

ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА ГУЛЯЕВА

аспирант кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

gln7408@gmail.com

КИРА ВЛАДИМИРОВНА МОРОЗОВА

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

mkv25@bk.ru

ЕВГЕНИЯ ФЕДОРОВНА МАРКОВСКАЯ

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

volev10@mail.ru

НАДЕЖДА НИКОЛАЕВНА НИКОЛАЕВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

nnnikol@krc.karelia.ru

ДИАНА СЕРГЕЕВНА ЗАПЕВАЛОВА

старший биолог лаборатории физиологии и цитологии древесных растений, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

dszapevalova@mail.ru

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТЬЕВ ДОМИНАНТНЫХ ВИДОВ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ*

Приводится анатомо-морфологическая характеристика листьев некоторых видов галофитов (*Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L. и *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC). Эти виды широко представлены в растительных сообществах прибрежных территорий арктических морей. Исследование проводилось в течение двух полевых сезонов (2013–2014 годы) в Мурманской области, в окрестностях поселка Дальние Зеленцы, на приливно-отливной зоне побережья Баренцева моря. Представлены данные по площади листьев, анатомические характеристики тканей листовых пластинок и их количественные показатели. Для оценки пластичности видов использован коэффициент вариации (CV). В ходе проведенных исследований было показано, что изученные виды, произрастая в условиях приморских экотопов, имеют не только признаки, связанные с засолением, но и разнообразные анатомические приспособления, обеспечивающие их устойчивость к периодическому заливанию, смене температуры, светового режима, газовой среды, механическому воздействию на побережье Баренцева моря.

Ключевые слова: *Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L., *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC, анатомическая структура листа, пластичность, прибрежная зона, Баренцево море

Приливная зона голарктических морей характеризуется гетерогенностью и формированием большого разнообразия локальных условий для биоты [6], а обитающие на ней растения входят в азональный флористический комплекс [11] и имеют ряд приспособлений к нестабильным условиям среды в суточной сезонной динамике (периодичность заливания, смена освещенности, температуры, засоления и других факторов). Известно, что в этих условиях может обитать ограниченное число видов. Парциальная приморская флора побережий Баренцева моря включает 49

таксонов в ранге видов и подвидов, относящихся к 23 семействам и 35 родам, что составляет 10 % от общей флоры всего баренцевоморского побережья Кольского полуострова [6]. Флора побережий всей Российской Арктики включает 113 видов сосудистых растений (12 % от всей флоры Арктики), относящихся к 62 родам и 31 семейству [11].

Изучение анатомической структуры является признанным методом выявления адаптационных возможностей растений к различным экологическим условиям [7]. Особую роль играет анатоми-

ческая структура листьев, в которых осуществляются жизненно важные функции. Адаптация растений к экологическим условиям проявляется в образовании разных типов строения мезофилла листа [4]. Кроме того, факторы среды влияют на количественные показатели ассимиляционной ткани. Изменения количества, размеров и формы клеток этой ткани представляют собой конкретные пути создания оптимальной структуры мезофилла листа в зависимости от экологических условий [7].

Основные работы в этом направлении проводятся на прибрежных территориях более южных морей [2], [4], [10], [17], которые отличаются видовым составом. В настоящее время работы, посвященные структурно-функциональным особенностям растений голарктических морей, единичны. Известны работы по изучению анатомии листьев приморских галофитов Европы [14] и Дальнего Востока [1], [3], в которых нет данных по приморским галофитам северных морей. В Карелии исследованы анатомо-морфологические особенности листьев галофитов *Tripolium vulgare* Ness [8], *Triglochin maritima* L. [9]. Однако в целом проблема структурных адаптаций видов приморской флоры голарктических морей, особенно на территории России, остается слабо изученной. Особое внимание заслуживают доминантные виды приливно-отливной зоны, которые занимают широкий спектр экотопов на этой территории, в том числе *Triglochin maritima* L. и *Plantago maritima* L., а также виды, которые занимают ограниченный спектр локальных условий, – *Cochlearia arctica* Schlecht et DC.

Цель исследования – выявить анатомо-морфологические особенности листьев доминантных видов галофитов: подорожника морского (*Plantago maritima* L.), триостренника приморского (*Triglochin maritima* L.) и ложечницы арктической (*Cochlearia arctica* Schlecht. et DC), которые являются приспособлениями к условиям приливно-отливной зоны побережья Баренцева моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования были выбраны виды, широко распространенные на побережье Баренцева моря, – *Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L. и *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC.

