

На правах рукописи



Гуляева Елена Николаевна

**АДАПТАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ
К УСЛОВИЯМ ПРИМОРСКИХ ТЕРРИТОРИЙ
БЕЛОГО МОРЯ**

1.5.15. Экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Петрозаводский государственный университет»

Научный руководитель доктор биологических наук, профессор
Марковская Евгения Федоровна

Официальные оппоненты: **Тараканов Иван Германович**,
доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева», заведующий кафедрой

Рыжик Инна Валериевна,
кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Мурманский морской биологический институт Российской академии наук», старший научный сотрудник

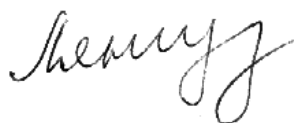
Ведущая организация: Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Кольский научный центр Российской академии наук»

Защита состоится «12» октября 2022 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.002.02 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812)372-54-42, факс (812) 372-54-43,
Адрес электронной почты: dissovet.24100202@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук
<https://www.binran.ru/dissertatsionnyye-sovety/dissovet-02/>.

Автореферат разослан « » _____ 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Морские побережья являются зонами контакта между наземными и морскими экосистемами (Weisel, 1972; Chapman, 1975; Заславская, 2007; Сергиенко, 2008). Данные территории характеризуются нестабильными условиями среды, связанными с приливно-отливным циклом (Бреслина, 1981; Марковская и др., 2010; Rasool et al., 2019). Приливно-отливной цикл обуславливает смену водной (полное затопление территории) и воздушной (полное осушение территории) сред, что влечет за собой изменение жизненно важных факторов среды на побережье: высота водного столба, интенсивность и спектральный состав света, температура, влажность, механическое давление, величина и характер засоления, изменение доступности кислорода и углекислого газа. Смена воздушной среды на водную происходит дважды в сутки на литорали и несколько раз в месяц на супралиторали. Кроме того, все эти факторы изменяются в градиентном режиме от коренного берега до сублиторали.

Воздействие приливно-отливного цикла оказывает сильное влияние на автотрофные организмы, часто приводящее к низкому видовому разнообразию на побережье, в особенности на литорали (Rozema et al., 1985). В состав автотрофного компонента морских побережий входят хорошо изученные водоросли, а также сосудистые растения и лишайники, которые на сегодняшний день остаются недостаточно исследованными (Марковская и др., 2010; Сергиенко, 2012; Sonina et al., 2013; Сонина, 2014; Markovskaya et al., 2015, 2017).

В настоящее время известны работы, посвященные проблемам солеустойчивости (Matinzadeh et al., 2019; Piovan et al., 2019 и др.), затопления растений (Beer, 2002; Touchette, 2007; Larkum et al., 2018; Rasool et al., 2019 и др.). Все эти работы проведены на растениях южных морей. На побережье Белого моря выполнен ряд работ по изучению пигментного аппарата листьев растений (Стародубцева, 2010; Стародубцева и др., 2011а, 2011б; Марковская и др., 2013; Markovskaya et al., 2015, 2017 и др.), по палинологическим (Марковская и др., 2013) и анатомическим (Сергиенко, 2012; Петрова, 2013; Морозова, Анисимова, 2015) исследованиям сосудистых растений прибрежной зоны. Однако данные

работы не затрагивают динамических особенностей произрастания приморских галофитов в условиях приливно-отливного цикла на побережье северных морей.

Цель исследования: выявить структурно-функциональные особенности сосудистых растений вдоль градиента затопления на побережье Белого моря.

Задачи исследования:

1. Дать сравнительную морфолого-анатомическую характеристику листа растений приморских территорий.

2. Выявить закономерности распределения растений по градиенту условий обитания (коренной берег – супралитораль – литораль) на побережье Белого моря.

3. Исследовать закономерности изменений фотосинтетических параметров листа доминантных видов растений на литорали в суточной динамике приливно-отливного цикла.

4. Выявить механизмы адаптации растений к условиям затопления на литорали по градиенту условий на побережье Белого моря.

Научная новизна. Впервые показано, что закономерности распределения видов растений на приморской территории по градиенту затопления в ритмике различных приливов (квадратурного и сизигийного) связаны со структурно-функциональными параметрами листа растений. Впервые показано участие устьиц в реакции растений на суточную ритмику приливно-отливного цикла на побережье Белого моря. Выявлены различные стратегии структурно-функциональной адаптации (активная и пассивная) растений к суточной климатической нестабильности, связанной с ритмичкой приливно-отливного цикла в условиях приморских территорий Белого моря.

Теоретическая значимость. Впервые проведены системные исследования морфолого-анатомических показателей листа приморских сосудистых растений в условиях Северо-Запада России. Дана количественная оценка морфометрических показателей структур покровной и фотосинтетической тканей листа 35 видов растений приморских территорий Белого моря. Установлено, что ведущим структурным параметром, влияющим на распределение растений по градиенту условий по прибрежным зонам, являются параметры устьичного

аппарата листа. Выявлены закономерности изменения параметров состояния устьичного аппарата растений по градиенту действия приливно-отливного цикла. Выявлены две группы растений литорали, которые различаются по реакции на затопление, что предполагает наличие двух типов стратегий адаптации: активная и пассивная. Предложена гипотеза о механизмах адаптации фотосинтетического аппарата растений галофитов к условиям затопления в ритмике приливно-отливного цикла: работа CO_2 -концентрирующего механизма и наличие газовой пленки на гидрофобных листьях галофитов. В целом полученные результаты позволили лучше понять роль приливно-отливного цикла в организации растительности приморских территорий северных морей. Выявлены особенности структурной организации тканей листа, параметров фотосинтетического аппарата листа, которые определяются градиентом условий, созданных приливно-отливной динамикой по трансекте: коренной берег – супралитораль – литораль.

