

СТАТЬИ

УДК 581.45:581.84:582.52(268.46)

**МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ
BOLBOSCHOENUS MARITIMUS (L.) PALLA В ПРИМОРСКИХ
СООБЩЕСТВАХ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ
(РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)**

Морозова К.В., Алексеева М.С.

Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, e-mail: mkv25@bk.ru

В статье представлены результаты морфолого-анатомического исследования листьев *Bolboschoenus maritimus*, который произрастает в разных условиях обитания на Поморском берегу Белого моря в Карелии. На берегу моря в окрестностях поселка Колежма заложена трансекта от зоны штормовых выбросов (супралитораль) до нижней границы максимального отлива (литораль). *B. maritimus* обитает на супралиторали, и его надземная часть не заливается морской водой, и в верхнем горизонте литорали, где во время прилива растения наполовину заливаются морской водой. Площадь листьев у *B. maritimus* в разных условиях обитания на морском побережье достоверно не отличается. У вида амфистоматический лист с изолатеральным типом строения мезофилла, с элементами аэренхимы, склеренхимы и особыми моторными клетками, характерными для видов семейства *Cyperaceae*. В контрастных условиях обитания на приливно-отливной зоне побережья листья у вида отличаются увеличением толщины, переходом к мелкоклеточности мезофилла и увеличением количества его клеток, повышением числа устьиц и хлоропластов. У *B. maritimus* определены ксероморфные и галоморфные признаки анатомической структуры листа, которые позволяют изучаемому виду адаптироваться к водному дефициту, повышенной инсоляции, периодическому затоплению на литорали морского побережья.

Ключевые слова: *Bolboschoenus maritimus*, супралитораль, литораль, Белое море, площадь листа, анатомическая структура листа

**MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL FEATURES OF LEAVES
BOLBOSCHOENUS MARITIMUS (L.) PALLA IN COASTAL
COMMUNITIES OF THE WHITE SEA (REPUBLIC OF KARELIA)**

Morozova K.V., Alekseeva M.S.

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, e-mail: mkv25@bk.ru

The article presents results of morphological and anatomical studies of the leaves of *Bolboschoenus maritimus* growing in different habitat conditions on the coast of the White Sea in Republic of Karelia. Near the village of Kolezhma on the seacoast transect was established from the coastline of the maximum storm emissions (supralittoral) to the lower limit of the maximum low tide (littoral). *B. maritimus* grows on the supralittoral where its above-ground part is not flooded with sea water. Moreover, this plant species occurs in the upper horizon of the littoral where the it is half flooded with sea water at high tide. The leaf area of *B. maritimus* did not differ significantly in various habitat conditions on the sea coast. The species has amphistomatic leaf with an isolateral type of mesophyll structure, with elements of aerenchyma, sclerenchyma and special motor cells which are characteristic of *Cyperaceae* species. In contrasting habitats of the tidal area on the coast the mesophyll has the small cell and the following leaves parameters increase: thickness, the number of mesophyll cells, stomata and chloroplasts. Xeromorphic and halomorphic features of the anatomical structure of the leaf were determined for *B. maritimus*. These features allow to adapt of studied species to water deficiency, high insolation, and periodic flooding on the littoral of the sea coast.

Keywords: *Bolboschoenus maritimus*, supralittoral, littoral, White Sea, leaf area, anatomic structure of leaf

Белое море – это полуизолированный внутриконтинентальный водоем, который соединяется с Баренцевым морем и представляет часть Северного Ледовитого океана [1]. Белое море относится к приливному морям и характеризуется значительными колебаниями уровня воды за счет приливно-отливной динамики. Растения, обитающие на литорали, заливаются водой и освобождаются от нее 2 раза в сутки, т.е. происходит смена водной и воздушной сред. Эта смена сред сопровождается изменением освещенности, температуры, давления, концентрации кислорода и других

климатических параметров [2]. Данные условия привели к формированию галофитного комплекса высших наземных растений, устойчивых к резкой смене экологических условий обитания за счет изменения анатомических структур вегетативных органов, изменения их морфологии и приспособления на уровне физиологических процессов, которые связаны с поддержанием фотосинтеза, водного режима, устойчивостью к недостатку освещенности, кислорода и углекислого газа.

