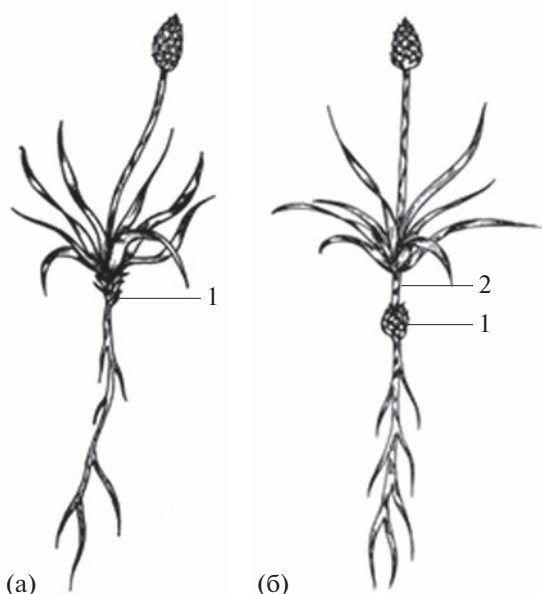


Рис. 2. Растения *P. maritima*: а – розеточное, б – верхнерозеточное. 1 – брахибласт, 2 – удлиненное верхнее междоузлие (А.В. Свирида).

ных биотопов является галька, в примеси к ней песок, глина или ил, но с разной долей участия. Время нахождения под водой у растений в трех биотопах разное. Дважды в сутки заливаются водой растения биотопов 1 и 2, при этом самое продолжительное время затопления у растений в биотопе 2, меньшее в биотопе 1 в силу геоморфологии берега. В биотопе 3 растения заливаются только во время сизигийных приливов и орошаются во время штормов.

P. maritima – розеточное растение с симподиальным ветвлением. Все ассимилирующие листья сосредоточены в прикорневой розетке, сформированной брахибластом. Цветоносные побеги представлены одним вытянутым междоузлием – цветочной стрелкой. Для *P. maritima* характерны две биоморфы – розеточная и верхнерозеточная, которая формируется за счет удлинения верхнего междоузлия розеточного побега (рис. 2).

В исследованной популяции *P. maritima* были отмечены растения разного календарного возраста: в виде одиночных розеток, небольших молодых клонов и крупных зрелых клонов (рис. 3) и в двух характерных для вида биоморфах – розеточной (рис. 4а) и верхнерозеточной (рис. 4б). Следует отметить, что растения с верхнерозеточными побегами отсутствовали в биотопе 2, в условиях средней литорали.

Данные по морфологии побегов свидетельствуют о том, что наиболее высокие растения были в клонах биотопа 2, здесь же отмечены растения и с наибольшей длиной соцветия (рис. 5). По результатам дисперсионного анализа длина цветоноса



Рис. 3. Формирование клонов *P. maritima* (фото А.В. Сониной).

($F_{\phi} > F_k, p = 0.02$) и соцветия ($F_{\phi} > F_k, p = 0.02$) отличаются в биотопах 1 и 2: в биотопе 1 растения значимо меньше, чем в биотопе 2. Растения биотопов 1 и 3, а также биотопов 2 и 3 по этим морфологическим показателям не различаются ($F_{\phi} < F_k, p > 0.05$). Растения двух биоморф: с розеточными и верхнерозеточными побегами (то есть с удлиненными междоузлиями) обнаружены в биотопах 1 и 3, причем длина удлиненных междоузлий у побегов в биотопе 1 меньше ($F_{\phi} > F_k, p < 0.001$), чем в биотопе 3 (рис. 5).

В целом, растения в биотопе 1 отличаются меньшими размерами, чем в биотопе 2, однако значимо не отличаются от растений в биотопе 3. Анализ размеров листьев показал, что в условиях биотопа 1 у растений формируются наименьшие по длине и ширине листовые пластинки, а в биотопе 3 – наиболее крупные листья. В биотопе 2 размеры листьев значимо больше, чем у растений в биотопе 1 и меньше, чем в биотопе 3 (рис. 5).

По результатам анатомического исследования у растений в трех биотопах выявлены общие структурные особенности. Так, листья покрыты однослойной эпидермой, у которой кутинизированы наружные стенки клеток, мезофилл характеризуется изолатеральным типом строения, что согласуется с данными литературы (Janovici, 2011; Карташов, 2013). Палисадный мезофилл расположен в два слоя и на адаксылной, и на абаксылной сторонах листовой пластинки, в центральной части листа формируется до 9–14 слоев водозапасующей паренхимы, ближе к ребрам пластинки количество ее слоев уменьшается и составляет 5–6 (рис. 6а). Механическая ткань – колленхима имеется в ребрах листа и в крупных проводящих пучках, образуя со стороны флоэмы 3–4 слоя, со стороны ксилемы – от 5 до 10 слоев (рис. 6б). Устьица находятся на обеих сторонах листа, при этом на нижней стороне их в 1.5–1.8 раза больше (табл. 1). Листья растений в биотопе 1 отличаются наибольшим числом устьиц как на верхней, так и на нижней эпидерме в отличие от биотопов 2 и 3.



Рис. 4. Биоморфы *P. maritima*: а — розеточный побег, биотоп 1, б — верхнерозеточные побеги в составе клона с выраженным верхним удлинненным междоузлием, биотоп 2 (фото А.В. Сониной).