Практическая значимость. Полученные данные позволили создать базу данных «Морские побережья: растения и лишайники», где содержатся описание видов и фотографии растений и эпилитных лишайников (Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 20176209700 от 24 августа 2017 г.). Полученные в ходе исследования данные могут быть использованы в технологиях геномной инженерии при создании солеустойчивых и устойчивых к кратковременному затоплению хозяйственно-ценных видов растений. Полученные результаты углубляют представления о функциональном биоразнообразии растений, дают возможность прогноза развития растительности при глобальном изменении климата, которое наиболее активно будет трансформировать условия на морских побережьях. Результаты исследований могут быть использованы при чтении курса лекций и организации практических занятий по физиологии растений в бакалаврских и магистерских программах, при чтении спецкурсов и подготовке научно-квалификационных работ, а также при организации полевых практик на приморских территориях Арктического региона.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Приливно-отливная динамика участвует в организации растительности приморской территории Белого моря и оказывает значимое влияние на распределение видов по трансекте: коренной берег – супралитораль – литораль – сублитораль.

2. В адаптацию покрытосеменных растений к градиентным условиям на приморской территории Белого моря включены изменения количественных параметров тканей листа, ключевым из которых является устьичный аппарат.

3. Литоральные растения имеют две стратегии структурно-функциональной адаптации к условиям приливно-отливной динамики: активная и пассивная.

Степень достоверности и апробация результатов. Надежность полученных результатов обусловлена использованием комплекса классических и современных методов исследования, большим объемом фактического материала и статистическим анализом полученных данных.

Личный вклад автора. Автор участвовал в разработке схемы проведения экспериментов, проведении всех полевых и камеральных исследований, анализе и обобщении полученных результатов, подготовке базы данных.

Апробация работы. Основные результаты диссертационной работы были представлены на всероссийских и международных конференциях: «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий» (Петрозаводск, 2015); «XXII международная молодежная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых “ЛОМОНОСОВ”» (Москва, 2015); «Роль науки в решении проблем региона и страны. Фундаментальные и прикладные исследования» (Петрозаводск, 2016); «Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа» (Мурманск, 2016); «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем» (Киров, 2016); «Scientific research of the SCO countries: synergy and integration» (Китай, 2019); «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research or Sustainability» (Санкт-Петербург, 2019); на международных симпозиумах: «First European Symposium “Research, Conservation and management

of biodiversity in the Europeans Seashores”» (Primorsko, Bulgaria, 2017); на съездах и годовых собраниях Общества физиологов растений России «Экспериментальная биология растений. Фундаментальные и прикладные аспекты» (Судак, 2017); «IX Съезд общества физиологов растений России “Физиология растений – основа создания растений будущего”» (Казань, 2019).

Связь с плановыми исследованиями и научными программами. Работа проводилась в рамках плана НИР кафедры ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий ПетрГУ по теме «Эколого-физиологические исследования растений и лишайников естественных, искусственных и антропогенно-трансформированных экосистем и проблемы рекультивации. Системный подход (2014–2019 гг.)». Работа поддержана грантами: Проект Министерства науки и образования РФ № 6.724.2014/К «Механизмы устойчивого функционирования биоты приливно-отливной зоны Голарктических морей» (2014–2016 гг.), Проект Фонда содействия развитию малых форм предприятий в научно-технической сфере (программа У.М.Н.И.К.) в рамках проекта № 9228ГУ/2015 от 24.12.2015 «Разработка технологии фитомониторинга на приливно-отливной зоне Голарктических морей».

Публикации. По материалам исследований опубликована 21 работа, в том числе четыре работы в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов, списка использованных источников и приложения. Изложена на 139 страницах машинописного текста, содержит 11 таблиц и 16 рисунков. Библиографический список включает 309 источников, из которых 177 – опубликованы за рубежом.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему учителю и наставнику – доктору биологических наук, профессору Е. Ф. Марковской за неоценимую помощь в работе, бесценные советы и душевную поддержку. Автор также выражает искреннюю признательность всем сотрудникам кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета и особенно доктору биологических наук, профессору

А. В. Сониной, доктору биологических наук, профессору Л. А. Сергиенко, кандидату биологических наук, доценту А. А. Стародубцевой за всестороннюю помощь, консультации и рекомендации, сделанные в процессе проведения работы и при написании диссертации. Особая благодарность доктору биологических наук А. А. Кособрюхову за участие и помощь в проведении полевых экспериментов, сборе, обсуждении полевого материала и написании статей.

ГЛАВА 1. ИССЛЕДОВАНИЯ ПУТЕЙ СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ АДАПТАЦИЙ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ ПРИМОРСКИХ ТЕРРИТОРИЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Представлен обзор исследований по структуре приморских территорий и зональному распределению растений, дан краткий обзор эколого-флористических и эколого-биологических исследований на приморских территориях. Дана общая характеристика комплекса приморских территорий и экологических условий приморской полосы. Рассмотрены вопросы структурно-функциональной адаптации листьев приморских растений к условиям затопления.

ГЛАВА 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Район исследования

В данном разделе представлена информация об общей характеристике условий побережья Белого моря. Рассмотрены особенности строения приморских территорий и дана краткая характеристика приливно-отливной динамики на побережье Белого моря.

2.2. Характеристика мест исследования

Настоящее исследование было выполнено на западном побережье Белого моря в окрестностях поселков: Кереть (66°17'33"N 33°35'28"E), Колежма (64°22'81"N 35°93'14"E), Рабочеостровск (64°59'41"N 34°47'52"E), Растьяноволок (64°32'16"N, 34°46'48"E). В каждом месте исследования было заложено по 2–3 трансекты, на которых было выделено 5–15 пробных площадей.

2.3. Объекты исследования

В ходе исследования в полевые сезоны 2013–2019 гг. на западном побережье Белого моря было собрано 33 вида наземных и два вида морских вторично-водных растений из 23 семейств.

