

НАДЕЖДА АЛЕКСАНДРОВНА ЕЛЬКИНА
 кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники
 и физиологии растений эколого-биологического факультета,
 Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
z_nat2003@mail.ru

ЕКАТЕРИНА ЕВГЕНЬЕВНА КАРПОВА
 студент V курса эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
carpowa.katerina@yandex.ru

ПРИМЕНЕНИЕ ПАЛИНОИНДИКАЦИОННОГО МЕТОДА ДЛЯ ОЦЕНКИ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПРИМОРСКИХ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ*

Проведены исследования по изучению состояния пыльцевых зерен у трех видов растений, произрастающих на приливно-отливной зоне западного побережья Белого моря (пос. Кереть, Лоухский район, Республика Карелия) – *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. subsp. *tripolium* (L.) Greuter., *Plantago maritima* L. s. str. и *Alopecurus arundinaceus* Poir. Состояние пыльцевых зерен учитывалось на стадии максимального цветения растений. Количество выявленных нарушений в строении пыльцы составляет для *Tripolium pannonicum* subsp. *tripolium* от 9 до 25 %, для *Plantago maritima* от 41 до 59 % и для *Alopecurus arundinaceus* от 34 до 37 %. Оценка варьирования уровня нормально сформированных пыльцевых зерен показала разную степень приспособленности изученных растений к условиям приливно-отливной динамики. По степени адаптированности к условиям произрастания данные виды можно расположить в следующий ряд *Tripolium pannonicum* subsp. *tripolium* – *Plantago maritima* – *Alopecurus arundinaceus*. Астра солончаковая (*Tripolium pannonicum* subsp. *tripolium*) имеет признаки, характерные для вида-индикатора, и рекомендована для проведения палиноиндикационного анализа.

Ключевые слова: пыльцевые зерна, тератоморфная пыльца, биоиндикатор, адаптивный потенциал, приливно-отливная зона, Белое море

ВВЕДЕНИЕ

Показатели морфологических характеристик пыльцевых зерен используются для изучения возможностей растений адаптироваться к динамическим и стрессовым условиям обитания, а также для оценки экологической пластичности и толерантности репродуктивных механизмов растений [1], [5], [8].

Одни и те же воздействия внешней среды у разных видов приводят к различным результатам. Таким образом, в реакциях пыльцевых зерен на воздействия внешней среды проявляются биологические свойства вида, в том числе особенности его репродуктивной системы [3]. Нарушения в развитии пыльцевых зерен под влиянием неблагоприятных и постоянно изменяющихся условий обитания, воздействия различных реагентов антропогенного происхождения приводят к образованию тератоморфной (аномальной, уродливой) пыльцы [5], [8].

Необходимость ранней диагностики состояния растений особенно остро возникает в тех районах, где складываются экстремальные для

видов условия произрастания. Большой интерес представляет поиск простых и информативных признаков, маркирующих устойчивость и состояние растительных организмов. Как показали исследования, именно морфометрические признаки пыльцы – одни из самых стабильных [8].

К местообитаниям с постоянно динамичными условиями можно отнести приливно-отливную зону морских побережий. Высшие растения, обитающие в условиях приливно-отливной динамики, произрастают в нестабильных условиях. Популяционная биология видов растений, обитающих в приливно-отливной зоне голарктических морей, до настоящего времени практически не изучалась.

Исследования по оценке состояния полового поколения у растений разных экотопов приливно-отливной зоны побережья Белого моря начаты сотрудниками кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета в 2012 году. Установлено, что состояние пыльцевых зерен у доминантных видов растений приливно-отливной зоны Белого моря в районе пос. Растьяноволок – астры солончако-

вой (*Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. subsp. *tripolium* (L.) Greuter, сем. Asteraceae), триостренника морского (*Triglochin maritimum* L., сем. Juncaginaceae) и гляукса морского (*Glaux maritima* L. сем. Primulaceae) – отличается в разных условиях произрастания. По степени адаптированности на уровне репродуктивной сферы их можно расположить в следующий ряд: астра солончаковая, млечник морской и триостренник морской. Доминирование этих видов на побережье Белого моря в условиях приливно-отливной динамики обеспечено высоким уровнем пластичности, вклад в которую вносит и состояние репродуктивной сферы [4].