Исследование проводилось в течение двух полевых сезонов в 2013–2014 годах в Мурманской области, в окрестностях поселка Дальние Зеленцы на побережье Баренцева моря (69°05'N, 36°02'E) (губа Ярнышная). Для этого района исследования характерен субарктический климат с прохладным коротким летом и мягкими зимами. Средняя месячная температура января

–10 °C, июля 9–10 °C, безморозный период длится 100–120 дней, годовое количество осадков 500–700 мм. Интенсивность фотосинтетически активной радиации варьирует от 280–370 Вт/м² в солнечные дни до 80–140 Вт/м² в пасмурные дни в летний период [5]. На исследуемой территории в кутовой части губы Ярнышная была заложена модельная трансекта длиной 100 м и шириной 10 м от коренного берега, сложенного каменными валунами до линии уреза малой воды в отлив.

На трансекте были заложены две пробные площади (ПП1 и ПП2) размером 5 × 5 м, отличающиеся продолжительностью времени заливания в полный прилив.

ПП1 заложена в зоне супралиторали в 5 м от обрывистого абразионного берега. Почва – песчаный грунт с примесью галечно-гравийного и крупнообломочного материала, имеются скальные выходы и ручей, впадающий в море. ПП1 обычно не заливается, изредка покрывается водой при нагонных ветрах, сильных штормовых ветрах, во время самых высоких сизигийных приливов. На ПП1 общее покрытие видов около 80 %, доминируют *Plantago maritima* (20 %), *P. subpolaris* (40 %), *Carex salina* (70 %), *Puccinellia maritima* (30 %), содоминируют *Potentilla egedei* (5 %), *Arctanthemum arcticum* subsp. *polare* (3 %), в верхней части трансекты встречаются *Festuca rubra* (20 %), *Cochlearia arctica* (5 %). Листья *C. arctica* на этой ПП были взяты для анализа.

ПП2 расположена на литорали, общее процентное покрытие видов 40 %, доминантными видами являются виды родов *Plantago* L. и *Triglochin maritima*. Почва песчано-галечно-илистая. Высота водного столба над субстратом до 90 см. Время нахождения видов под водой в полный прилив 2–3 часа. На этой ПП для анализа были взяты листья видов *Plantago maritima* и *Triglochin maritima*.

Для анализа использовались растения в фазе цветения, для каждого вида было отобрано 10 здоровых, хорошо развитых и хорошо освещенных растений и с каждого взято по 3 листа со средней части стебля для фиксации в 70 % этаноле. Площадь листьев подорожника и ложечницы измеряли в 30-кратной повторности по формуле:

$$S = a * b,$$

где *a* – ширина листа, *b* – длина листа.

Площадь листьев триостренника определяли по площади конуса в 30-кратной повторности:

$$S = \pi * r * l,$$

где *r* – 1/2 толщины на поперечном срезе в средней части листа, *l* – длина листа.

Анатомическую структуру листьев изучали на поперечных срезах при помощи светового микроскопа МИКМЕД-6 (ЛОМО, Россия) с увеличением 40х и 100х. Постоянные препараты готовили по стандартной методике [13], окрашивание препарата проводили сафранином. Для измерений использовали окуляр-микрометр WF10X/22 мм. Повторность измерений 100-кратная. Фотографирование препаратов выполнено с помощью документ-камеры AVerVision F30 (AVer, Тайвань). Фотографии сделаны Е. Н. Гуляевой.

Изучение морфометрических параметров мезоструктуры листа проводилось по методике А. Т. Мокроносова, Р. А. Борзенковой [7]. Подсчет устьиц проводили в поле зрения микроскопа, а затем пересчитывали на 1 мм² листовой поверхности. Площадь устьица вычисляли по формуле площади сферы:

$$S_{\text{ус}} = \pi \cdot D \cdot L / 4,$$

где D – длина устьица, L – ширина устьица.

Для статистической обработки данных использовали программу Microsoft Excel. Диапазон пластичности видов определяли с помощью коэффициента вариации (CV), который рассчитывали по формуле:

$$V = \sigma / M \cdot 100 \%,$$

где σ – среднее квадратичное отклонение, M – средняя арифметическая.