2.4. Методы исследования

Анатомо-морфологические исследования. На выделенных пробных площадях отбирали по пять здоровых, хорошо развитых и хорошо освещенных растений, с каждого растения взято по 10 листьев со средней части стебля. Свежесобранные листья фотографировали и определяли площадь поверхности с помощью программы анализа изображения *ImageJ*. Мезоструктуру листа изучали на временных препаратах поперечного среза листа, окрашенных ацетокармином в 30-кратной повторности. Анатомическую структуру эпидермы изучали методом отпечатков по Полаччи в 30-кратной повторности. Фотографии поперечных срезов и отпечатков эпидермы получены при помощи микроскопа *Primo Star* (Zeiss, Германия). Измерение анатомических показателей проводили программой *ADF Image Capture*. На основании полученных данных были рассчитаны следующие показатели: устьично-эпидермальный индекс (SEI), устьично-поровый индекс (SPI), коэффициент палисадности (K), отношение толщины тканей листа к общей толщине листа (ТПМ/ТЛ), отношение губчатой ткани к общей толщине листа (ТГМ/ТЛ), отношение толщины верхнего эпидермиса к общей толщине листа (ТВЭ/ТЛ), отношение толщины нижнего эпидермиса к общей толщине листа (ТНЭ/ТЛ).

Измерение параметров флуоресценции хлорофилла a проводили с помощью флуориметра *Junior Pam* (Walz, Германия) после 30-минутной темновой адаптации. Параметры флуоресценции измеряли при ИДС 820 мкмоль/(м² с). Параметры интенсивности фотосинтеза изучались в трехкратной повторности в сутках в каждую фазу приливно-отливного цикла.

Измерения устьичной проводимости проводили с помощью *SC-1 Leaf Porometer* (DecagonDevices, Inc., США) в трехкратной повторности в течение

приливо-отливного цикла в каждую фазу приливо-отливного цикла.

Определение интенсивности фотосинтеза. На каждой пробной площади отбирали по 3–4 листа с одного растения и сразу проводили измерения с помощью переносного газоанализатора *LCpro+* (ADC BioScientific Ltd., Великобритания). Все измерения проводили с 9:00 до 16:00 часов по время отлива при естественной интенсивности света 1000–1200 мкмоль фотонов/(м² с) и температуре воздуха и увлажненного субстрата на приливной территории около 22–25 °С. Биологическая повторность – трех-, четырехкратная. Данные получены совместно с доктором биологических наук А. А. Кособрюховым.

Статистическая обработка данных. Статистическую обработку данных проводили с помощью прикладных пакетов программ *MS Excel*, *PAST*. Для анализа полученных данных были использованы: критерий Краскела – Уоллиса, однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), метод главных компонент и кластерный анализ. В таблицах и графиках представлены средние значения и стандартное отклонение.

2.5. Постановка эксперимента исследования устьичной проводимости и флуоресценции хлорофилла *a* в приливо-отливной динамике

Работа выполнена в суточной динамике приливо-отливного цикла (табл. 1) на трех видах галофитов: *Triglochin maritima* L., *Plantago maritima* L., *Tripolium vulgare* Ness.

Таблица 1. Суточная схема взятия проб растений для исследования в приливо-отливной динамике

Стадия взятия проб	Описание положения растения во время приливо-отливной динамики
1	Прилив, залита только нижняя часть растений
2	Прилив, растения залиты наполовину
3	Максимум прилива, полное погружение растений, над растениями отмечается наибольшая высота столба воды
4	Стагнация прилива, продолжительность пребывания растения под водой 1–3 часа
5	Отлив, растения залиты наполовину
6	Отлив, залита только нижняя часть растений
7	Максимальный отлив, растения освобождены от воды
8	Стагнация отлива, продолжительность пребывания растения в воздушной среде около 1–3 часов

Пробы растений для анатомо-морфологического исследования отбирали при полном отливе на разных зонах побережья, а для исследования флуоресценции хлорофилла *a*, устьичной проводимости и величины устьичной щели на средней литорали – на всех этапах приливно-отливного цикла.

ГЛАВА 3. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ

3.1. Анатомо-морфологические особенности листьев растений в зависимости от занимаемого экотопа на побережье Белого моря

Для анализа адаптации растений к условиям побережья вдоль градиента затопления от коренного берега до нижней литорали были собраны листья растений. Варьирование структурных показателей листа является важным проявлением регуляции фотосинтеза на уровне морфогенеза, обеспечивающее приспособление и оптимизацию фотосинтетического аппарата к различным экологическим условиям (Нагалецкий, 2001; Чукина, 2010), в том числе и ритмичному затоплению, что в совокупности с функциональными изменениями дает устойчивую к неблагоприятным факторам структуру. В связи с этим была выдвинута гипотеза о вкладе морфологических и анатомических структур в распределения растений по зонам (коренной берег – супралитораль – литораль).

Исследованные морфолого-анатомические показатели листа у растений трех зон приморских территорий были обработаны методом главных компонент (табл. 2). Было выявлено шесть главных компонент, на которые приходится 96.78 % вариации. Первые две компоненты объясняют 61.2 % вариации. Такие признаки, как толщина мезофилла, толщина эпидермы, количество устьиц в 1 мм² на верхней и нижней сторонах листа, имели наибольшие нагрузки в первой и второй компонентах. На основании выделенных анатомо-морфологических показателей исследованные виды растений объединились в три группы, которые оказались сходными по видовому составу с группами разных зон побережья, выделенных ранее в работе Н. В. Заславской (2007). Важно отметить, что два разных подхода (анатомо-морфологический и геоботанический) привели к

одинаковому результату – единой схеме растительной зональности приморской территории.