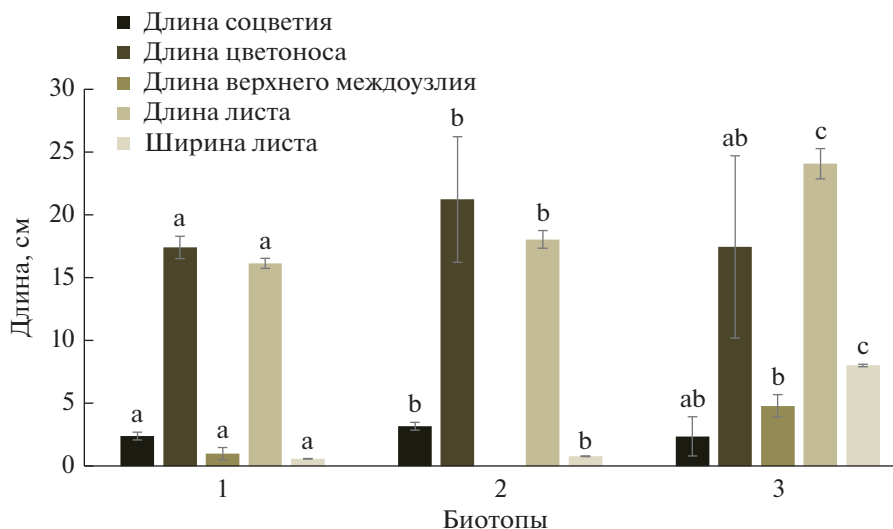


Рис. 5. Размерные характеристики побегов *P. maritima* в разных биотопах. Разные буквы обозначают значимые различия ($p \leq 0.05$) при сравнении одинаковых морфологических характеристик по биотопам.

При этом площадь устьиц на верхней стороне листа наименьшая у растений в биотопе 1, а в биотопе 3 — наибольшая площадь устьиц на нижней стороне листа.

К наиболее изменчивым из всех анализируемых параметров в пределах трех биотопов, относится площадь устьиц на нижней эпидерме (CV 10–18%). Также средний уровень варьирования

показали все измеренные параметры в пределах биотопа 2 (CV 10–18%) (табл. 1).

Растения в биотопе 1 отличаются наибольшей толщиной листьев, более развитой водозапасающей паренхимой. Толщина верхней и нижней эпидермы, кутинизированных наружных стенок клеток верхней эпидермы и палисадного мезофилла здесь наименьшие (табл. 2). В биотопах 2 и 3, напротив, толщина водозапасающей паренхи-

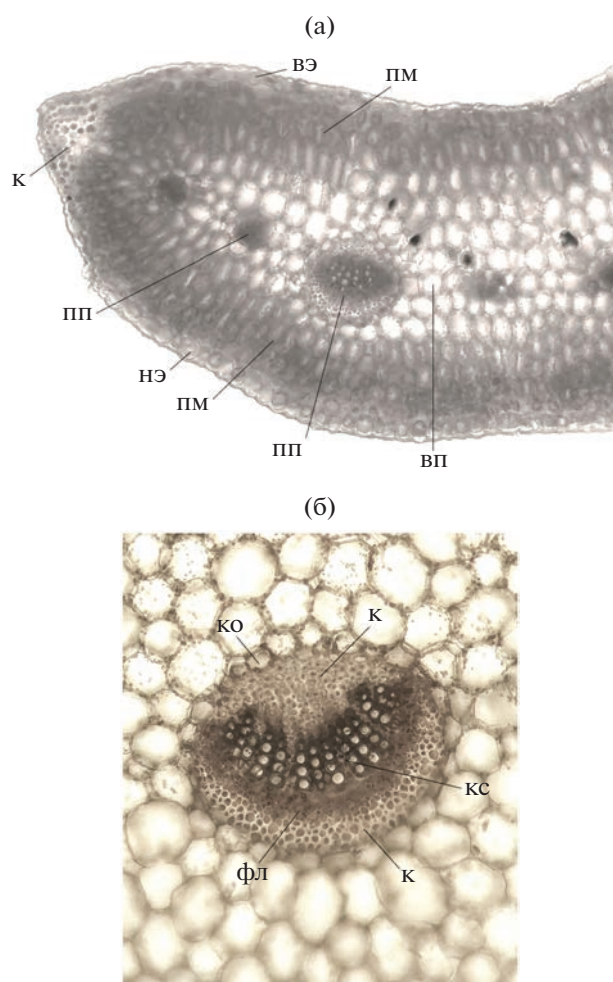


Рис. 6. Фрагмент поперечного среза листа (а, увеличение 4×) и проводящего пучка в листе (б, увеличение 40×) *P. maritima* в 3 биотопе: вэ — верхняя эпидерма, нэ — нижняя эпидерма, пм — палисадный мезофилл, вп — водозапасная паренхима, к — колленхима, пп — проводящий пучок, ко — клетки обкладки, кс — ксилема, фл — флоэма (фото К.В. Морозовой).

мы и листа в целом меньше (число клеток на единицу площади листа увеличивается при уменьшении их объема), а толщина эпидермы (верхней и нижней) и палисадной хлоренхимы — больше. Число клеток палисадной хлоренхимы на единицу площади меньше, при этом сами клетки круп-

нее (в 1.2 раза длиннее и в 1.4 раза шире), что и обуславливает больший объем клеток этой ткани.

Наиболее крупные по объему клетки колленхимы обнаружены в ребрах листьев у растений в биотопе 1, в биотопах 2 и 3 объем клеток этой механической ткани значимо уменьшается. В проводящих пучках листьев объем клеток колленхимы у растений в исследуемых биотопах не изменяется. При этом объем клеток колленхимы в ребрах в 2 раза больше, чем в проводящих пучках. Диаметр крупных проводящих пучков в биотопе 3 наименьший, а в биотопах 2 и 1 значимо повышается за счет увеличения числа слоев колленхимы. Так, в биотопе 1 в сосудистых пучках листьев число слоев колленхимы со стороны ксилемы составляет 8–10, в биотопе 2 — 7–8, в биотопе 3 — 5–6 слоев.