Уровни варьирования приняты по Cornelissen [16]: CV > 20 % – высокий, CV = 11–20 % – средний, CV < 10 % – низкий.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

***Plantago maritima* L. (сем. Plantaginaceae)** – эвгалофит, евразийский гипоарктический вид, доминирующий при зарастании маршевых осушек по всему побережью Баренцева моря. Предпочитает осушки, защищенные от волновой эрозии [6].

Листья подорожника морского собраны в прикорневую розетку, мясистые, узколанцетные, цельные или по краю редкозубчатые. Площадь листьев составляет $847,8 \pm 46,8$ мм² с коэффициентом вариации в среднем 30 %, толщина – $740,0 \pm 1,6$ мкм (CV 2 %). Мезофилл листа изопалисадный, слабо дифференцирован на палисадный и губчатый мезофилл (рис. 1А), что согласуется с данными литературы [18]. В центре листа располагаются многочисленные клетки, составляющие бесцветную водозапасающую ткань, содержащую слизь и воду [15].

Эпидерма однослойная с анизацитными, диацитными, аномотичными устьицами, расположенными на абаксиальной и адаксиальной сторонах листа. Устьица мелкие, овальные, хаотично расположенные, окружены 3–5 клетками

эпидермы (рис. 1Б, В). Определено, что количество устьиц на адаксиальной стороне в среднем достигает 205 ± 4 шт./мм² с низким значением CV (10 %). На абаксиальной стороне значение этого показателя уменьшается в 1,5 раза и составляет 138 ± 3 шт./мм² с CV 22 % (см. таблицу). Площадь устьиц, наоборот, на абаксиальной стороне ($789,0 \pm 9,4$ мкм²) листьев больше, чем на адаксиальной ($607,6 \pm 6,2$ мкм²) стороне. Коэффициент вариации изменяется от 17 до 22 %. Длина клеток верхней эпидермы $31,9 \pm 2,1$ мкм (CV 13 %), ширина $49,8 \pm 1,8$ мкм (CV 18 %). Размеры клеток нижней эпидермы: длина клеток $33,9 \pm 1,7$ (CV 22 %), ширина клеток меньше по сравнению с верхней эпидермой $39,2 \pm 2,3$ мкм (CV 28 %).

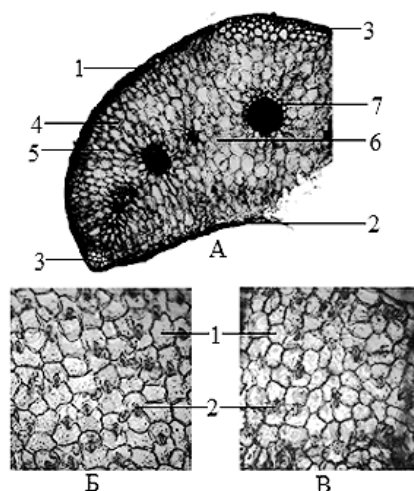


Рис. 1. Анатомическая структура листьев *Plantago maritima* L.:

А – поперечный срез листа: 1 – верхняя эпидерма, 2 – нижняя эпидерма, 3 – колленхима, 4 – палисадный мезофилл, 5 – губчатый мезофилл, 6 – водозапасающая паренхима, 7 – проводящий пучок (увеличение 4х); эпидерма верхней (Б) и нижней (В) стороны листа: 1 – клетка, 2 – устьице (увеличение 10х)

Длина и ширина клеток палисадного мезофилла достигают $62,4 \pm 3,3$ и $32,2 \pm 0,9$ мкм соответственно, CV 16–24 %. Длина клеток губчатого мезофилла $30,1 \pm 1,5$ мкм (CV 18 %), ширина $28,7 \pm 2,8$ мкм (CV 22 %). Количество хлоропластов в палисадном мезофилле 42 ± 6 шт., в губчатом мезофилле – 38 ± 5 шт., CV изменяется от 9 до 13 %.

***Triglochin maritima* L. (сем. Juncaginaceae)** – эвгалофит, бореальный евразийский вид, являющийся пионером зарастания илистых маршевых осушек побережья Баренцева моря, где с большим обилием доминирует вместе с *Plantago maritima* [6].