Клубнекамыш морской (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla) произрастает в при-

морских сообществах на побережье Белого моря. Ареал и биологию *B. maritimus* изучали многие исследователи [3, 4], при этом работы по анатомии вегетативных органов носят описательный характер без определения количественных показателей анатомической структуры [5, 6]. По данным литературы [7–9] именно количественные показатели устьичного и ассимиляционного аппаратов листа изменяются в разных условиях обитания видов. Цель исследования – изучить морфолого-анатомические особенности листьев *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, произрастающего в разных условиях обитания в приморских сообществах на побережье Белого моря.

Материалы и методы исследования

B. maritimus – это многолетнее травянистое растение с ползучим узловатым корневищем и с шаровидными клубнелуковицами из семейства Осоковые (*Cyperaceae*). Данный вид предпочитает увлажненные почвы, расселяется по берегам рек, озер, встречается на болотах, затопленных территориях и на морском побережье [1, 3]. Относится к группе факультативных галофитов, которые произрастают на засоленных территориях за счет устойчивости к повышенному содержанию солей, но при этом увеличение солёности не влияет на их рост и развитие.

Исследование проводили в окрестностях пос. Колежма (64°22'81"N 35°93'14"E) на Поморском берегу Белого моря в Карелии. На берегу моря вблизи поселка была заложена трансекта шириной 10 м и длиной от зоны штормовых выбросов (супралитораль) до нижней границы максимального отлива (литораль). Литораль – это приливно-отливная зона (осушка) или экологическая зона морского дна, затопляемая во время прилива и осушаемая при отливе. Супралитораль – это участок суши, примыкающий к литорали, куда морская вода попадает во время ветровых нагонов, штормов в виде брызг или просачивается через грунт [1]. Субстрат в местах проведения исследования представляет собой маршевые примитивные слабо дерновые почвы. В приливно-отливной зоне отмечены монодоминантные сообщества *B. maritimus*. На супралиторали исследуемый вид произрастает вместе с *Triglochin maritima* L., *Plantago maritima* L., *Tripolium rannonicum* (Jacq.) Dobrosz., видами рода *Carex* L., видами семейства *Poaceae*. Листья собраны у растений *B. maritimus*, обитающих на супралиторали, где их надземная часть не заливается морской водой, и в верхнем горизонте литорали, где во время прилива растения наполовину за-

ливаются морской водой (высота водного столба над субстратом достигала 60 см).

Для выполнения исследования в разных условиях обитания отбиралось по 10 хорошо развитых и хорошо освещенных растений. Из средней части стебля каждого растения взято по 5 листьев для фиксации в 70% этаноле. Площадь определяли у 10 листьев разных растений из каждого из двух мест обитания вида по формуле: $S = a \cdot b$, где a – длина листа, b – ширина листа. Анатомическую структуру листовых пластинок изучали на временных препаратах, делая поперечные срезы, при помощи светового микроскопа МИКМЕД-6 (ЛОМО, Россия) с увеличением окуляра 4x, 10x, 40x. Измерения параметров (толщина листьев, размеры устьиц, размеры клеток тканей) проводили окуляр-микрометром.

Определение количественных показателей мезоструктуры листа выполняли по методике А.Т. Мокроносова и Р.А. Борзенковой [10]. На продольных парадермальных срезах листьев подсчитывали число устьиц в 1 мм² поверхности листа, измеряли их размеры и рассчитывали их площадь (мкм²) по формуле: $S_{uc} = \pi \cdot (L/2) \cdot (d/2)$, где L – длина устьица, d – ширина устьица. Толщину листьев, параметры устьиц определяли в 50-кратной повторности для растений из каждого исследованного местообитания.

В суспензии после мацерации клеток подсчитывали число клеток тканей (тыс./см²) с помощью камеры Горяева и число хлоропластов (шт.) [10]. Расчет числа клеток выполняли по формуле: $n = N \cdot V \cdot 250 / x \cdot S$, где n – число клеток в единице площади листа (тыс./см²); N – число клеток в x больших квадратов камеры (шт.); V – объем суспензии (мл) после мацерации; S – площадь листа, которая взята для приготовления суспензии (см²). Объем клетки (тыс. мкм³) палисадного мезофилла, моторной клетки вычисляли по линейным размерам клетки по формуле цилиндра с поправочным коэффициентом k : $k = 0,38 + 0,117 \cdot L/d$, $V = 1/4 \cdot \pi \cdot d^2 \cdot L \cdot k$, где V – объем клетки, L – длина клетки, d – ширина клетки. Объем клетки губчатого мезофилла, аэренхимы определяли по формуле эллипсоида, так как соотношение L/d менее 2.5: $V = 4/3 \pi \cdot L/2 \cdot (d/2)^2$, где L – длина клетки, d – ширина клетки. Объем клетки, соответствующий одному хлоропласту (мкм³) или клеточный объем хлоропласта (КОХ) рассчитывали по формуле: $КОХ = V_{кл} / X_{л}$, где $V_{кл}$ – объем клетки, $X_{л}$ – число хлоропластов в клетке [10]. Подсчет количества пластид, клеток, КОХ проводили в 50 клетках палисадной паренхимы и в 50 клетках