По значениям коэффициента вариации, можно заключить, что более стабильными являются диаметр крупных проводящих пучков, толщина кутинизированных наружных стенок клеток эпидермы и в целом толщина листа (CV 7–11%). При этом ткани листа эпидерма, хлоренхима, водозапасная паренхима, колленхима значительно варьируют (CV 11–35%) в пределах литорали (табл. 2).

Цветонос имеет первичное анатомическое строение (рис. 7). В перицикле расположена склеренхима, толщина слоя которой в цветоносах растений в биотопе 1 составляет 62.4 ± 0.7 мкм (CV 6%), в биотопе 2 — 55.3 ± 0.6 мкм (CV 6%), в биотопе 3 — 47.0 ± 1.1 мкм (CV 14%). Достоверных различий толщины других тканей и диаметра сердцевины цветоноса у растений в исследуемых биотопах не выявлено.

Стебель розеточного побега и удлиненное междоузлие характеризуются вторичным анатомическим строением (рис. 8а, 8б). В первичной коре удлиненного междоузлия отмечена запасная паренхима, а в стебле розеточного побега — аэренхима.

В стебле розеточного побега выявлено значимое уменьшение толщины аэренхимы: в биотопе 1 — 774.6 ± 11.8 мкм (CV 8.4%), в биотопе 2 — 670.6 ± 9.7 мкм (CV 8%), в биотопе 3 — 587.3 ± 10.0 мкм (CV 9%) с незначительным варьированием этого параметра. Достоверных различий толщины других тканей в стебле розеточного побега и в удли-

Таблица 1. Параметры устьиц листьев *P. maritima*

Параметры		Биотоп 1	CV, %	Биотоп 2	CV, %	Биотоп 3	CV, %
Площадь устьиц, мкм ²	Верхняя эпидерма	700.4 ± 12.0^a	9	733.1 ± 16.4^b	12	752.7 ± 12.8^b	9
	Нижняя эпидерма	501.0 ± 16.4^d	18	526.2 ± 17.5^d	18	554.0 ± 10.4^c	10
Количество устьиц, шт./мм ²	Верхняя эпидерма	122 ± 2^r	9	96 ± 1^m	10	82 ± 2^n	15
	Нижняя эпидерма	187 ± 2^t	6	161 ± 3^k	10	154 ± 2^g	8

Примечание. Сравниваем параметры анатомической структуры листьев у растений в разных биотопах в столбцах и в строках, значения с разными буквами значимо различаются при $p \leq 0.05$.

Таблица 2. Параметры анатомической структуры листьев *P. maritima*

Параметры		Биотоп 1	CV, %	Биотоп 2	CV, %	Биотоп 3	CV, %
Толщина листа, мкм		840.8 ± 16.7 ^a	11	796.6 ± 14.1 ^b	9	678.3 ± 10.4 ^c	8
Толщина кутинизированных наружных стенок клеток эпидермы, мкм		4.7 ± 0.06 ^a	6	6.2 ± 0.2 ^b	8	7.1 ± 0.3 ^c	7
Толщина верхней эпидермы, мкм		18.8 ± 0.3 ^a	11	22.6 ± 0.7 ^b	18	26.6 ± 0.7 ^c	16
Толщина нижней эпидермы, мкм		16.3 ± 0.3 ^a	12	18.3 ± 0.3 ^b	11	21.1 ± 0.5 ^c	14
Палисадный мезофилл	толщина мезофилла мкм	64.2 ± 1.6 ^a	16	68.0 ± 0.8 ^b	14	76.2 ± 1.2 ^c	18
	объем клетки, тыс. мкм ³	5.2 ± 0.3 ^a	34	7.6 ± 0.2 ^b	14	12.0 ± 0.5 ^c	26
	число клеток, тыс. шт./см ²	62 ± 2 ^a	14	54 ± 1 ^b	9	46 ± 1 ^c	12
Водозапасающая паренхима	толщина паренхимы, мкм	712.4 ± 10.3 ^a	25	660.6 ± 8.1 ^b	22	526.0 ± 8.3 ^c	26
	объем клетки, тыс. мкм ³	49.8 ± 3.0 ^a	32	35.5 ± 1.4 ^b	21	24.7 ± 1.3 ^c	30
	число клеток, тыс. шт./см ²	28 ± 2 ^a	16	32 ± 1 ^b	15	38 ± 1 ^c	15
Диаметр крупных проводящих пучков, мкм		354.0 ± 3.0 ^a	7	335.1 ± 5.2 ^b	9	311.2 ± 7.1 ^c	9
Объем клетки колленхимы, тыс. мкм ³	в ребрах листа	5.5 ± 0.3 ^a	34	4.1 ± 0.2 ^b	25	3.0 ± 0.1 ^c	30
	в проводящих пучках	2.6 ± 0.1 ^a	30	2.4 ± 0.1 ^a	35	2.3 ± 0.1 ^a	30

Примечание. Сравниваем параметры анатомической структуры листьев у растений в разных биотопах в строках, значения с разными буквами значимо различаются при $p \leq 0.05$.

ненном междоузлии у растений в изученных биотопах не установлено.