Листья триостренника морского прикорневые, мясистые, узколинейные, желобчатые, с параллельным жилкованием, покрыты слоем кутику-

Анатомо-морфологическая характеристика листьев доминантных видов на побережье Баренцева моря (окрестности пос. Дальние Зеленцы)

Показатели		<i>Plantago maritima</i> L.		<i>Triglochin maritima</i> L.		<i>Cochlearia arctica</i> Schlecht et DC	
		M ± m	CV, %	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
Площадь листьев, мм ²		847,8 ± 46,8	30	650,7 ± 65,3	55	381,7 ± 9,7	14
Толщина листьев, мкм		740,0 ± 1,6	2	591,3 ± 3,3	6	801,0 ± 2,3	2
Длина клеток эпидермы (мкм)	Верхняя эпидерма	31,9 ± 2,1	13	19,6 ± 0,6	17	151,1 ± 3,1	20
	Нижняя эпидерма	33,9 ± 1,7	22			112,5 ± 3,1	27
Ширина клеток эпидермы (мкм)	Верхняя эпидерма	49,8 ± 1,8	18	18,3 ± 0,4	16	74,1 ± 1,9	27
	Нижняя эпидерма	39,2 ± 2,3	28			47,1 ± 1,6	36
Количество устьиц в 1 мм ² (шт.)	Верхняя эпидерма	205 ± 4	10	—	—	единично	—
	Нижняя эпидерма	138 ± 3	22	69 ± 4	25	273 ± 5	19
Площадь устьиц (мкм ²)	Верхняя эпидерма	607,6 ± 6,2	22	1107,6 ± 13,7	12	—	—
	Нижняя эпидерма	789,0 ± 9,4	17			664,2 ± 14,1	20
Длина клеток мезофилла (мкм)	Палисадный	62,4 ± 3,3	16	55,0 ± 1,5	10	119,8 ± 2,6	11
	Губчатый	30,1 ± 1,5	18	31,4 ± 2,3	18	75,5 ± 2,4	7
Ширина клеток мезофилла (мкм)	Палисадный	32,2 ± 0,9	24	18,4 ± 2,9	16	63,0 ± 2,1	17
	Губчатый	28,7 ± 2,8	22	29,7 ± 2,1	18	75,0 ± 1,8	8
Количество хлоропластов в клетках мезофилла (шт.)	Палисадный	42 ± 6	9	42 ± 2	7	53 ± 4	7
	Губчатый	38 ± 5	13	39 ± 4	15	37 ± 3	8

лы. По данным исследования, площадь листьев $650,7 \pm 65,3$ мм², коэффициент вариации 55 % (см. таблицу). Толщина листьев составляет $591,3 \pm 3,3$ мкм с коэффициентом вариации 6 %.

Эпидерма однослойная, состоит из мелких, изодиаметрических клеток с толстыми стенками (рис. 2Б). Длина клеток составляет $19,6 \pm 0,6$ мкм (CV 17 %), ширина – $18,3 \pm 0,4$ мкм (CV 16 %). Устьица парацитные, расположены параллельными рядами на относительно равном расстоянии друг от друга. Количество устьиц в среднем насчитывает 69 ± 4 шт. на 1 мм² (CV 25 %), площадь устьиц – $1107,6 \pm 13,7$ мм² (CV 12 %).

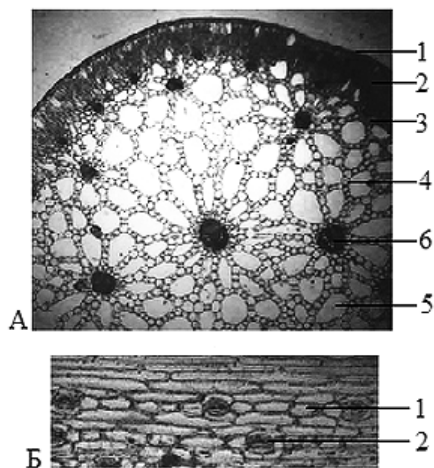


Рис. 2. Анатомическая структура листьев *Triglochin maritima* L.:

А – поперечный срез листа: 1 – эпидерма, 2 – палисадный мезофилл, 3 – губчатый мезофилл, 4 – аэренхима, 5 – межклетник, 6 – проводящий пучок (увеличение 4×); Б – эпидерма листа: 1 – клетка, 2 – устьице (увеличение 10×)

Мезофилл имеет центрическое строение (рис. 2А). Палисадный мезофилл из 2 (реже 3) слоев, что подтверждается данными литературы [17]. В центре листовой пластинки образуется аэренхима с крупными межклетниками с большим числом (до 25 шт.) закрытых проводящих пучков, окруженных клетками склеренхимы в проекции центрального проводящего пучка. Клетки палисадного мезофилла имеют длину $55,0 \pm 1,5$ мкм, ширину $18,4 \pm 2,9$ мкм. Коэффициент варьирования этих показателей анатомической структуры листа составляет 10 и 16 % соответственно. Длина и ширина клеток губчатого мезофилла $31,4 \pm 2,3$ (CV 18 %) и $29,7 \pm 2,1$ мкм (CV 18 %). Количество хлоропластов в клетках палисадного мезофилла 42 ± 2 шт., в клетках губчатого мезофилла 39 ± 4 шт. CV 7–15 %.