Цель нашего исследования – изучить состояние пыльцевых зерен некоторых видов растений приливно-отливной зоны западного побережья Белого моря и возможность использования морфометрических характеристик пыльцы для оценки качества среды обитания. Учитывая то, что Арктический регион начинает стремительно развиваться и, следовательно, негативное антропогенное влияние на состояние природной среды будет расти, поиск вида-индикатора очень актуален.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование репродуктивной сферы растений было продолжено нами в июле 2014 года на берегу Кандалакшского залива Белого моря – бухта Лебяжья – в устье реки Кереть. Объектами исследований стали виды высших растений, произрастающие на приливно-отливной зоне: астра солончаковая (*Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. subsp. *tripolium* (L.) Greuter, сем. Asteraceae), подорожник морской (*Plantago maritima* L. s. str., сем. Plantaginaceae Juss.), лисохвост тростниковидный (*Alopecurus arundinaceus* Poir., сем. Poaceae Barnhart). Для сбора пыльцевого материала была заложена трансекта длиной 48 м от линии уреза воды в направлении с севера на юг. Пробные площади, заложенные на разной удаленности от уреза воды, характеризуются разным временем залиивания и типом субстрата. Литоральная зона подвергается заливанию на 6–8 ч. с четкой периодичностью, а зона супралиторали (зона заплеска) чаще всего только орошается брызгами морской воды. Пробные площади (ПП) 1–6 расположены на удалении от уреза воды от 16 до 30 м в литоральной зоне с илистым или каменисто-илистым субстратом. По мере удаления от границы воды время и степень залиивания растений уменьшаются. Так, растения на ПП 1 (у линии уреза воды в отлив) подвергаются самому быстрому и полному заливанию, а уже начиная с ПП 4 (20 м от линии уреза воды) отмечается час-

тичное и меньшее по продолжительности заливание растений. Пробные площади 7–9 находятся в 40–50 м от уреза воды на глинисто-песчаном субстрате в зоне супралиторали.

Собранны соцветия трех исследуемых видов растений на всех пробных площадях трансекты и зафиксированы в 70 % спирте. Соцветия отбирали с 3–4 растущих рядом растений одного вида для формирования образца данной пробной площади. Для выявления неполноценной пыльцы применялся стандартный ацетокарминовый метод [6]. Тератоморфная, стерильная пыльца не окрашивается или слабо окрашивается кармином. У нормально сформированной, fertильной пыльцы цитоплазма зернистая и окрашена в густо-карминовый цвет. Всего было исследовано по 500 пыльцевых зерен у каждого вида растения на каждой пробной площади. Определено количество нормально сформированной и тератоморфной пыльцы. Проведена статистическая обработка материала [2]. Для оценки пластичности был использован коэффициент вариации морфологических показателей пыльцы [10]. В качестве эталона использованы описания пыльцевых зерен, приведенные в литературе [7], [9], [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Астра солончаковая произрастает на семи из девяти пробных площадей (ПП 1–7). Пыльцевые зерна *Tripolium pannonicum*, описанные в литературе, имеют сфероидальную форму, трехбороздноапертурные. В очертании с полюса трехлопастные. Средний диаметр пыльцевого зерна до 30 мкм. Борозды глубокопогруженные. Поры округлые. Экзина толстая, с крупношиповатой скульптурой. Шипы в основании конические, к верхушке заостренные [11]. Анализ качества пыльцы астры солончаковой показал, что от 74,5 до 90,9 % пыльцевых зерен соответствуют норме (таблица). Нарушения в развитии пыльцы астры чаще всего представлены пыльцевыми зернами без содержимого (5,9–23,6 %). Такие пыльцевые зерна не покрашены ацетокармином, но форма пыльцы и скульптура экзины сохраняются. Гораздо реже встречаются нарушения, связанные с состоянием цитоплазмы (1,0–3,9 %). Цитоплазма выглядит комковатой, отошедшей от оболочки, неравномерно покрашена кармином. Наиболее редки нарушения развития экзины пыльцевого зерна (0,7–3,0 %) – шипы неравномерно сглажены, иногда практически отсутствуют, поверхность пыльцы гладкая.

Наименьшее количество тератоморфной пыльцы наблюдается у растений астры солончаковой, произрастающей на ПП 4 и 5. Значения коэффициента вариации (CV) нормально развитой