Главный корень у *P. maritima* имеет вторичное анатомическое строение (рис. 9), что согласуется с данными литературы (Iapovici, 2011). В первичной коре хорошо развита аэренхима. Во вторичной ксилеме формируются древесинные волокна. Толщина аэренхимы у главного корня растений в биотопе 1 составляет 886.0 ± 18.1 мкм с коэффициентом вариации 11%, в биотопе 2 – 727.6 ± 15.4 мкм, CV 12% и в биотопе 3 – 639.6 ± 12.0 мкм, CV 10%, т.е. значение этого параметра значимо уменьшается ($p < 0.05$). Толщина других тканей главного корня у растений достоверно не отличается. Следует отметить наличие многослойной перидермы во всех изученных вегетативных структурах.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Галофит *P. maritima* доминирует в растительных сообществах литорали практически на всей территории побережья Белого моря. Растения адаптируются к нестабильным условиям среды, которые создаются приливно-отливной динамикой: к периодическому заливаннию морскими водами, засолению корнеобитаемого слоя из-за повышенного содержания солей натрия, магния, кальция (хлоридов, сульфатов, карбонатов), к изменению освещенности и перепаду температуры, резкому снижению концентрации доступного

кислорода и неорганического углерода (в воде по сравнению с воздухом замедляется скорость диффузии углекислого газа), а также к подвижности субстрата (Bowes, 1987; Madsen, Sand-Jensen, 1991;

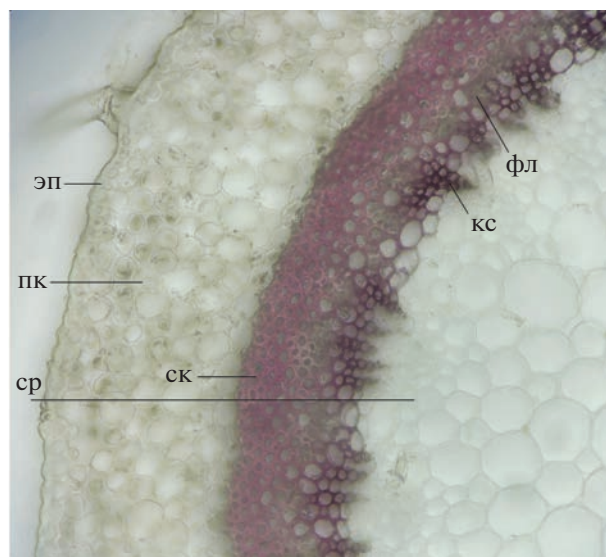


Рис. 7. Фрагмент поперечного среза цветоноса *P. maritima* в биотопе 3 (увеличение 4×): эп – эпидерма, ПК – первичная кора, ск – склеренхима, кс – ксилема, фл – флоэма, ср – сердцевина (фото К.В. Морозовой).

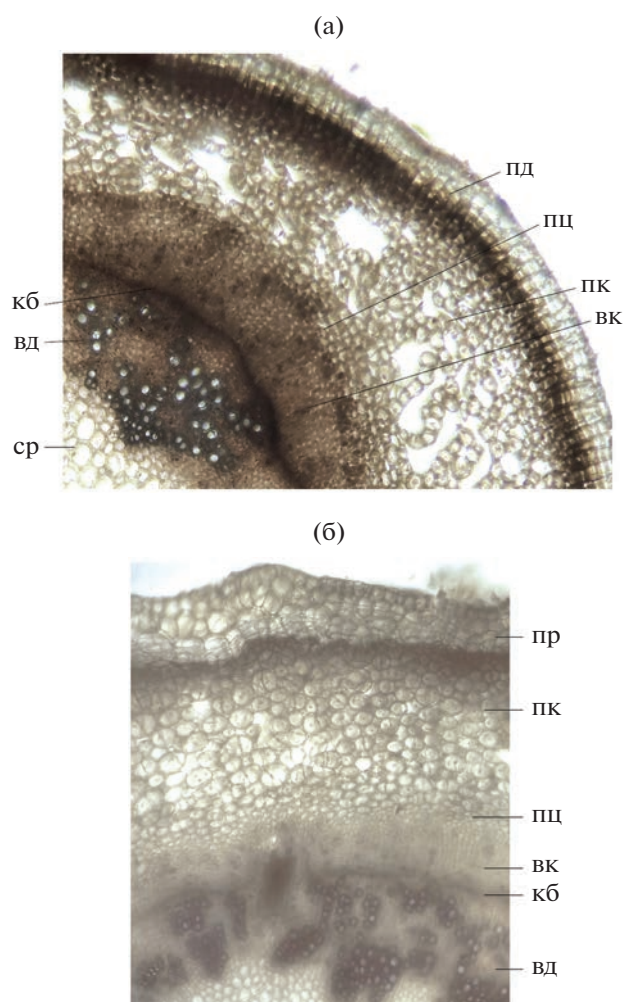


Рис. 8. Фрагмент поперечного среза розеточного побега (а) и удлиненного междоузлия верхнерозеточного побега (б) *P. maritima* в биотопе 3 (увеличение 4×): пр – перидерма, пк – первичная кора, пц – перицикл, вк – вторичная кора, кб – камбий, вд – вторичная древесина, ср – сердцевина (фото К.В. Морозовой).

Воронкова и др., 2008; Марковская и др., 2010; Макаров и др., 2012). Отмечено, что по градиенту заливания в направлении от линии уреза воды в полный отлив до коренного берега у *P. maritima* наблюдается увеличение популяционных (численность, плотность особей, жизненность отдельных локусов популяции) параметров и основных биометрических характеристик побегов (Sergienko *et al.*, 2016).

Успешное существование этого вида в широком диапазоне условий литорали свидетельствует о его пластичности и высокой адаптированности к разным условиям произрастания.