***Cochlearia arctica* Schlecht et DC (сем. Brassicaceae)** – эвгалофит, циркумполярный арктический вид. Предпочитает нейтральные или щелочные солончаковые почвы первичных маршей и штормовые выбросы водорослей на побережье Баренцева моря [6]. Листья собраны в прикорневую розетку, длинночерешковые, яйцевидные или сердцевидные. Площадь листьев составляет $381,7 \pm 9,7$ мм² с коэффициентом варьирования 14 %, толщина листа – $801,0 \pm 2,3$ мкм (CV 2 %). Мезофилл листа дорсовентральный (рис. 3А) с 2–3 слоями клеток палисадной паренхимы и 4–6 слоями рыхло расположенных клеток губчатой паренхимы.

Эпидерма однослойная с анизацидным или аномоцитным типами устьиц. Устьичный аппарат окружен 2–4 клетками, практически не отли-

чающимися от клеток эпидермы. Устьица овальные и расположены хаотично [12]. Установлено, что количество устьиц на абаксиальной стороне 273 ± 5 шт. на 1 мм^2 , коэффициент варьирования 19 % (см таблицу). Площадь устьиц у этого вида составляет $664,2 \pm 14,1 \text{ мкм}^2$ с коэффициентом варьирования 20 %. На адаксиальной стороне листа устьица встречаются единично.

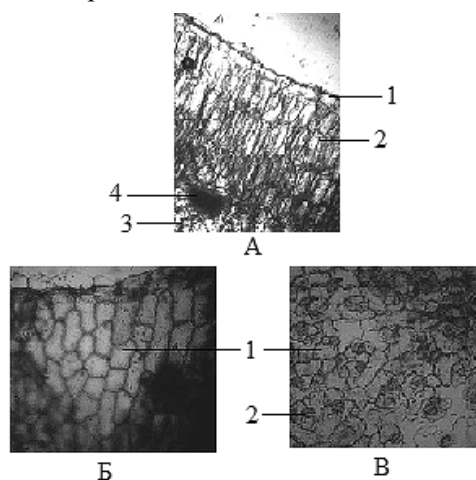


Рис. 3. Анатомическая структура листьев *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC.:

А – фрагмент поперечного среза листа: 1 – верхняя эпидерма, 2 – палисадный мезофилл, 3 – губчатый мезофилл, 4 – проводящий пучок (увеличение 4×); эпидерма верхней (Б) и нижней (В) стороны листа: 1 – клетка, 2 – устьице (увеличение 10×)

Клетки верхней эпидермы округлые (рис. 3Б), крупнее клеток нижней эпидермы в 1,5–2 раза (длина $151,1 \pm 3,1 \text{ мкм}$ и ширина $74,1 \pm 1,9 \text{ мкм}$, CV 20 и 27 % соответственно). Стенки клеток нижней эпидермы округло-извилистые (рис. 3В). Длина клеток $112,5 \pm 3,1 \text{ мкм}$ (CV 27 %), ширина $47,1 \pm 1,6 \text{ мкм}$ (CV 36 %). Размеры эпидермальных клеток на нижней стороне листьев имеют более высокий коэффициент варьирования.

Клетки палисадного мезофилла следующих размеров: длина – $119,8 \pm 2,6 \text{ мкм}$, ширина – $63,0 \pm 2,1 \text{ мкм}$. Коэффициент варьирования этих показателей анатомической структуры листа составляет 11 и 17 % соответственно. Длина и ширина клеток губчатого мезофилла $75,5 \pm 2,4$ (CV 7 %) и $75,0 \pm 1,8 \text{ мкм}$ (CV 8 %). Количество хлоропластов в клетках палисадного мезофилла 53 ± 4 шт., в клетках губчатого мезофилла 37 ± 3 шт. Коэффициент варьирования 7–8 %.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как показывает анализ, все три вида на уровне мезоструктуры листьев не имеют специфических структурных особенностей, связанных с их свойством галофильности. И если *Cochlearia arctica* имеет характеристики листа типичного

