РАЗДЕЛ III. БИОЛОГИЯ

Морозова К.В., Алексеева М.С.

Анатомическое исследование листьев клубнекамыша морского (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla) в приливно-отливной зоне на побережье Белого моря (Карелия)*Петрозаводский государственный университет
(Россия, Петрозаводск)*

doi: 10.18411/lj-01-2021-24

idsp: ljournal-01-2021-24

Аннотация

В контрастных условиях обитания на побережье Белого моря у галофита клубнекамыша морского (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla) из семейства Осоковые (*Cyperaceae*) выявлены особенности анатомической структуры листа. У *Bolboschoenus maritimus* амфистоматический лист с изолатеральным типом строения, с однослойной эпидермой, покрытой тонким слоем кутикулы, с многочисленными и непогруженными в эпидерму устьицами. В листе образуется аэренхима и моторные клетки, хорошо развиты элементы проводящей системы, слабо развита механическая ткань склеренхима.

Ключевые слова: *Bolboschoenus maritimus*, приливно-отливная зона, анатомическая структура листа, Белое море

Abstract

The study of halophytes *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (*Cyperaceae*) in contrasting habitats on the coast of the White Sea were revealed the features of the anatomical structure of the leaf. *Bolboschoenus maritimus* has an amphistomatic leaf with an isolateral type of structure. The single-layer epidermis covered by a thin cuticle. Stomata are numerous and not submerged in the epidermis. Aerenchyma and motor (bulliform) cells are formed in the leaf. In the leaf has well-developed elements of the conducting system and poorly developed mechanical tissue of the sclerenchyma.

Keywords: *Bolboschoenus maritimus*, intertidal zone, anatomic structure of leaf, White Sea

Приливно-отливная зона – это экологическая зона морского дна, которая затопляется во время прилива и осушается при отливе. Она расположена между уровнем воды в самый низкий отлив и уровнем воды в самый высокий прилив; покрывается водой и освобождается от нее дважды в сутки. Характер этой зоны в основном определяется тремя факторами: степенью прибойности, углом наклона дна и дифференциацией грунта. В этих условиях обитают растения, которые способны выдержать осушение и затопление, штормовые волны, засоление, недостаточную или избыточную аэрацию, но в первую очередь растения подвержены негативному воздействию этих факторов, так как ведут прикрепленный образ жизни [3]. В разнообразных экологических условиях фотосинтетический аппарат обеспечивает жизнедеятельность растений и характеризуется высокими адаптационными возможностями, что достигается путем изменения анатомической структуры листа [1].

Цель исследования – изучить анатомическую структуру листа и выявить ее особенности у клубнекамыша морского, произрастающего в контрастных условиях приливно-отливной зоны на побережье Белого моря.

Исследование проводили в п. Колежда на Поморском берегу Белого моря в Карелии. Участниками научной экспедиции – преподавателями и студентами кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета – были собраны и зафиксированы в 70% спирте вегетативные органы видов приморских сообществ побережья Белого моря. Объект исследования – клубнекамыш морской (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla) – многолетнее травянистое растение из семейства Осоковые (*Cyperaceae*). *Bolboschoenus maritimus* является плюризональным евразийско-американским видом, ареал которого охватывает умеренную зону и часть субтропической зоны Евразии и Северной Америки [8]. На побережье Белого моря обитает на осушках в зоне ежедневного прилива, в «соленых» лужах, в руслах проток [3].

Анатомическую структуру листа изучали на временных препаратах, делая поперечные срезы, при помощи светового микроскопа Scope A1 (ZEISS, Германия) с увеличением окуляра 4х, 10х, 40х. На продольных парадермальных срезах определяли тип устьичного аппарата [9].

По данным проведенного исследования лист у *Bolboschoenus maritimus* имеет изолатеральный тип строения мезофилла. Палисадный мезофилл состоит из 2–3 слоев клеток, расположенных на верхней и нижней сторонах листа. Аналогичное строение мезофилла у изучаемого вида описано М. Amini Rad и Z. Hroudová [11] в Иране и М.-N. Grigore с соавторами [16] в Румынии. При этом исследователи из Румынии отмечают до 4 слоев столбчатой паренхимы. В центральной части листовой пластинки образуются клетки губчатого мезофилла. М. Amini Rad и Z. Hroudová [11] определяют листья клубнекамыша морского как V-образные или килевидные в поперечном сечении.

Покровная ткань представлена однослойной верхней и нижней эпидермой с изодиаметрическими клетками. Листовые пластинки *Bolboschoenus maritimus* покрыты тонким слоем кутикулы. М.-N. Grigore с соавторами [16] установили, что в верхней эпидерме присутствуют и вытянутые клетки с прямыми или извилистыми стенками. Устьица парацитного типа, непогруженные в эпидерму, располагаются параллельными рядами на относительно равном расстоянии друг от друга на обеих сторонах листа, т. е. у клубнекамыша морского амфистоматический лист. Устьица многочисленные. Так, по данным нашего исследования у растений *Bolboschoenus maritimus*, обитающих у уреза воды в приливно-отливной зоне Белого моря, число устьиц в 1 мм² площади листовой пластинки на верхней стороне достигает 151±6 шт., на нижней стороне – 272±7 шт.