губчатой паренхимы в листьях, собранных у растений на литорали и отдельно на супралиторали. Для статистической обработки данных использовали стандартный пакет программ MS Excel и Statgraphics for Windows. Достоверность различий параметров листьев оценивали по *t*-критерию Стьюдента при $P = 0,95$.

Результаты исследования и их обсуждение

По результатам выполненного исследования лист у *B. maritimus* имеет изолатеральный тип строения мезофилла с расположением палисадной паренхимы под верхней и нижней эпидермой, что согласуется с данными литературы [5, 6]. В центральной части листовой пластинки расположены клетки губчатого мезофилла, между проводящими пучками – аэренхимы. М. Amini Rad и Z. Hroudová [5] определяют листья *B. maritimus* как V-образные или килевидные в поперечном сечении.

Устьица парацитного типа и расположены на обеих сторонах листовой пластинки, т.е. лист амфистоматический. В верхней эпидерме в области центральной жилки формируются особые структурные образования – моторные клетки, характерные для видов семейства *Superaceae*, к которому относится *B. maritimus*. Ряд исследователей [5, 6, 11] считают, что моторные клетки участвуют в сворачивании листовой пластинки у гало-

фитов, периодически переживающих засуху. Механическая ткань склеренхима образуется вокруг проводящих пучков, а также в виде отдельных групп клеток под верхней и нижней эпидермой листа. Аналогичное расположение склеренхимы отмечено и в стебле *B. maritimus* [5, 6]. Формирование механической ткани в надземных вегетативных органах позволяет растениям изучаемого вида противостоять приливно-отливным колебаниям на побережье Белого моря.

Установлено, что площадь листьев у *B. maritimus* в разных условиях обитания достоверно не отличается (табл. 1). Толщина листьев у литоральных растений существенно больше, чем у незаливаемых морской водой растений.

У растений на литорали также наблюдается увеличение числа устьиц на верхней и нижней сторонах листовой пластинки (табл. 2).

В разных условиях обитания на морском побережье у *B. maritimus* количество устьиц в нижней эпидерме в 1,5–2 раза выше, чем в верхней эпидерме, что согласуется с данными М. Amini Rad и Z. Hroudová [5] о многочисленных устьицах на нижней стороне листа. Большое число устьиц в листьях галофитов способствует их значительной транспирации, что важно для растений этой экологической группы, которые в условиях засоления подвержены обезвоживанию тканей органов.

Таблица 1

Морфологические параметры листьев растений *Bolboschoenus maritimus* в различных условиях произрастания

Условия произрастания	Параметры листьев	
	Площадь, см ²	Толщина, мкм
Супралитораль	14,0 ± 0,8	486,0 ± 19,2*
Литораль	13,3 ± 0,9	646,5 ± 15,2*

Примечание. *отличия параметров достоверны.

Таблица 2

Количественные параметры устьиц в эпидерме листьев *Bolboschoenus maritimus* в различных условиях произрастания

Условия произрастания	Эпидерма	Параметры устьиц	
		Число устьиц в 1 мм ² площади листа, шт.	Площадь устьица, мкм ²
Супралитораль	Верхняя	142 ± 3*	497,2 ± 7,2*
	Нижняя	233 ± 4*	310,4 ± 4,7*
Литораль	Верхняя	151 ± 2*	441,0 ± 5,2*
	Нижняя	272 ± 7*	265,9 ± 3,2*

Примечание. *Отличия параметров достоверны.