Г.О. Османовой (2009) на гербарном материале показано наличие двух биоморф у вида. В наших исследованиях эти биоморфы были найдены в изученных биотопах: розеточные побеги с ук-

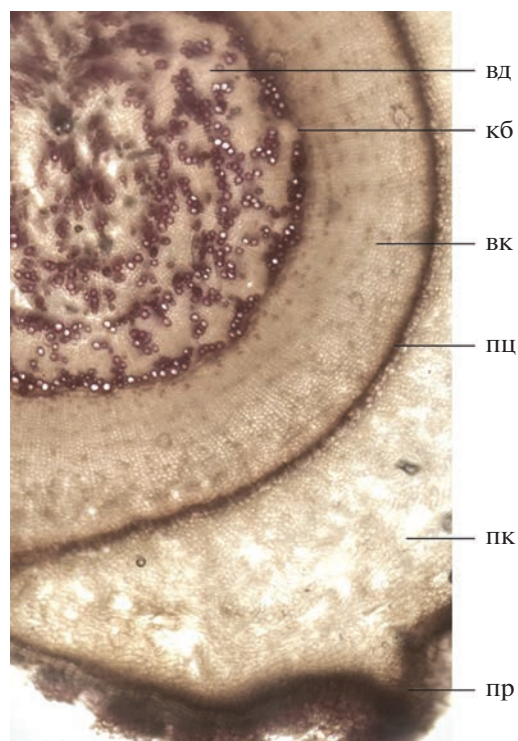


Рис. 9. Фрагмент поперечного среза главного корня *P. maritima* в биотопе 3 (увеличение 4×): пр – перидерма, пк – первичная кора, пц – перицикл, вк – вторичная кора, кб – камбий, вд – вторичная древесина (фото К.В. Морозовой).

роченными междоузлиями в биотопе 2 и верхнерозеточные с удлинёнными междоузлиями в биотопах 1 и 3. Формирование второй биоморфы в данных биотопах свидетельствует об адаптации растений к произрастанию в условиях постоянного засыпания грунтом в период волнового воздействия. В биотопе 3 размер удлиненного междоузлия значительно больше, чем в биотопе 1 (рис. 4б). На данном участке побережья увеличение длины верхних междоузлий побега у растений в биотопе 3 обусловлено особенностями условий, которые создаются из-за геоморфологии берега. В биотопе 1 сила воздействия волны снижается за счет стоящей на ее пути каменной преграды. Растения у каменного вала оказываются в защищенных условиях, нежели растения в биотопе 3. К коренному берегу волна проходит значительное расстояние по выровненному за валом рельефу и угасание скорости и силы волны происходит постепенно. В условиях биотопа 3 формируется зона наноса грунта и морских выбросов приливными нагонами и штормами. У растений в этом биотопе развиваются длинные междоузлия, за счет чего фотосинтезирующие органы приподнимаются над субстратом. Это можно рассматривать как ответную реакцию растений на засыпание и погребение их в грунт. Наличие неодинаковых биоморф, как отме-

чает Ю.А. Злобин (2009), повышает общую устойчивость популяции, а в изученных биотопах с нестабильными условиями, данный факт имеет большое значение для сохранения и стабильного существования популяции *P. maritima*.

Проведенный анатомический анализ вегетативных структур показал типичное строение галофитного растения (Нагалеvский, 2001; Grigore, Toma, 2005; Ianovici, 2011; Карташов, 2013; Grigori *et al.*, 2014). Интерес представляет изменение анатомических структур в разных условиях исследуемых биотопов на литорали. Значимо изменяются параметры листовой пластинки (табл. 1, 2), кроме площади устьиц на верхней эпидерме у растений в биотопах 2 и 3, площади устьиц на нижней эпидерме у растений в биотопах 1 и 2, объема клеток колленхимы в проводящих пучках во всех трех биотопах. Листовая пластинка толще за счет увеличения объема клеток водозапасающей паренхимы, при этом длина и ширина листа, уменьшаются. У растений в биотопах 1 и 2 количество слоев этой паренхимы в центральной части листовых пластинок составляет от 10 до 14, в биотопе 3 — от 9 до 11.

Большой объем водозапасающей паренхимы в листьях у растений средней литорали (биотопы 1 и 2) свидетельствует о более высокой степени суккулентности по сравнению с биотопом 3 (Марковская, Гуляева, 2020). Суккулентность — характерный признак эвгалофитов, к которым принадлежит *P. maritima* (Воронкова и др., 2008; Марковская и др., 2010), а развитие водозапасающей паренхимы — одно из приспособлений у них для уменьшения потери воды (Нагалеvский, 2001; Воронкова и др., 2008; Munns, Tester, 2008; Иванова, Музычко, 2013; Grigore *et al.*, 2014; Grigore, 2019) в условиях физиологической засухи из-за наличия растворимых солей в литоральных грунтах, что снижает поглощение воды и приводит к обезвоживанию (Munns, 2002; Grigore *et al.*, 2014; Grigore, Toma, 2017).

Выявленный нами высокий уровень варьирования объема клеток водозапасающей паренхимы у *P. maritima* (CV 21–33%) отмечает и Н.М. Воронкова с соавторами (2008) для галофитов *Salicornia europaea* L. и *Suaeda heteroptera* Kitag, произрастающих на морском побережье на Дальнем Востоке.