Таблица 2. Приуроченность исследуемых растений к зонам побережья Белого моря

Зона побережья	Виды растений	Характеристика зоны (по Н. В. Заславской, 2007)	
		Степень затопления	Размещение
Коренной берег	<i>Empetrum nigrum</i> L. <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	Заливается в исключительных случаях	Между уровнями сизигийных приливов и нагонов в сизигии
Супралитораль	<i>Lathyrus maritimus</i> (L.) Bigel. <i>Honckeyna diffusa</i> (Hornem.) Á. Löve <i>Leymus arenarius</i> (L.) Hochst. <i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir. <i>Atriplex nudicaulis</i> Bogusl. <i>Cochlearia arctica</i> Schlecht. ex DC.	Полностью заливается несколько раз в месяц	Между уровнями квадратурных и сизигийных приливов
Литораль	<i>Plantago maritima</i> L. <i>Glaux maritima</i> L. <i>Tripolium vulgare</i> Ness. <i>Triglochin maritima</i> L.	Ежедневное затопление (2 раза в день)	Между уровнями квадратурных отливов и приливов

Для проверки выявленных закономерностей на побережье дополнительно был собран экспериментальный материал с 21 вида растений, включающий четыре вида на коренном берегу (*Potentilla egedei* Wormsk., *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Ash. & Graebn, *Dianthus superbus* L., *Comarum palustre* L.), 15 видов на супралитории (*Parnassia palustris* L., *Atriplex glabriuscula* Edmonds, *Allium schoenoprasum* L., *Blysmus rufus* (Huds.) Link., *Sonchus arvensis* L., *Primula finmarchica* Jacq., *Archangelica litoralis* (Fries) Agardh., *Juncus filiformis* L., *Eleocharis uniglumis* (Link.) Schult., *Galium palustre* L., *Leontodon autumnalis* L., *Euphrasia wettsteinii* Gusarova, *Bistorta vivipara* (L.) Delarble, *Triglochin palustre* L., *Ligusticum scoticum* L.), два вида на литорали (*Salicornia europaea* L., *Bolboschoenus maritimus* L.) и два вида (*Ruppia maritima* L., *Zostera marina* L.) на сублитории.

У данных видов были измерены толщина листа и количество устьиц в 1 мм² на верхней и нижней сторонах листа (рис. 2, 3). Полученные результаты по группам видов также показали достоверное различие по толщине листа и количеству устьиц. Эти результаты подтвердили данные по РСА и показали связь

зональной структуры побережья и двух морфологических показателей листьев растений всех зон побережья (толщина листа и количество устьиц).

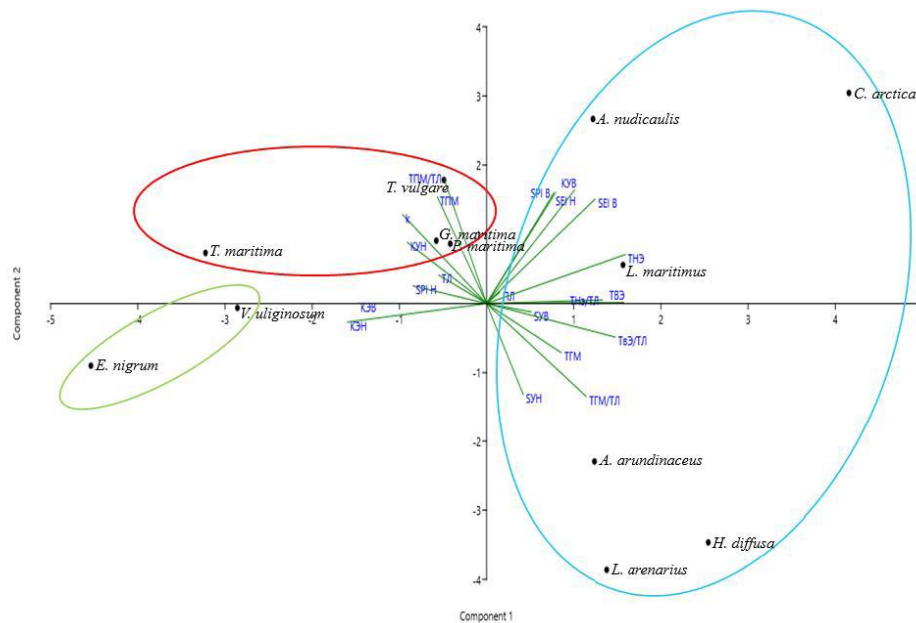


Рис. 1. Диаграмма рассеивания первых двух компонент (PC1 и PC2) PCA

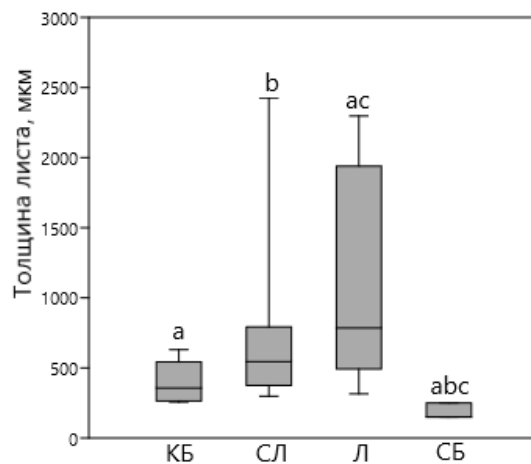


Рис. 2. Толщина листа растений, произрастающих на разных зонах побережья Белого моря. Условные обозначения: КБ – коренной берег, СЛ – супралитораль, Л – литораль, СБ – сублитораль. Различия достоверны при $p < 0.05$