наземного мезофитного растения, то два других вида обладают более широким эколого-ценотическим оптимумом существования на приливно-отливной зоне (в условиях супралиторали и литорали). Однако пути их адаптации к схожим условиям приливно-отливной зоны различаются. Так, структурные особенности *Plantago maritima* прежде всего связаны с регуляцией водного режима, что характерно для видов-суккулентов (водозапасающая ткань, плотное расположение мезофилла, кутикула). Для триостренника характерно наличие аэренхимы в листьях. Эта ткань поддерживает газообмен, функционирует как опорная система и обеспечивает плавучесть листьев при затоплении водой. В то же время в периоды отлива триостренник морской находится в условиях сильного освещения и, следовательно, интенсивного испарения. Для регуляции водного режима этот вид имеет ряд приспособлений (сочные листья округлой формы, эпидерма покрыта хорошо выраженным слоем кутикулы, клетки эпидермы мелкие с прямыми стенками, устьица немногочисленные, но характеризуются крупными размерами).

Кроме того, у видов формируются и общие адаптивные признаки. Все три вида имеют характерную для этой группы мясистость, или суккулентность, листьев. Эти мясистые листья отличаются тем, что на большой объем у них приходится малая поверхность. В связи с этим растение обеспечивает себе сравнительно высокую интенсивность транспирации при небольшом общем поступлении воды в свое тело [2]. Такое ограничение воды важно, потому что растение спасается от слишком быстрого проникновения в свои ткани хлоридов и сульфатов, присутствующих в избытке в засоленной почве. В. Я. Нагалеvский [10] отмечает, что мясистость листьев дает возможность сохранять высокую интенсивность транспирации, нужную для защиты от перегрева на солнце, и предохранять себя от чрезмерного повышения концентрации солей внутри организма. Суккулентность также позволяет растениям со слабо развитыми механическими тканями подниматься в верхние слои воды при затоплении, где условия для фотосинтеза более благоприятные [17]. Для всех трех видов характерно и наличие кутикулярного слоя. Эта структура важна для галофитов, произрастающих в условиях приливно-отливной зоны, так как сообщества на данной территории разрежены и находятся на начальных этапах формирования, поэтому растения не защищены от прямых солнечных лучей и кутикула защищает растения от перегрева и уменьшает транспирацию.

Таким образом, анализ данных показал, что у *Cochlearia arctica*, *Triglochin maritima*, *Plantago maritima* сформировались разные пути адаптации анатомо-морфологической структуры листьев к контрастным условиям произрастания на побережье Баренцева моря. Листья этих видов сочетают черты различных экологических групп растений. Как отмечает В. Я. Нагалеvский [10], ксероморфизм у галофитов возникает из-за недостатка влаги, избытка солей и инсоляции. Это сочетание факторов отмечается на литорали, и организация подорожника и триостренника с элементами ксероморфизма способствует перенесению засухи во время отлива. Галофильность поддерживается свойствами протоплазмы и высоким осмотическим давлением, которое поддерживается за счет депонирования избытка солей [2], что определяет возможность существования всех видов на засоленных приморских почвах. Большинство показателей анатомо-морфологической структуры листьев *Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Cochlearia arctica* имеют высокий и средний уровни коэффициента вариации, которые входят в диапазон (17–36 %), установленный для видов наземных растений разных