Плотно расположенные клетки палисадного мезофилла овальной и прямоугольной формы, клетки губчатого мезофилла округлые и образуют 1 – 2 слоя вокруг аэренхимы. В клетках столбчатой и губчатой паренхимы содержатся хлоропласты. Проводящие пучки коллатерального типа состоят из ксилемы и флоэмы, при этом содержание флоэмы больше. На увеличение доли этой проводящей ткани в сосудистых пучках в листьях у видов, обитающих в условиях засоления, указывают и другие исследователи [5, 6]. Как отмечает В. Я. Нагалецкий [5] сильное развитие флоэмы связано с тем, что у галофитов на засоленных почвах, благодаря повышенной интенсивности фотосинтеза, увеличивается содержание растворимых сахаров и других ассимилятов, усиливается их отток из листьев к корням растений. Это как увеличивает соленепроницаемость клеток, так и создает возможность отвода некоторого количества ионов солей из ассимиляционной ткани в осевые органы вместе с передвигающимися по флоэме органическими веществами.

В центральной жилке формируется один или два сосудистых пучка, один из которых крупнее другого. В целом число пучков в листьях клубнекамыша морского варьирует от 15 до 21 [11], при этом их размеры уменьшаются к краям листовой пластинки, на что указывает и М.-N. Grigore с соавторами [16]. Между проводящими пучками располагаются клетки аэренхимы с изодиаметрическими клетками и

межклетниками. Воздухоносная ткань служит резервуаром для кислорода и поддерживает газообмен, функционирует как опорная система и обеспечивает плавучесть листьев при затоплении водой. Механическая ткань представлена склеренхимой, которая образуется вокруг проводящих пучков и в виде отдельных групп волокон под нижней эпидермой листа.

Тонкую кутикулу, однослойную эпидерму, многочисленные и непогруженные в эпидерму устьица, сильное развитие элементов проводящей системы, слабое образование механической ткани ряд исследователей относят к признакам адаптации растений в условиях засоления [4, 21]. Как отмечает В. Я. Нагалецкий [5] слабое развитие в листьях и стеблях механических тканей у большинства галофильных видов связано со значительным накоплением воды, что дает возможность растению поддерживать напряжение тканей с помощью тургора.

Наличие кутикулярного слоя необходимо для галофитов, которые произрастают в условиях приливно-отливной зоны. Растительные сообщества на этой территории разрежены и находятся на начальных этапах формирования, поэтому растения не защищены от прямых солнечных лучей и кутикула защищает их листья от перегрева и уменьшает транспирацию [2].

В области центральной жилки на верхней стороне листа в эпидерме и субэпидермальной зоне хорошо развиты бесцветные моторные или двигательные (пузыревидные) клетки, расположенные веерообразно, так как срединные клетки обычно наиболее крупные, овальные или трапециевидные по форме. Для них характерны тонкая клеточная стенка и полное отсутствие одревеснения. Моторные клетки являются структурными особенностями, встречающимися в основном у видов семейств *Poaceae*, *Cyperaceae* и *Juncaceae* [15, 16, 19]. Они были описаны еще в XIX в., но их экологическое значение для растений остается до сих пор не определенным [16]. Исследователями установлено, что крупные вакуоли в этих клетках при достаточной обводненности находятся в состоянии тургора. При недостатке влаги тургор в этих клетках снижается и края листовой пластинки сворачиваются или сгибаются для уменьшения транспирации [13, 23].

R. F. Evert [14] считает, что их роль в сворачивании листа не вполне ясна. Имеются сомнения в том, что эти клетки имеют прямое отношение к гигроскопическим движениям листовой пластинки. A. Arber [12] отмечает возможную основную причину таких движений – это обезвоживание клеток склеренхимы листа, но известно также и то, что тургор пузыревидных клеток падает при сворачивании и повышается при разворачивании листа. По данным ряда исследователей [10, 17], которые изучали метаболическую активность моторных клеток и симпластическую взаимосвязь их друг с другом и с соседними клетками эпидермы, установлены косвенные доказательства их участия в двигательной функции листа. В пузыревидных клетках были обнаружены свободные рибосомы, диктиосомы, эндоплазматическая сеть, митохондрии, что свидетельствует о высокой интенсивности метаболизма. S. R. Machado и T. M. Rodrigues [18] определили в моторных клетках фенольные соединения, в основном дубильные вещества, которые возможно участвуют в регулировании или поддержании тургора клеток, защищая их целостность в условиях дегидратации.