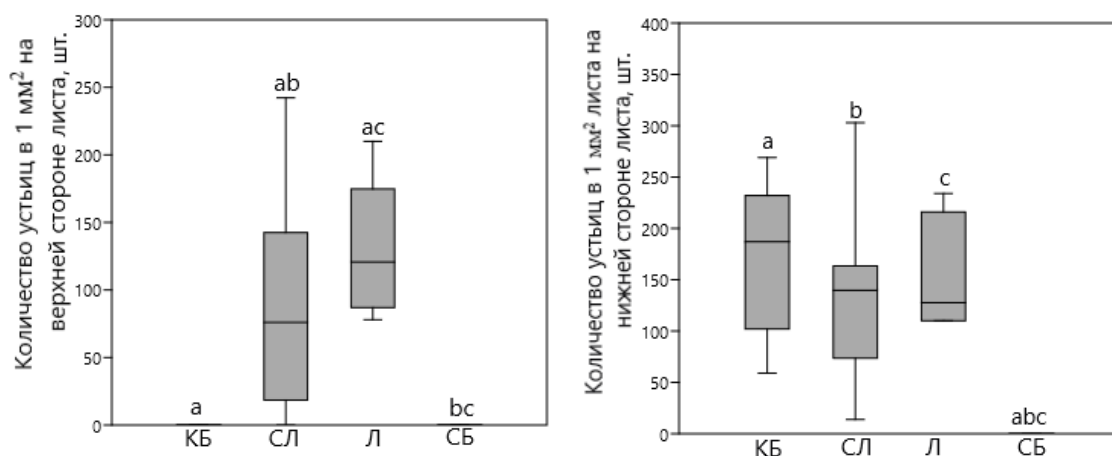


Рис. 3. Количество устьиц в 1 мм² на верхней и нижней сторонах листа растений, произрастающих на разных зонах побережья Белого моря. Условные обозначения: см. рис. 2. Различия достоверны при $p < 0.05$

3.2. Анатомо-морфологические особенности листьев литоральных галофитов в зависимости от занимаемого экотопа на побережье Белого моря

На литорали доминируют три вида галофитов (*T. vulgare*, *P. maritima*, *T. maritima*). У данных видов были исследованы морфолого-анатомические показатели листа растений, произрастающих вдоль трансекты от коренного берега до средней литорали. На всех зонах приморской территории был обнаружен только *T. maritima*, на супралиторали и литорали – *P. maritima*, на литорали – *T. vulgare*. В ходе исследования было установлено, что такие показатели, как площадь листа, сухая масса листа, SLA, толщина листа, толщина губчатого мезофилла, толщина верхней и нижней эпидермы, количество устьиц в 1 мм² листа, площадь устьиц, SEI и SPI, не изменялись у растений *T. maritima* на супралиторали, верхней и средней литорали. Однако было отмечено резкое снижение данных показателей у растений *T. maritima*, произрастающих на коренном берегу.

У растений *T. vulgare* и *P. maritima*, произрастающих на средней литорали, установлено снижение площади и толщины листа, сухой массы листа, толщины палисадного и губчатого мезофилла по сравнению с растениями верхней литорали. Тогда как толщина нижней и верхней эпидермы, площадь устьиц, SEI и

SPI не изменялись, за исключением повышения SPI на верхней стороне листа у *T. vulgare* на средней литорали. Также было отмечено снижение количества устьиц на верхней и нижней сторонах листа у растений *T. vulgare* и *P. maritima* на 30–40 % на верхней литорали, что их объединяет с группой супралиторальных растений. Выявлена различная реакция трех исследованных галофитов на градиент затопления: у *T. maritima* не выявлено значимых изменений, а у *T. vulgare* и *P. maritima* отмечены изменения структур листа у растений, произрастающих на супралиторали, верхней и средней литорали.

3.3. Сравнительное исследование функциональных характеристик литоральных галофитов в суточном цикле на литорали Белого моря

Анализ величины устьичной щели и значений устьичной проводимости.

Было проведено исследование трех литоральных видов растений в суточном ритме приливо-отливного цикла: *P. maritima*, *T. vulgare*, *T. maritima*. Исследование растений *P. maritima* на средней литорали позволило установить двухвершинную кривую (рис. 4), на которой максимальные значения устьичной проводимости и величины устьичной щели наблюдались в полный отлив и полный прилив. Аналогичные данные были получены по *T. vulgare*. На верхней литорали значения устьичной проводимости растений *P. maritima* достигали максимальных значений в утренние и вечерние часы (см. рис. 4).

Отличную от *P. maritima* картину мы получили у *T. maritima* в суточном цикле. Исследование позволило установить одновершинную кривую у *T. maritima* (см. рис. 4), на которой максимальные значения устьичной проводимости (ширины устьичной щели) наблюдались в дневное время во время полного отлива. Во время полного погружения значения устьичной проводимости снижались, но устьичная щель оставалась открытой под водой. У растений *T. maritima* на верхней литорали ситуация была сходна с растениями *P. maritima* (см. рис. 4).