Увеличение числа устьиц на 1 мм² листовой поверхности (в биотопах 1 и 2) и уменьшение их площади у растений в средней литорали (в биотопе 1) согласуется с данными литературы (Нагалеvский, 2001), и свидетельствует об адаптивных изменениях, связанных с условиями затенения во время прилива и с необходимостью поддержания водного режима при отливе (Марковская, Гуляева, 2020). Во время прилива наземные растения погружаются под воду и оказываются в условиях затенения и ограничения доступного неорганического углерода. Особенно в условиях биотопа 2,

когда они более продолжительное время находятся в толще морской воды. Свет индуцирует открытие устьиц, а снижение освещения приводит к их закрытию (Зитте и др., 2008). Отмеченное нами уменьшение толщины кутинизированных наружных стенок клеток верхней эпидермы у растений средней литорали, также может способствовать лучшему газообмену между растением и водной средой в условиях затопления, о чем упоминается в работах ряда авторов (Maberly, Madsen, 1998; Sand-Jensen, Frost-Christensen, 1999).

Увеличение числа слоев колленхимы в проводящих пучках и объема ее клеток в ребрах листовых пластинок, а также увеличение толщины склеренхимы в цветоносах на средней литорали позволяют растениям противостоять действию волны при приливе и отливе. Формирование колленхимы в проводящих пучках отмечено и у других видов галофитов этого рода, в частности у *P. coronopus* L., *P. crassifolia* Forssk., *P. schwarzenbergiana* Schur (Grigori *et al.*, 2014).

В стебле розеточного побега и главном корне у растений, обитающих в условиях средней литорали (в биотопах 1 и 2), отмечено увеличение толщины аэренхимы первичной коры. Развитие аэренхимы у растений морских побережий обусловлено недостаточной аэрацией грунтов, и является признаком гигроморфоза, одним из механизмов предотвращения аноксии у растений в периоды затопления, так как она позволяет запастись газообразными веществами внутри вегетативных органов (Jackson, Armstrong, 1999; Colmer, 2003; Tabot, Adams, 2013). Эта воздухоносная ткань формируется у большинства галофитов затопляемых мест обитания (Saadeddin, Doddema, 1986; Flowers, Colmer, 2008; Grigore *et al.*, 2014; Grigore, Toma, 2017), например, в приливно-отливной зоне Белого моря у *Triglochin maritima*, *Tripolium pannonicum*, *Bolboschoenus maritimus* (Марковская и др., 2015, 2021; Markovskaya *et al.*, 2017; Морозова, Алексеева, 2021).

В биотопе 3 на верхней литорали приливно-отливная динамика ослабевает, содержание солей в грунте снижается за счет распреснения из-за прибрежных водотоков (Цейц и др., 2000). Поэтому растения в данном биотопе отличаются крупными по размерам и более тонкими листьями с наименьшими по объему клетками водозапасающей паренхимы, наибольшими по объему клетками палисадного мезофилла, с немногочисленными, но более крупными устьицами. В проводящих пучках отмечено снижение количества слоев колленхимы и объема ее клеток в ребрах листьев. Увеличение толщины кутинизированных наружных стенок клеток верхней эпидермы, толщины верхней и нижней эпидермы листьев является приспособлением к постоянно высокой освещенности. Кроме того, в этой зоне литорали улучшаются усло-

вия аэрации грунта, о чем свидетельствует установленное нами существенное уменьшение толщины аэренхимы первичной коры у стеблей розеточного побега и главного корня.

Во всех исследованных биотах в стебле укороченного розеточного побега, в удлиненном междоузлии и главном корне у растений хорошо развита многослойная перидерма, во вторичной ксилеме формируется либриформ. Как отмечает З. Даджик (Dajić, 2006) корень типичного галофита имеет хорошо развитую пробку и первичную кору с межклетниками, а также хорошо сформированные механические и проводящие ткани. Наличие большого количества либриформа в центральном цилиндре корня и стебля галофитов — адаптация к закреплению растений в грунте с преобладанием довольно подвижной песчано-галечной фракции.

Оценка пластичности анатомических структур в условиях приливно-отливной динамики литорали побережья Белого моря на основании коэффициента вариации позволила выявить группу более стабильных показателей ($CV < 20\%$): толщина листа, кутинизированных наружных стенок клеток покровной ткани, верхней и нижней эпидермы, палисадного мезофилла, число и площадь устьиц, число клеток палисадного мезофилла и водозапасающей паренхимы, диаметр проводящих пучков в листовых пластинках, толщина аэренхимы в первичной коре стебля розеточного побега и главного корня. Более варьирующими параметрами ($CV > 20\%$) оказались толщина водозапасающей паренхимы, объем клеток палисадного мезофилла, водозапасающей паренхимы, колленхимы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенное исследование выявило различия морфологических и анатомических показателей растений *P. maritima* в разных биотопах, которые можно рассматривать как адаптивную реакцию вида для сохранения устойчивости популяций и доминирующего положения в растительных сообществах приморских биотопов в условиях нестабильности литорали Белого моря.