B. Moulia [20], S. Silva с соавторами [22], J. M. Alvarez, J. F. Rocha, S. R. Machado [10] считают, что образование моторных клеток можно рассматривать как филогенетически развитую адаптацию растений к засухе. О. А. Розенцвет с соавторами [7] указывают, что для галофитов *Bolboschoenus maritimus*, *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Juncus gerardi* Loisel., периодически переживающих засуху, характерным является сворачивание листьев за счет эпидермальных клеток. M. Amini Rad и Z. Hroudová [11], M.-N. Grigore с соавторами [16], О. А. Розенцвет с соавторами [7] для клубнекамышя морского, как и для других видов галофитов, отмечают, что это также может быть связано с увеличением концентрации солей в почвенном субстрате в местообитаниях на морских побережьях.

Таким образом, по данным проведенного исследования у клубнекамыша морского в контрастных условиях обитания в приливно-отливной зоне побережья Белого моря сформировались следующие особенности анатомической структуры листа. Так, у *Bolboschoenus maritimus* амфистоматический лист с изопалисадным типом строения, однослойная эпидерма, покрытая тонким слоем кутикулы, многочисленные и непогруженные в эпидерму устьица. В листе образуются аэренхима и моторные клетки, хорошо развиты элементы проводящей системы, слабо развита механическая ткань склеренхима.

***

1. Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Л. : изд-во ЛГУ, 1989. – 204 с.
2. Гуляева Е.Н., Морозова К.В., Марковская Е.Ф., Николаева Н.Н., Запевалова Д.С. Анатомо-морфологическая характеристика листьев доминантных видов на побережье Баренцева моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Серия: Естественные и технические науки. – 2016. – № 2 (155). – С. 13-19.
3. Марковская Е.Ф., Сергиенко Л.А., Шкляревич Г.А., Сониная А.В., Стародубцова А.А., Смолькова О.В. Природный комплекс побережья Белого моря. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. – 83с.
4. Нагалецкий В.Я., Жилина Т.И. Влияние засоления на анатомию листа и стебля некоторых ситников Западного Предкавказья. – Краснодар: изд-во Кубан. ун-та, 1983. – 15 с.
5. Нагалецкий В.Я. Галофиты Северного Кавказа: Флористико-систематический, физиологический, географический, фитоценотический и эколого-анатомический анализ: дис. доктора биол. наук. – Краснодар. – 2003. – 266 с.
6. Пюрко О.Е., Келембет Ю.М., Самострелова А.В. Структурная специфичность вегетативных органов растений при стрессе и их приспособительные перестройки // Сборник научных трудов по материалам международной конференции «Европейская наука в XXI веке». – Польша. – 2010. – С. 212-214.
7. 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.
8. Татанов И.В. О самостоятельности рода *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla и его положении в системе семейства Cyperaceae // Новости систематики высших растений. – 2007. – Т. 39. – С. 17-45.
9. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. – М.: Наука, 1979. – 155 с.
10. Alvarez J.M., Rocha J.F., Machado S.R. Bulliform cells in *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert and *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae): structure in relation to function // Braz. arch. biol. technol. – 2008. – Vol. 51. – N 1. – P. 113–119.
11. 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 (1). P. 221-234.
12. Arber A. The Gramineae: A Study of Cereal, Bamboo and Grass. – N.Y., 2010. – 506 p.
13. Dickison W.C. Integrative plant anatomy. – Sandiego: Harcourt Academic, 2000. – 533 p.
14. Evert R.F. Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function and development. – New Jersey, 2006. – 601 p.
15. Gibson D.J. Grasses and grassland ecology. – Oxford: University Press, 2009. – 316 p.
16. Grigore V.-N., Ivanescu L., Toma C. Halophytes: An Integrative Anatomical Study. – Switzerland: Springer International Publishing, 2014. – 548 p.
17. Jane W.N., Chiang S H.T. Morphology and development of bulliform cells in *Arundo formosana* Hack. // Taiwan. – 1991. – Vol. 36. – N 1. – P. 85–97.
18. Machado S.R., Rodrigues T.M. Anatomia e ultra-estrutura do pulvino primário de *Pterodon pubescens* Benth. (Fabaceae-Faboideae) // Revta brasil. Bot. – 2004. – Vol. 27. – P. 135-147.
19. Metcalfe C.R. Anatomy of the monocotyledons. Vol. 5. Cyperaceae. – Oxford, 1971. – 597 p.
20. Moullia B. Leaves as shell structures: double curvature, auto-stresses, and minimal mechanical energy constraints on leaf rolling in grasses // J. Pl. Growth Reg. – 2000. – Vol. 19. – P. 19-30.
21. Saadeddin R., Doddema H. Anatomy of the extreme halophyte *Arthrocnemum fruticosum* (L.) Moq. in relation to its physiology // Annals of Botany. – 1986. – Vol. 57. – N. 4. – P. 531-544.
22. Silva S., Soares A.M. et al. Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, submetidas à deficiência hídrica // Ciência Agrotécnica. – 2001. – Vol. 25. – P. 124-133.
23. Xiang J.-J., Zhang G.-H., Qian Q., Xue H.-W. Semi-rolled leaf1 encodes a putative glycosylphosphatidylinositol-anchored protein and modulates rice leaf rolling by regulating the formation of bulliform cells // Plant Physiology. – 2012. – Vol. 159. – P. 1488–1500.