Показатели качества пыльцы растений приливно-отливной зоны побережья Белого моря													
Пробная площадь	Вид растения	Норма		Пустые		Скомканная ЦП		Без шипов на экзине		Пустые, крупные		Патологическая вакуолиз. ЦП**	
		M ± S (%)	CV*	M ± S (%)	CV	M ± S (%)	CV	M ± S (%)	CV	M ± S (%)	CV	M ± S (%)	CV
1 ПП	<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz.	75,8 ± 15,7	20,7	24,0 ± 2,9	12,1	1,2 ± 0,8	66,7	0,8 ± 0,8	100,0	—	—	—	—
2 ПП	<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz.	82,8 ± 5,6	6,8	14,8 ± 2,4	16,2	3,8 ± 1,5	39,5	1,8 ± 1,3	72,2	—	—	—	—
3 ПП	<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz.	88,0 ± 10,5	11,9	11,6 ± 2,3	19,8	2,0 ± 1,6	80,0	1,2 ± 0,6	50,0	—	—	—	—
4 ПП	<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz.	95,0 ± 11,1	11,7	5,0 ± 1,2	24,0	2,0 ± 1,4	70,0	2,2 ± 1,3	59,1	—	—	—	—
	<i>Plantago maritima</i> L.	58,4 ± 4,0	6,8	11,2 ± 1,9	16,9	31,0 ± 4,9	15,8	—	—	—	—	—	—
5 ПП	<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz.	90,6 ± 3,3	3,6	6,0 ± 1,6	26,7	2,0 ± 1,2	60,0	2,8 ± 0,8	28,6	—	—	—	—
6 ПП	<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir.	65,0 ± 6,9	10,6	16,2 ± 1,6	9,9	13,0 ± 1,6	12,3	—	—	—	—	8,6 ± 2,1	24,4
	<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz.	83,6 ± 7,2	8,6	16,2 ± 2,6	16,0	3,8 ± 1,5	39,5	1,6 ± 0,9	56,3	—	—	—	—
	<i>Plantago maritima</i> L.	40,4 ± 3,8	9,4	24,0 ± 3,4	14,2	—	—	—	—	2,8 ± 1,8	64,3	32,8 ± 4,7	14,3
7 ПП	<i>Plantago maritima</i> L.	Цветение окончено											
8 ПП	<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir.	67,4 ± 6,6	9,8	18,4 ± 3,8	20,7	9,8 ± 2,4	24,9	—	—	—	—	5,8 ± 1,5	25,9
9 ПП	<i>Plantago maritima</i> L.	52,6 ± 3,2	6,1	11,8 ± 1,6	13,6	—	—	—	—	6,4 ± 1,1	17,2	35,2 ± 3,8	10,8

Примечание. * CV – коэффициент вариации; ** ЦП – цитоплазма.

пыльцы между двумя пробами отличаются в три раза, но варьируют в пределах до 15 %. Можно предположить, что самые благоприятные условия для произрастания растений данного вида – в условиях частичного залиивания и каменисто-илистого субстрата на данных пробных площадях. Полученные результаты показали, что по мере удаления от наиболее благоприятных зон для произрастания растений астры доля нормально сформированных пыльцевых зерен уменьшается, а количество тератоморфной пыльцы увеличивается. Так, для ПП 1 (условия наибольшего по продолжительности времени заливания) зафиксировано наименьшее количество пыльцы без дефектов (74,5 %), а значение CV превысило 20 %. В пробах пыльцы с ПП 1 обнаружено 23 % пустых пыльцевых зерен, на ПП 2 и 6 – около 14 %.

Подорожник морской произрастает на четырех пробных площадях трансекты (ПП 4, 6,

7 и 9). К моменту сбора цветение подорожника морского на ПП 7 закончилось. Нормально сформированные пыльцевые зерна *Plantago maritima* 6–8-поровые, сфероидальные, в очертании округлые, 20–30 мкм диаметром, скульптура поверхности мелкобугорчатая [9]. Количество нормально развитых пыльцевых зерен подорожника морского в пробах от 41 до 58,9 %. Диапазон варьирования признака не превышает 9,4 %. Наиболее часто встречающаяся аномалия развития пыльцы подорожника морского – патологическая вакуолизация цитоплазмы (30–33 %). Пыльца при исследовании с помощью светового микроскопа выглядит наполненной мелкими светящимися пузырьками, цитоплазма пенистая, неравномерно прокрашенная. Ядро вегетативной клетки и спермии не просматриваются. От 11 до 23 % приходится на пыльцевые зерна без содержимого, изредка встречается пыльца гораздо бо-

лее крупного размера, без содержимого (3–6 %). У подорожника морского вдоль трансекты от уреза воды к зоне супралиторали, по мере сокращения степени и времени залиивания, в пробах пыльцы наблюдается увеличение количества тератоморфных пыльцевых зерен без содержимого и пыльцы с нарушением структуры цитоплазмы (патологическая вакуолизация). Меньше всего нарушений развития пыльцы зафиксировано в пробе с ПП 4.