Работа выполнена при поддержке проекта Госзадания Министерства науки и высшего образования РФ (тема № 0752-2020-0007).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотруднику Водлозерского национального парка М.А. Шредерс и студентке Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ А.Н. Свирида за помощь в подготовке иллюстрационного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борзенкова Р.А., Храмцова Е.В. Определение мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2006. 14 с.
- Воронкова Н.М., Бурковская Е.В., Безделева Т.А., Бурундукова О.Л. Морфологические и биологические особенности растений в связи с адаптацией к условиям морских побережий // Экология. 2008. № 1. С. 3–9.
- Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 183 с.
- Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кёрнер К. Ботаника. Т. 2. Физиология растений. М.: Академия, 2008. 496 с.
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
- Иванова Н.А., Музычко Л.М. Анатомическое строение листьев у растений на засоленных почвах // Вестник Нижневартовского государственного университета. 2013. Вып. 3. С. 3–8.
- Карташов А.В. Значение морфофизиологических особенностей растений подорожника приморского и подорожника большого для поддержания водно-солевого баланса при засолении: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИФР РАН, 2013. 29 с.
- Макаров М.В., Рыжик И.В., Воскобойников Г.М. Влияние глубины произрастания на морфофизиологические показатели *Fucus vesiculosus* L. Баренцева моря // Альгология. 2012. Т. 22. № 4. С. 345–360.
- Марковская Е.Ф., Сергиенко Л.А., Шкляревич Г.А., Сонина А.В., Стародубцева А.А., Смолькова О.В. Природный комплекс побережья Белого моря. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 85 с.
- Марковская Е.Ф., Гуляева Е.Н. Роль устьиц в адаптации растений *Plantago maritima* L. к приливно-отливной динамике на литорали Белого моря // Физиология растений. 2020. Т. 67. № 1. С. 75–83.
- Марковская Е.Ф., Сонина А.В., Дьячкова Т.Ю., Морозова К.В. Структурные адаптации галофита *Triglochin maritima* L. в условиях нестабильности территории литорали Белого моря // Заметки ученого. 2021. Ч. 1. № 12. С. 27–37.
- Марковская Е.Ф., Кособрюхов А.А., Морозова К.В., Гуляева Е.Н. Фотосинтез и анатомо-морфологическая характеристика листьев астры солончаковой на побережье Белого моря // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 6. С. 847–853.
- Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. Вып. 3. С. 119–133.
- Морозова К.В., Алексеева М.С. Анатомическое исследование листьев клубнекамыша морского (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla) в приливно-отливной зоне на побережье Белого моря (Карелия) // Тенденции развития науки и образования. 2021. № 69. Т. 1. С. 89–92.
- Нагалецкий В.Я. Галофиты Северного Кавказа. Краснодар: Изд-во Кубанского гос. ун-та, 2001. 246 с.

- Османо́ва Г.О. Разнообразие способов вегетативного размножения некоторых видов *Plantago* L. // Биоморфологические исследования современной ботаники. Матер. межд. научн. конф. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 343–346.
- Османо́ва Г.О. Экобиоморфология и структура ценопопуляций видов рода *Plantago* L. (Plantaginaceae Juss.): Автореф. дис. докт. биол. наук. Оренбург: МарГУ, 2009. 37 с.
- Османо́ва Г.О. О партикуляции у видов рода *Plantago* Juss. // Международный научно-исследовательский журн. 2014. Вып. 3(22). Ч. 1. С. 53–54.
- Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.
- Практикум по физиологии растений / Под ред. И.И. Гунара. М.: Колос, 1972. 168 с.
- Приймак Е.В. Семенная продуктивность галофитных подорожников на побережье Баренцева и Белого морей // Современные эколого-биологические и химические исследования, техника и технология производств. Матер. Межд. научно-практ. конф. Мурманск: МГТУ, 2016. Ч. 1. С. 157–160.
- Приймак Е.В., Приймак П.Г. Возрастной состав *Plantago maritima* и *Plantago schrenkii* в сообществах галофитных растений на побережье Баренцева и Белого моря // Современные эколого-биологические и химические исследования, техника и технология производств. Матер. Межд. научно-практ. конф. Мурманск: МГТУ, 2017. Ч. 1. С. 136–139.
- Сергиенко Л.А., Дьячкова Т.Ю., Андросова В.И. Биологические особенности *Plantago maritima* L., как индикатора физико-химических условий арктических приморских экотопов // Современные проблемы естественных наук и медицины. Сб. статей Всероссийск. научн. конф. с междунар. участием. Йошкар-Ола: МарГУ, 2021. Т. 1. С. 151–157.
- Сергиенко Л.А., Дьячкова Т.Ю., Андросова В.И. Характеристика местообитаний и состояние популяций *Plantago maritima* L. и *Triglochin maritima* L. на западном побережье Белого моря // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря. Матер. XIII Всероссийск. конф. с междунар. участием, приуроченная к 60-летию Беломорской биостанции “Мыс Картеш” Зоологического института РАН. СПб.: ЗИН, 2017. С. 181–184.
- Сергиенко Л.А., Фокусов А.В. Ценопопуляционная структура *Plantago maritima* L. (подорожник морской, сем. Plantaginaceae – Подорожниковые) в приморских экосистемах западного побережья Белого моря // Проблемы современной науки и образования. 2015. № 1(31). С. 12–14.
- Сергиенко Л.А., Дьячкова Т.Ю., Андросова В.И., Марковская Е.Ф., Фокусов А.В. Биоморфология и структура популяций *Plantago maritima* L. по градиенту заливания на побережьях голарктических морей // Ученые записки ПетрГУ. Сер. Биологические науки. 2016. № 4(157). С. 64–71.
- Толмачев А.И., Юрцев Б.А. История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеиздат, 1970. С. 87–101.
- Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с.
- Цейц М.А., Добрынин Д.В., Белозерова Е.А. Структурная организация почвенно-растительного покрова маршей Поморского берега Белого моря // Экологические функции почв Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. С. 124–132.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–104.
- Bowes G. Aquatic plant photosynthesis: strategies that enhance carbon gain / G. Bowes // Plant life in aquatic and amphibious habitats. L.: Oxford, 1987. P. 79–98.
- Colmer T.D. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots // Plant Cell and Environment. 2003. № 26. P. 17–36.
- Dajić Z. Salt stress // Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants / Eds Madhava Rao K.V., Raghavendra A.S., Janardhan Reddy K. India: Published by Springer, 2006. P. 41–99.
- Flowers T.J., Colmer T.D. Salinity tolerance in halophytes // New Phytologist. 2008. V. 179. № 4. P. 945–963.
- Grigore M.N., Ivanescu L., Toma C. Halophytes: An Integrative Anatomical Study. N.Y.: Published by Springer, 2014. 548 p.
- Grigore M.N., Toma C. Anatomical Adaptation of Halophytes. A review of Classic Literature and Recent Findings. N.Y.: Published by Springer, 2017. 337 p.
- Grigore M.N. Defining Halophyte: a conceptual and historical approach in an ecological frame // Halophyte and Climate Change: Adaptive Mechanisms and Potential Uses. Wallingford, Oxfordshire, UK; Boston, MA: CAB, 2019. P. 3–18.
- Grigore M.N., Toma C. Contributions to the knowledge of the anatomical structure of some halophytes // St. si Cerc. Ser. Biologie. 2005. V. 10. P. 125–128.
- Ianovici N. Histoanatomical and ecophysiological studies on some halophytes from Romania – *Plantago maritima* // Annals of West University of Timișoara. Ser. Biology. 2011. V. XIV. P. 1–14.
- Jackson M.B., Armstrong W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence // Plant Biology. 1999. V. 48. № 1. P. 274–287.
- Jefferies R.L., Flanagan L.B. Photosynthetic and stomatal responses of the halophyte *Plantago maritima* L. to fluctuations in salinity // Plant Cell and Environment. 1989. V. 12. № 5. P. 559–568.
- Katembе W.J., Ungar I.A., Mitchell J.P. Effect of salinity on germination and seedling growth of two *Atriplex* species (Chenopodiaceae) // Annals of Botany. 1998. V. 82. P. 167–175.
- Larkum A.W.D., Orth R.J., Duarte C.M. Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Netherlands: Published by Springer, 2006. 691 p.