Таблица 3

Количественные параметры мезоструктуры листьев *Bolboschoenus maritimus* в различных условиях произрастания

Параметры		Условия произрастания	
		Супралитораль	Литораль
Объем клетки, тыс. мкм ³	Моторной клетки	72,4 ± 3,0*	50,1 ± 2,1*
	Палисадного мезофилла	1,4 ± 0,03*	1,1 ± 0,02*
	Губчатого мезофилла	0,2 ± 0,01*	0,1 ± 0,005*
	Аэренхимы	2,6 ± 0,1*	1,4 ± 0,03*
Число клеток, тыс/см ²	Палисадного мезофилла	347,2 ± 20,4*	936,6 ± 60,0*
	Губчатого мезофилла	160,1 ± 11,5*	290,3 ± 20,6*
Число хлоропластов, шт.	Палисадного мезофилла	21 ± 0,4*	29 ± 0,4*
	Губчатого мезофилла	12 ± 0,2*	15 ± 0,2*
Объем клетки, соответствующий одному хлоропласту, мкм ³	Палисадного мезофилла	71,5 ± 2,4*	40,0 ± 1,1*
	Губчатого мезофилла	17,2 ± 0,6*	11,1 ± 0,4*

Примечание. *Отличия параметров достоверны.

По данным анализа количественных показателей мезоструктуры ассимиляционного аппарата *B. maritimus* определено, что объем моторной клетки, клеток палисадного и губчатого мезофилла, аэренхимы существенно выше в листьях у растений на супралитерали. Наименьший объем определен у клетки губчатой паренхимы, наибольший объем – у моторной клетки в листьях у вида в разных условиях обитания (табл. 3).

Число клеток палисадного и губчатого мезофилла значительно выше в листьях *B. maritimus*, обитающего в приливно-отливной зоне (табл. 3). Клеток губчатой паренхимы в 2 (на супралитерали), 3 (на литорали) раза меньше, чем клеток палисадной паренхимы. Повышение числа клеток мезофилла у *B. maritimus* на литорали способствует увеличению толщины листовой пластинки, что особенно важно для растений в условиях сильного воздействия приливно-отливного цикла.

Количество хлоропластов, как и число клеток палисадного и губчатого мезофилла, выше у *B. maritimus* на литорали. Число пластид в клетках губчатой паренхимы почти в 2 раза меньше, чем в клетках палисадной паренхимы, у вида в разных условиях произрастания. С числом пластид связаны различия в значениях объема клетки, соответствующего одному хлоропласту (табл. 3). Так, у *B. maritimus* установлена обратная зависимость между этими двумя показателями – чем больше количество хлоропластов, тем меньше объем клетки, соответствующий одному хлоропласту. Наибольший объем хлоропласта в клетках ассимиляционного аппарата отмечен у вида на супралитерали. У растений в разных

местообитаниях значение этого показателя анатомической структуры листовой пластинки в 3–4 раза выше в клетках палисадного мезофилла.

Виды-галофиты разных групп сосудистых растений отличаются по своему анатомическому строению, сочетая своеобразные признаки ксероморфной и галоморфной организации. Ряд исследователей [7, 12, 13] отмечают такие черты ксероморфной структуры, как увеличение толщины листовых пластинок, преобладание видов с изолатеральным типом мезофилла, четко выраженный палисадный мезофилл, увеличение развития воздухоносных полостей, уменьшение размеров клеток тканей и увеличение их числа, снижение величины объема клетки, соответствующего одному хлоропласту. К признакам галоморфной структуры листьев относятся слабое развитие механических тканей, крупные по размерам клетки губчатой паренхимы, большое число устьиц в эпидерме и хлоропластов в клетках мезофилла [2, 7, 14]. Анализ полученных нами результатов показал, что для листьев *B. maritimus* также характерны указанные ксероморфные и галоморфные черты анатомической структуры. При этом по данным количественных параметров мезоструктуры листьев ксероморфные, как и частично галоморфные (большое количество устьиц и пластид) признаки особенно выражены у листьев *B. maritimus*, который произрастает в приливно-отливной зоне. При этом толщина листьев у изучаемого вида больше – 486,0 ± 19,2 мкм (на супралитерали) и 646,5 ± 15,2 мкм (на литорали), чем значение данного показателя у растений пустынной зоны Средней Азии – 339,0 ± 12,0 мкм [12]. Возможно,

увеличение толщины листьев у галофитов обусловлено лучшими условиями водного режима растений на морских побережьях.