биомов, произрастающих в широком спектре экотопов [16]. Наиболее высокой пластичностью характеризуется *Triglochin maritima*, который широко распространен в приморских сообществах как на литорали, так и на супралиторали. Вид *Plantago maritima* более широко представлен в растительных сообществах на литорали, но встречается и на супралиторали. В наиболее узком спектре экотопов в отличие от двух вышеуказанных видов отмечена *Cochlearia arctica*, которая обитает исключительно на супралиторали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученные виды, произрастая в условиях приморских экотопов, имеют не только свойства, связанные с засолением (все три вида), но и разнообразные анатомические приспособления, обеспечивающие устойчивость к нестабильным климатическим условиям на побережье Баренцева моря. В большей степени это свойственно растениям, произрастающим на литорали, – подорожнику морскому и триостреннику морскому, в отличие от ложечной травы, растущей в зоне супралиторали.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурковская Е. В. Мезоструктура листа сосудистых растений супралиторали Японского моря // Вестник Красноярского государственного университета. 2008. № 2. С. 107–111.
- Вальтер Т. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. М., 1960. С. 7–102.
- 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.
- Гамалей Ю. В. Вариация крапц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботанический журнал. 1985. Т. 70. № 10. С. 1302–1313.
- Кузнецов Л. Л., Шошина Е. В. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. 308 с.
- Марковская Е. Ф., Малавенда С. В., Рыжик И. В., Сергиенко Л. А., Сони́на А. В. Водоросли, сосудистые растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря (аннотированные списки видов). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 69 с.
- 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., Гуляева Е. Н., Марковская Е. Ф. Анатомо-морфологическая характеристика астры солончаковой (*Aster tripolium* L.) на побережье Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 8 (145). С. 21–25.
- Морозова К. В., Анисимова Д. И. Анатомо-морфологическая характеристика листьев триостренника морского (*Triglochin maritima* L.) в приморских сообществах на Поморском берегу Белого моря (Карелия) // Проблемы современной науки и образования: Научно-методический журнал. 2015. № 7 (37). С. 40–44.
- Нагалеvский В. Я. Галофиты Северного Кавказа. Краснодар: Изд-во Кубанского гос. ун-та, 2001. 246 с.
- Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 225 с.
- Струсовская О. Г. Определение веществ полифенольной структуры в некоторых растениях Соловецкого архипелага // Научные ведомости Белгородского государственного университета. 2012. Т. 135. Вып. 19. № 6. С. 128–131.
- Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с.
- Bercu R., Făgăraş M., Broască L. Anatomical features of *Aster tripolium* L. (*Asteraceae*) to saline environments // Annals of RSCB. 2012. Vol. XVII. № 1. P. 271–277.
- Breckle J. W. Walter's Vegetation of the Earth. Springer Verlag // Nordic Journal of Botany. Berlin, 2002. P. 52–74.
- Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
- Grigore M. N., Ivanescu L., Toma C. Halophytes: an integrative anatomical study. Switzerland, 2014. 548 p.
- Fisher D. D., Jochen Schenk H., Thorsch J. A., Ferren Jr. W. R. Leaf anatomy and subgeneric affiliations of C3 and C4 species of Suaeda (*Chenopodiaceae*) in North America // American Journal of Botany. 1997. № 84. P. 1198–1210.

Gulyaeva E. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Morozova K. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Markovskaya E. F., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Nikolaeva N. N., Forest Research Institute, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Zapevalova D. S., Forest Research Institute, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF LEAVES OF DOMINANT SPECIES ON THE BARENTS SEA COAST

Anatomical and morphological features of leaves of some types of halophytes (*Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L. and *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC) are presented in the article. These species are widespread in a variety of plant communities in the littoral and supralittoral of the Arctic seas. The research was conducted during two field seasons (2013–2014) in Murmansk region in the vicinity of Dalnie Zelentsy village in the intertidal zone of the Yarnyshnaya bay of the Barents Sea. The article presents the data on leaf area, anatomical features of limb tissue and their quantitative indicators. To evaluate ductility of the species the coefficient of variation (CV) was used. In the course of the research it was shown that the studied types, growing in the conditions of seaside ecotops have not only the properties caused by salinization, but also various anatomic adaptations providing resistance to periodic floods, changes of temperature and light conditions, gas environment, mechanical impact on the coast of the Barents Sea.

Key words: *Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L., *Cochlearia arctica* Schlecht. et DC, anatomic structure of leaf, adaptation, coastal zone, Barents Sea