Растения лисохвоста тростниковых встречаются только в условиях супралиторали (ПП 6 и 8). Нормально сформированные пыльцевые зерна лисохвоста – однопоровые, эллиптические, с экватором шаровидные, с полюса овальные, размеры варьируют около 50 мкм, пора округлая. Поверхность зерна выглядит гладкой [7]. Количество нормально развитой пыльцы в пробах и значения коэффициента вариации различаются незначительно. По результатам анализа, для лисохвоста тростниковых наиболее часто встречается аномалия развития, связанная с деградацией содержимого пыльцы (15–18 %), пыльца с комковатой цитоплазмой составляет 9–12 %, реже всего представлена патологическая вакуолизация цитоплазмы (5–8 %). На пробной площади 8, более удаленной от уреза воды, зафиксировано большее содержание пыльцы лисохвоста тростникового без содержимого, в то время как количество пыльцевых зерен с патологической вакуолизацией цитоплазмы и с комковатой цитоплазмой ниже практически на треть.

На исследуемой территории приливно-отливной зоны побережья, рядом с которой не обнаружено очевидных загрязнителей, для рассматриваемых видов растений получены разные данные: у астры нарушения в развитии пыльцы составляют от 9 до 25 %, у подорожника – от 41

до 59 %, у лисохвоста – от 34 до 37 %. Диапазон варьирования данного признака также различен: для астры солончаковой значение CV составляет от 4 до 20 %, для подорожника морского – от 7 до 9,5 %, для лисохвоста тростникового – от 9,8 до 10,6 %. Аномалии развития, наиболее часто встречающиеся и характерные для всех изучаемых растений, – пыльцевые зерна без содержимого и комковатая цитоплазма.

Сравнительный анализ качества пыльцы растений разных пробных площадей трансекты показал, что наиболее благоприятными для роста и развития *Tripolium pannonicum* и *Plantago maritima* являются условия среднего по времени залиивания (средняя часть литорали), а для *Alopecurus arundinaceus* – орошения брызгами морской воды (нижняя часть супралиторали).

В результате анализа полученных данных установлено, что репродуктивное развитие изучаемых видов различается в реакции на условия произрастания. По степени адаптации к приливно-отливной динамике на уровне репродуктивной сферы их можно расположить в следующий ряд: астра солончаковая, подорожник морской, лисохвост тростниковый.

Из трех изучаемых видов только астра солончаковая соответствует критериям вида-индикатора (имеет четко выраженную количественную и качественную реакцию на факторы среды, характерна для данной природной зоны и распространена повсеместно, с хорошо изученной биологией) и может быть рекомендована для проведения палиноиндикационного анализа не только для оценки состояния растений данного вида на приливно-отливной зоне, но и для отслеживания степени влияния антропогенного фактора в прибрежной зоне побережья Белого моря.

* Работа выполнена в рамках Государственного задания Минобрнауки России (проект № 6.724.2014/к).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарь Л. М., Частоколенко Л. В. Микроспорогенез как один из возможных биоиндикаторов загрязняющего воздействия автотрассы // Биологические науки. 2002. № 5. С. 79–84.
- Дзюба О. Ф. Палиноиндикация качества окружающей среды. СПб.: Недра, 2006. 198 с.
- Круглова А. Е. Оценка качества пыльцевых зерен в зрелых пыльниках остролодочника сходного в условиях интродукции // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2011. Вып. 1. С. 67–75.
- Марковская Е. Ф., Елькина Н. А., Сонина А. В. Оценка состояния пыльцевых зерен у растений приливно-отливной зоны побережья Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2013. № 8 (137). С. 7–10.
- Носкова Н. Е., Третьякова И. Н. Влияние стресса на репродуктивные способности сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. 2006. № 3. С. 54–63.
- Пашева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1980. 304 с.
- Пунсалмапуу Г., Гэээнсувдц Ц., Менхзул Т., Золбаяр Д., Сайндовдон Д., Сандидорж Б. Морфологические особенности пыльцевых зерен некоторых родов злаковых (Poaceae Barnhart) // Вестник Бурятского государственного университета. 2012. С. 255–258.
- Тихонова И. В. Морфологические признаки пыльцы в связи с состоянием деревьев сосны в сухой степи // Лесоведение. 2005. № 1. С. 63–68.

9. Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений (Введение в палинологию). I. Покрытосеменные. М.: Изд-во иностранной литературы, 1956. 486 с.
10. Cornelissen J. Y. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journ. of Botany. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
11. Punt W., Hoen P. P. Asteraceae – Asteroideae. The Northwest European Pollen Flora // Review of Palaeobotany and Palynology. 2009. Vol. 10. P. 22–183.