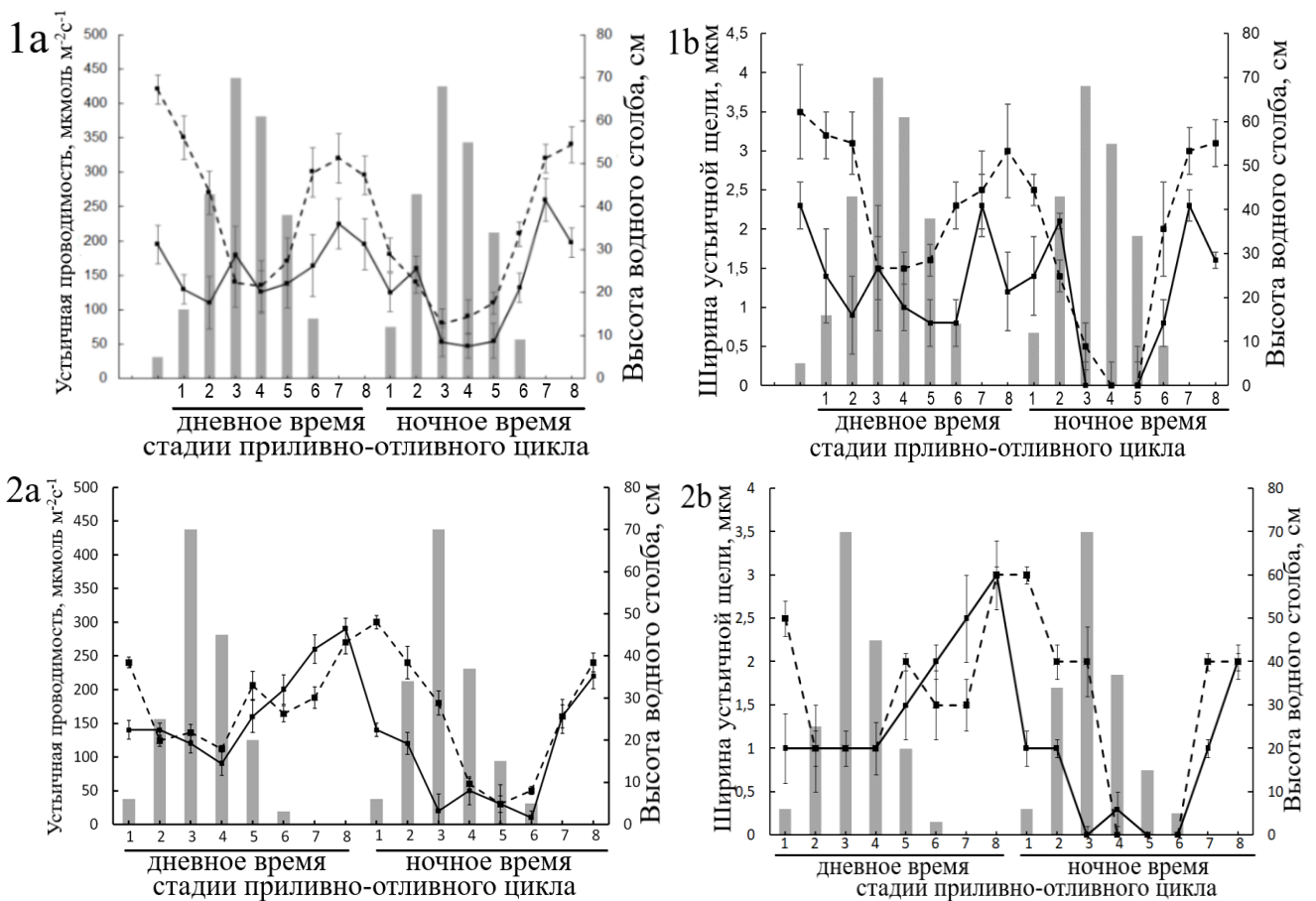


Рис. 4. Устьичная проводимость (а) и ширина устьичной щели (б)

P. maritima (1) и *T. maritima* (2) на средней литорали (сплошная линия) и верхней литорали (пунктирная линия) Белого моря в солнечный день

Показатели интенсивности флуоресценции хлорофилла *a*. У растений *P. maritima* и *T. vulgare* после начала прилива и до максимального его уровня значения F_0 и F_m снижаются, но снова повышаются при выходе растений из затопления (рис. 5).

Высокие значения F_v/F_m отмечены во время длительного нахождения растений *T. vulgare* и *P. maritima* в стабильных условиях полного отлива, тогда как в условиях длительного полного затопления данный показатель снижался (см. рис. 5). Во время нахождения растений *P. maritima* на приливе (под водой) и на отливе (осушка) наблюдались максимальные значения NPQ (см. рис. 5), тогда как у *T. vulgare* данный показатель не изменялся в течение приливо-отливного цикла.