Воды Поморского мелководного прибрежья вблизи устья р. Колежма в окрестностях пос. Колежма, где произрастает *B. Maritimus*, характеризуются низкой соленостью (до 7‰), в результате поступления большого объема пресных речных вод [1], поэтому данный вид возможно в большей степени испытывает водный, а не солевой стресс. *B. maritimus* является факультативным галофитом, который предпочитает расти в увлажненных местах обитания, но часто встречается и на морских побережьях. Как отмечает Е.Ф. Марковская с соавт. [9], водный стресс у растений в приливно-отливной зоне побережья Белого моря обусловлен тем, что в период отлива они достаточно длительное время (от 3 до 12 ч в сутки) могли находиться на воздухе, где отмечалась не только высокая температура (до 25 °С), но и высокая освещенность (до 1200–1400 мкмоль фотонов/(м²с)) в сочетании с длинным полярным днем в этих широтах. В связи с этим у *B. maritimus* более выражены черты ксероморфной структуры листьев, которые позволяют виду адаптироваться к водному дефициту и повышенной инсоляции.

Заключение

На морских побережьях постоянно складываются стрессовые экологические ситуации, поэтому их флора находится в экологически напряженных условиях, обусловленных естественной нестабильностью – засоленность, мозаичность и подвижность субстрата, влияние ветра определенной направленности, специфический температурный режим, недостаточная или избыточная аэрация, штормовые волны и другие факторы [1, 7]. В таких условиях прибрежного обитания у растений сформировались различные адаптивные механизмы, которые обеспечивают протекание жизненных процессов и приспособленность к стрессам [7]. По данным проведенного исследования у *B. maritimus* в контрастных условиях обитания на побережье Белого моря сформировались следующие приспособления анатомической структуры листьев – образование изолатерального мезофилла, аэренхимы, увеличение толщины листа, переход к мелкоклеточности мезофилла и повышение числа его клеток, увеличение числа хлоропластов и устьиц, расположенных на верхней и нижней сторонах

листовой пластинки. Формирование механической ткани склеренхимы у *B. maritimus* в надземных вегетативных органах позволяет растениям произрастать в нестабильных условиях обитания, особенно в приливно-отливной зоне морского побережья.

Авторы выражают большую благодарность Гуляевой Е.Н. за помощь в сборе полевого материала для проведения исследования.

Список литературы

1. Марковская Е.Ф., Сергиенко Л.А., Шкляревич Г.А., Сони́на А.В., Стародубцева А.А., Смолькова О.В. Природный комплекс побережья Белого моря. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 83 с.
2. 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. DOI: 10.31857/S0015330319060083.
3. Татанов И.В. Таксономический обзор рода *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla (*Cyperaceae*) // Новости систематики высших растений. 2007. Т. 39. С. 46–148.
4. Simons E.L.A.N., Haveman R., Kleyheeg E. Revision of *Bolboschoenus* (Asch.) Palla (*Cyperaceae*) in the Netherlands. *Gorteria-DBA*. 2016. Vol. 38. No. 6. P. 189–223.
5. Amini Rad M., Hroudová Z. Leaf and stem anatomy in Iranian *Bolboschoenus* species (*Cyperaceae*) as related to their taxonomy and ecology. *Iran. J. Bot.* 2013. Vol. 19. No. 1. P. 221–234.
6. Grigore V.-N., Ivanescu L., Toma C. Halophytes: An Integrative Anatomical Study. Switzerland: Springer International Publishing, 2014. 548 p.
7. Воронкова Н.М., Бурковская Е.В., Безделева Т.А., Бурдундукова О.Л. Морфологические и биологические особенности растений в связи с их адаптацией к условиям морских побережий // Экология. 2008. Т. 39. № 1. С. 3–9.
8. Бурковская Е.В. Мезоструктура фотосинтетического аппарата *Senecio pseudoarctica* Less. на разных широтах Дальнего Востока России // Вестник КрасГАУ. 2011. № 1. С. 104–108.
9. Марковская Е.Ф., Кособрухов А.А., Морозова К.В., Гуляева Е.Н. Фотосинтез и анатомо-морфологическая характеристика листьев астры солончаковой на побережье Белого моря // Физиология растений. 2015. № 6. Т. 62. С. 847–853. DOI: 10.7868/S0015330315060123.
10. Борзенкова Р.А., Храмцова Е.В. Определение мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2006. 27 с.
11. Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 4. С. 251–265.
12. Пьянков В.И. Роль фотосинтетической функции в адаптации растений к условиям среды: дис. ... докт. биол. наук в форме устного доклада. Москва, 1993. 84 с.
13. Иванова Л.А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. № 2. С. 109–118. DOI: 10.7868/S0367059714020024.
14. Ахмадулина Э.Б. Влияние засоления почвы на мезоструктуру фотосинтетического аппарата галофитов, различающихся по жизненной форме // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2017. Т. 26. № 2. С. 135–144.