El'kina N. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Karpova E. E., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

PALINO-INDICATION METHOD IN THE ESTIMATION OF THE WHITE SEA MARINE PLANTS' ADAPTIVE ABILITY

A study (2014 year) of the adaptive ability of the salt marsh species *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. subsp. *tripolium* (L.) Greuter, *Plantago maritima* L. s. str., *Alopecurus arundinaceus* Poir., growing in the tidal zone of the western coast of the White Sea near the mouth of Keret' river (Louchi region, Karelia) was conducted. The state of the pollen grain in the inflorescences of these species during the period of maximum blossoming was studied. The applicable abnormality in the pollen grains' structure for all three species on all plots were observed correspondently: for *Tripolium pannonicum* subsp. *tripolium* – from 9 up to 25 %, for *Plantago maritima* – from 41 up to 59 %, and for *Alopecurus arundinaceus* – from 34 up to 37 %. The estimation of variations in the amount of normally formed pollen grains revealed different adaptation levels of the investigated plants to the tidal conditions. Thus, the above investigated plants can be arranged in the follow order according to their resilience to the dynamic habitat conditions: *Tripolium pannonicum* subsp. *tripolium* – *Plantago maritima* – *Alopecurus arundinaceus*. *Tripolium pannonicum* subsp. *Tripolium* has features of indicator species and can be recommended for palinoindication analysis.

Key words: pollen-grains, imperfect pollen grains, bioindicator, adaptive ability, tidal zone, White Sea

REFERENCES

1. Bondar' L. M., Chastokolenko L. V. Microsporogenesis as one of the possible effects of pollutant bioindicators highway [Mikrosporogenetika kak odin iz vozmozhnykh bioindikatorov zagryaznyayushchego vozdeystviya avtotrassy]. *Biologicheskie nauki*. 2002. № 5. P. 79–84.
2. Dzyuba O. F. *Palinoindikatsiya kachestva okruzhayushchey sredy* [Indication of the quality of the environment]. St. Petersburg, Nedra Publ., 2006. 198 p.
3. Kruglova A. E. Assessment of the quality of pollen grains in mature anthers of *Oxytropis ambigua* in conditions of introduction [Otsenka kachestva pyl'tsevykh zeren v zrelykh pyl'nikakh ostrolodochnika skhodnogo v usloviyakh introduktsii]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o Zemle*. 2011. Issue 1. P. 67–75.
4. Markovskaya E. F., El'kina N. A., Sonina A. V. Assessment of pollen grains state in tidal zone plants the White sea coast [Otsenka sostoyaniya pyl'tsevykh zeren rasteniy prilivno-otlivnoy zony poberezh'ya Belogo morya]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2013. № 8 (137). P. 7–10.
5. Noskova N. E., Tret'yakova I. N. The effects of stress on the reproductive capacity *Pinus sylvestris* [Vliyanie stressa na reproduktivnye sposobnosti sosny obyknovennoy]. *Khvoynye boreal'noy zony*. 2006. № 3. P. 54–63.
6. Pausheva Z. P. *Praktikum po tsitologii rasteniy* [Handbook on Plant Cytology]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1980. 304 p.
7. Punsalmapuu G., Gegeensuvd Ts., Menkhzul T., Zolbayar D., Sayndovdon D., Sangidorzh B. The morphological features of pollen grains of some genera of Poaceae Barnhart [Morfologicheskie osobennosti pyl'tsevykh zeren nekotorykh rodov zlakovykh (Poaceae Barnhart)]. *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2012. P. 255–258.
8. Tikhonova I. V. The morphological features of pollen in relation to the state of pine trees in the desert [Morfologicheskie priznaki pyl'tsy v svyazi s sostoyaniem derev'ev sosny v sukhoy stepi]. *Lesovedenie*. 2005. № 1. P. 63–68.
9. Erdman G. *Morfologiya pyl'tsy i sistematika rasteniy (Vvedenie v palinologiyu)*. I. Pokrytosemennye [Pollen morphology and systematics of plants (Introduction to Palynology). I. angiosperms]. Moscow, Izd-vo inostrannoy literatury, 1956. 486 p.
10. Cornelissen J. Y. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journ. of Botany. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
11. Punt W., Hoen P. P. Asteraceae – Asteroideae. The Northwest European Pollen Flora // Review of Palaeobotany and Palynology. 2009. Vol. 10. P. 22–183.

Поступила в редакцию 16.11.2015