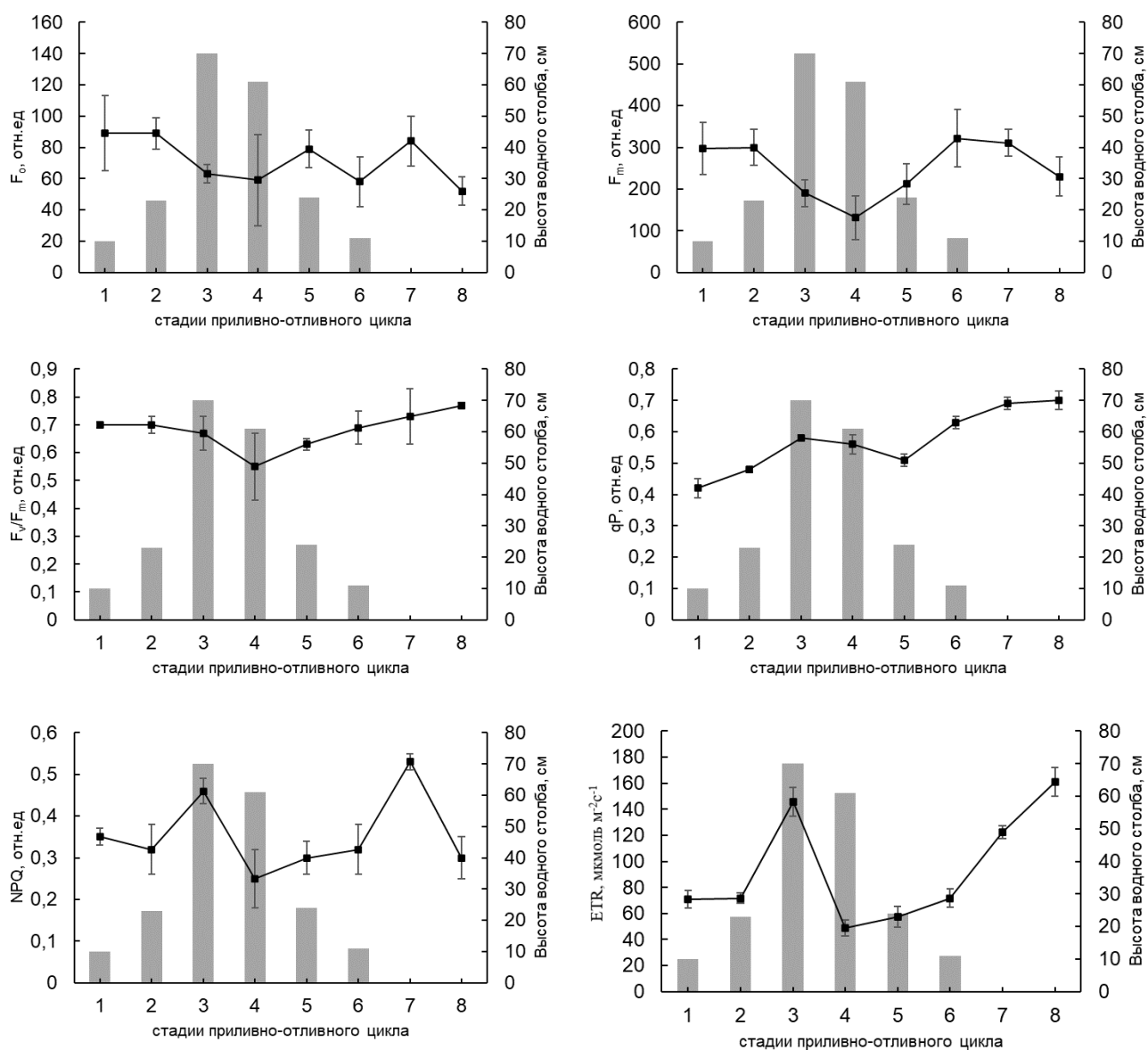


Рис. 5. Показатели флуоресценции хлорофилла *a* у *P. maritima* во время приливо-отливного цикла. Сплошная линия – средняя литораль. Гистограмма – высота водного столба

Максимальные значения ETR у *T. vulgare* наблюдались в переходные стадии приливо-отливного цикла, тогда как у *P. maritima*, наоборот, максимальные значения ETR отмечались в полный прилив и полный отлив. Показатель qP имел максимальные значения во время полного прилива и полного отлива у обоих видов. Во время отлива данный показатель был выше на 15 % у *T. vulgare* и на 20 % у *P. maritima* в период полного отлива по сравнению с данным показателем в полный прилив (см. рис. 5).

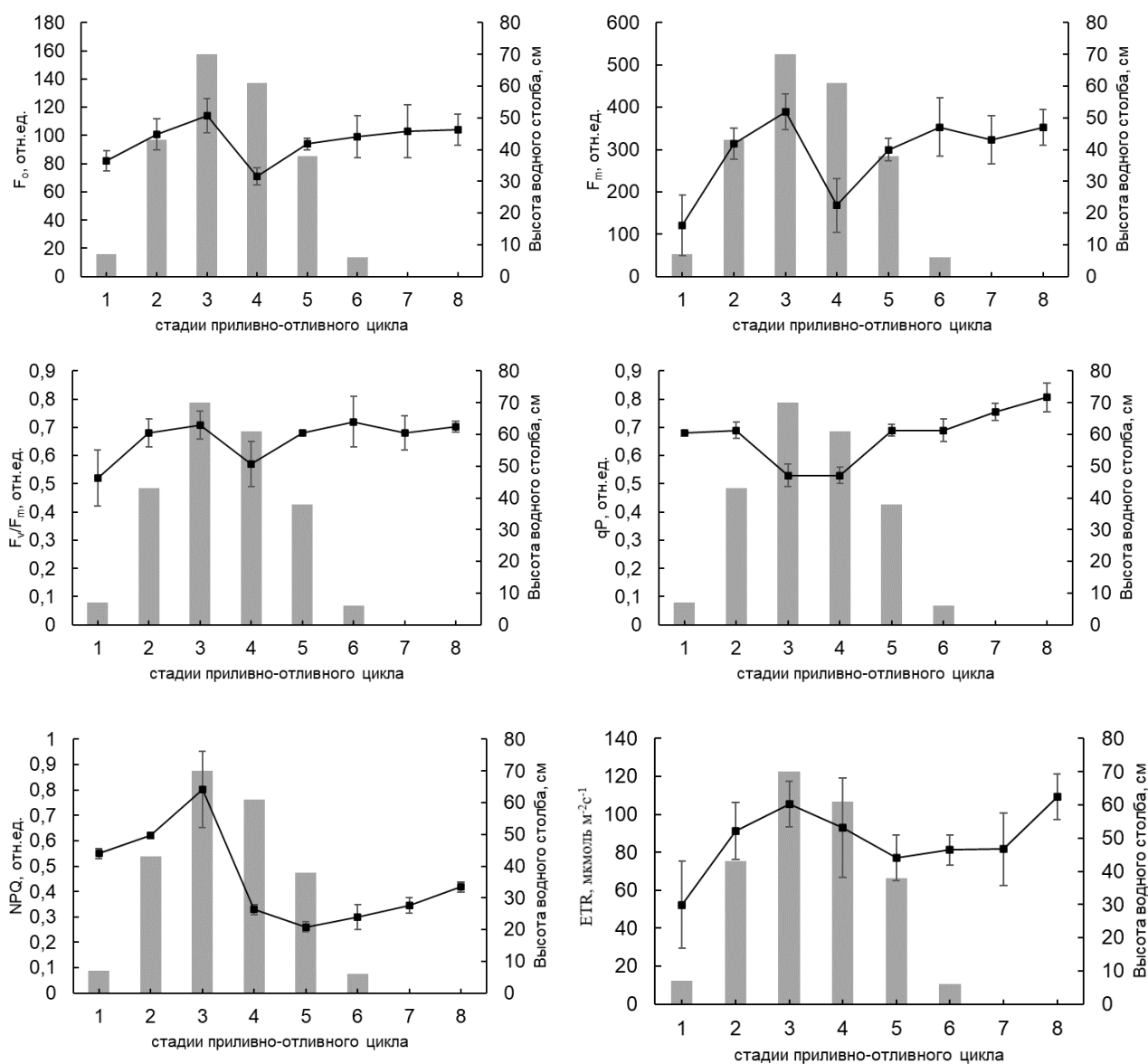


Рис. 6. Показатели флуоресценции хлорофилла *a* у *T. maritima* во время приливо-отливного цикла. Сплошная линия – средняя литораль. Гистограмма – высота водного столба

У растений *T. maritima* значения F_0 , F_m и F_v/F_m были высокими в начале прилива, в полный отлив и в переходные стадии (см. рис. 6). При длительном нахождении в условиях полного прилива эти показатели имели минимальные значения. Максимальные значения NPQ были отмечены в начале полного прилива. Максимальные значения ETR были отмечены в периоды полного прилива и полного отлива. Показатель qP имел максимальные значения в условиях полного отлива, тогда как в условиях полного прилива снижался на 37 % (см. рис. 6).