REFERENCES

1. Burkovskaya E. V. Leaf mesostructure of vascular plants in the supralittoral of the Sea of Japan [Mezostuktura lista sosudistyykh rasteniy supralitoral'i Yaponskogo morya]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo universiteta* [Journal of KrasGAU]. 2008. № 2. P. 107–111.
2. Val'ter T. *Rastitel'nost' zemnogo shara. Ekologo-fiziologicheskaya kharakteristika* [Vegetation of the globe. Ecology and physiology characteristics]. Moscow, 1960. P. 7–102.
3. Voronkova N. M., Burkovskaya E. V., Bezdeleva T. A., Burundukova O. L. Morphological and biological features of plants in connection to adaptation to the conditions of coastlines [Morfologicheskie i biologicheskie osobennosti rasteniy v svyazi s adaptatsiyey k usloviyam morskikh poberezh'iy]. *Ekologiya* [Ecology]. 2008. № 1. P. 3–9.
4. Gamaley Yu. V. Krants-anatomy variation in plants of the Gobi and Kara Kum Deserts [Variatsiya krants-anatomii u rasteniy pustyn' Gobi i Karakumy]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical journal]. 1985. Vol. 70. № 10. P. 1302–1313.
5. Kuznetsov L. L., Shoshina E. V. *Fitotsenozы Barentseva morya (fiziologicheskie i strukturnye kharakteristiki)* [Phytocenoses of the Barents Sea (physiological and structural characteristics)]. Apatity, KNTs RAN Publ., 2003. 308 p.
6. Markovskaya E. F., Malavenda S. V., Ryzhik I. V., Sergienko L. A., Sonina A. V. *Vodorosli, sosudistye rasteniya i lishayniki Murmanskogo poberezh'ya Barentseva morya (annotirovannye spiski vidov)* [Algae, lichens and vascular plants of the Murmansk coast of the Barents Sea (annotated lists of species)]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2013. 69 p.
7. Mokronosov A. T., Borzenkova R. A. Method of quantifying the structure of the functional activity of photosynthetic tissues and organs [Metodika kolichestvennoy otsenki struktury funktsional'noy aktivnosti fotosinteziruyushchikh tkaney i organov]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii* [Tr. of applied botany, genetics and breeding]. 1978. Vol. 61. Issue 3. P. 119–133.
8. Morozova K. V., Gulyaeva E. N., Markovskaya E. F. Anatomical and morphological characteristics of the aster (*Aster tripolium* L.) on the coast of the White Sea [Anatomo-morfologicheskaya kharakteristika astrы solonchakovoy (*Aster tripolium* L.) na poberezh'e Belogo morya]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2014. № 8 (145). P. 21–25.
9. Morozova K. V., Anisimova D. I. Anatomical and morphological characteristics of leaves of *Triglochin maritima* L. in coastal communities in the Pomeranian shore of the White Sea (Karelia) [Anatomo-morfologicheskaya kharakteristika list'ev triostrennika morskogo (*Triglochin maritima* L.) v primorskikh soobshchestvakh na Pomorskom beregu Belogo morya (Kareliya)]. *Problemy sovremennoy nauki i obrazovaniya. Nauchno-metodicheskii zhurnal* [Problems of modern science and education. Scientific-methodical journal]. 2015. № 7 (37). P. 40–44.
10. Nagalevskiy V. Ya. *Galofity Severnogo Kavkaza* [Halophytes of North Caucasus]. Krasnodar, KubSU Publ., 2001. 246 p.
11. Sergienko L. A. *Flora i rastitel'nost' poberezh'iy Rossiyskoy Arktiki i sopredel'nykh territoriy* [Flora and vegetation of coasts of the Russian Arctic and adjacent territories]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2008. 225 p.
12. Strusovskaya O. G. Definition of substances of polyphenolic structure in some plants of the Solovetsky Islands [Opredelenie veshchestv polifenol'noy struktury v nekotorykh rasteniyakh Solovetskogo arhipelaga]. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Scientific sheets of the Belgorod state university]. 2012. Vol. 135. Issue 19. № 6. P. 128–131.
13. Furst G. G. *Metody anatomo-gistokhimicheskogo issledovaniya rastitel'nykh tkaney* [Methods of anatomical-histochemical research of plant tissues]. Moscow, Nauka Publ., 1979. 155 p.
14. Bercu R., Făgăraș M., Broască L. Anatomical features of *Aster tripolium* L. (*Asteraceae*) to saline environments // *Annals of RSCB*. 2012. Vol. XVII. № 1. P. 271–277.
15. Breckle J. W. *Walter's Vegetation of the Earth*. Springer Verlag // *Nordic Journal of Botany*. Berlin, 2002. P. 52–74.
16. Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
17. Grigore M. N., Ivanescu L., Toma C. Halophytes: an integrative anatomical study. Switzerland, 2014. 548 p.
18. Fisher D. D., Jochen Schenk H., Thorsch J. A., Ferren Jr. W. R. Leaf anatomy and subgeneric affiliations of C3 and C4 species of *Suaeda* (Chenopodiaceae) in North America // *American Journal of Botany*. 1997. № 84. P. 1198–1210.

Поступила в редакцию 14.12.2015