- Maberly S.C., Madsen T.V. Affinity for CO₂ in relation to the ability of freshwater macrophytes to use HCO₃⁻ // Functional Ecology. 1998. № 12. P. 99–106.
- Madsen T.V., Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes // Aquatic Botany. 1991. № 41. P. 5–40.
- Markovskaya E.F., Gulyaeva E.N., Morosova K.V., Sergienko L.A. Structural and functional features of the leaves of the dominant plants in the tidal zone of the White Sea // Plant Archives. 2017. V. 17. № 2. P. 1685–1692.
- Munns R. Comparative physiology of salt and water stress // Plant Cell and Environment. 2002. № 25. P. 239–250.
- Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // Annual Reviews of Plant Biology. 2008. № 59. P. 651–681.
- Rubinigg M., Elzenga J.T.M., Stulen I., Wenisch J. NaCl salinity affects lateral root development in *Plantago maritima* // Functional plant biology. 2004. V. 31. № 8. P. 775–780.
- Saadeddin R., Doddema H. Anatomy of the “extreme” halophyte *Arthrocnemum fruticosum* (L.) Moq. in relation to its physiology // Annals of Botany. 1986. № 57. P. 531–544.
- Sand-Jensen K., Frost-Christensen H. Plant growth and photosynthesis in the transition zone between land and stream // Aquatic Botany. 1999. № 63. P. 23–35.
- Sergienko L.A., D'yachkova T.Y., Androsova V.I. Features of the structural organization and biomorphology of dominant plant species of holarctic seas' coasts along the tidal gradient // Czech Polar Reports. 2016. V. 6. № 2. P. 122–131.
- Sonina A.V., Terebova E.N., Dyachkova T.Y., Morozova K.V., Elkina N.A. Ecological and biological features of *Triglochin maritima* L. in the biotopes of the littoral zone with different degree of flooding on the coast of the White Sea // Czech Polar Reports. 2021. V. 11. № 2. P. 233–252.
- Tabot P.T., Adams S.B. Ecophysiology of salt marsh plants and predicted responses to climate change in South Africa // Oceans and Coastal Management. 2013. № 80. P. 89–99.
- Terebova E.N., Markovskaya E.F., Androsova V.I., Pavlova M.A., Oreshnikova N.V. Cell wall functional activity and metal accumulation of halophytic plant species *Plantago maritima* and *Triglochin maritima* on the White Sea littoral zone (NW Russia) // Czech Polar Reports. 2020. V. 10(2). P. 169–188.

Morphological and Anatomical Features of *Plantago maritima* L. As an Adaptive Reaction to the Conditions of Coastal Biotopes

A. V. Sonina¹, #, T. Yu. Dyachkova¹, and K. V. Morozova¹

¹ Petrozavodsk State University, pr. Lenina, 33, Petrozavodsk, 185910 Russia

#e-mail: angella_sonina@mail.ru

The morphological and anatomical parameters of the vegetative and generative organs of plants *Plantago maritima* L. were studied in different biotopes of the littoral zone on the coast of the White Sea in the vicinity of the village Rastnavolok (Belomorsky district, Republic of Karelia). It has been established that plants have developed certain adaptations to conditions of the littoral zone: two biomorphs are formed (rosette and upper rosette with elongated upper internodes) as an adaptation to covering with soil during tides and storms. Within the littoral zone under different flooding conditions, plants differ in some anatomical features. The thickness of the water-strage parenchyma correlates directly with the thickness of the leaf, it varies within the littoral zone depending on the time the plants are flooded with salt water. Well-developed integumentary and mechanical tissues of the root and rosette shoots are an adaptive response to the mobility of the soil substrate and water mass during tidal surges. The development of aerenchyma in underground vegetative organs ensures gas exchange under flooding conditions. Significant differences of the studied anatomical and morphological parameters in biotopes of the littoral showed the wide adaptive capabilities of *P. maritima*, which ensure its dominance in the plant communities of the White Sea coast.

Keywords: *Plantago maritima*, littoral of the White Sea, shoot morphology, anatomy of vegetative and generative organs