В процессе затопления большинство показателей интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* у всех исследованных видов или не изменялись, или увеличивались, а в период длительного затопления в разной степени снижались и возрастали с началом отлива. Однако на всех этапах приливно-отливного цикла по показателям флуоресцентного анализа фотосинтетический аппарат исследованных видов галофитов оставался, в разной степени, в функционально активном состоянии.

Исследования фотосинтеза. Сравнительные исследования интенсивности фотосинтеза, транспирации, устьичной проводимости и внутренней концентрации CO₂ проводили у видов *T. vulgare*, *T. maritima*, *P. maritima* в естественных условиях произрастания на отливе. Наиболее высокая функциональная активность по всем исследуемым показателям оказалась у *P. maritima*. Изучение потенциальных возможностей фотосинтетического аппарата растений при повышенной концентрации CO₂ показало, что интенсивность фотосинтеза увеличивается у *T. maritima* почти в 6 раз, у *T. vulgare* в 7 раз, а у *P. maritima* только в 2.5 раза. Эти данные важны для прогноза изменений растительности приморских территорий в условиях глобального изменения климата.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морские побережья представляют собой среду, характеризующуюся тесным взаимодействием абиотических и биотических факторов, которые могут резко меняться на расстоянии нескольких метров, приводя к зональности растительных сообществ вдоль градиента затопления на побережье (Bertness, 1991; Penning et al., 2005; Zheng et al., 2016; Ciccarelli & Vona, 2022). Такая нестабильность условий на морских побережьях делает их особенно важными для понимания взаимодействий между абиотическими процессами и структурно-функциональными особенностями растений (Ciccarelli & Vona, 2022).

Исследование структурных показателей листа вдоль градиента затопления на побережье Белого моря показало, что по 21 морфолого-анатомическому признаку листа группа растений, произрастающих на супралиторали, оказалась

наиболее гетерогенной. Однако в работе выявилось четкое разделение растений, произрастающих на коренном берегу и литорали. Для литоральных видов характерно увеличение площади и толщины листа, толщины палисадного и губчатого мезофилла, толщины верхней и нижней эпидермы. Однако количество клеток эпидермы на нижней и верхней сторонах листа, коэффициент палисадности понижались у этих видов по сравнению с растениями коренного берега. Результаты показали, что литоральные виды и близкие к ним супралиторальные развивали суккулентное строение листа и имели амфистоматические листья, что является морфологическим признаком, часто встречающимся у прибрежных растений во всем мире (Arruda et al., 2009; Perrone et al., 2015; Ciccarelli & Vona, 2022). Установлено, что растения с амфистоматическими листьями обладают повышенной эффективностью фотосинтеза (Rotondi et al., 2003). Мелкие размеры устьиц и их высокая плотность коррелируют с более высокой фотосинтетической способностью (Drake et al., 2013). В работе R. D. Spence et al. (1986) показано, что небольшие замыкающие клетки позволяют устьицам оставаться открытыми в неблагоприятных условиях произрастания, обеспечивая баланс между фотосинтетическим усвоением углерода и избыточной транспирацией.

На основании исследования структурно-функциональных особенностей было выделено два типа растений, которые различались по реакции на действие приливно-отливного цикла: виды-мезофиты *Tripolium vulgare*, *Plantago maritima* и гигрофит *Triglochin maritima*. Так, у *T. maritima* наблюдались одновершинные кривые показателей интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* и устьичной проводимости с пиком на отливе в приливно-отливной цикл. В условиях длительного погружения в прилив устьичная проводимость и показатели флуоресценции хлорофилла *a* снижаются. Это может быть связано с чрезвычайно развитой у данного вида системой межклетников. Аэренхиму можно увидеть во всех органах *T. maritima*, тогда как у мезофитов она развита только в корне. Обильно развитая аэренхима обеспечивает *T. maritima* запас газов, образующихся в результате фотосинтеза и дыхания на отливе. Этим резервом растение может

компенсировать недостаток газов в период погружения во время прилива. Однако при более длительном погружении запас газов активно расходуется и показатели снижаются.

У мезофитов *T. vulgare* и *P. maritima* наблюдается двухвершинная кривая по показателям устьичной проводимости, ширины устьичной щели и некоторым показателям флуоресценции хлорофилла *a*. Это позволяет предположить более высокую функциональную активность данных видов в условиях длительного затопления по сравнению с гигрофитом *T. maritima*. В литературе приводятся данные об участии CO₂-концентрирующего механизма (Bowes et al., 2002) в процессе подводного фотосинтеза у растений затопляемых местообитаний с использованием растворенного в воде HCO₃⁻ (Maberly, Madsen, 2002) в качестве источника углекислого газа. Основываясь на полученных данных, можно предположить наличие данного механизма в процессе подводного фотосинтеза у *Tripolium vulgare* и *Plantago maritima*. Экспериментальный факт открытых устьиц у растений при полном приливе поддерживает гипотезу о существовании механизма, благодаря которому бикарбонат поступает из воды через устьица и способствует увеличению его концентрации в тканях листа. Этот механизм может поддерживаться свойством гидрофобности листа, которое отмечается у многих растений, подвергающихся затоплению. На поверхности таких листьев под водой могут образовываться уникальные газовые пленки, участвующие в подводном газообмене (Winkel et al., 2016). В эту группу растений входит рис, у которого обнаружены гены, контролирующие синтез растительного воска на поверхности эпидермы листьев, обеспечивающий гидрофобную структуру поверхности листа (Kurokawa et al., 2018) и создающий условия для улучшения снабжения растения CO₂.

Полученные данные дают возможность объяснить высокую суточную биологическую продуктивность растений, произрастающих на приливно-отливной зоне, которые в период вегетации накапливают биомассу, сходную или большую по сравнению с растениями на супралиторали (Сергиенко и др., 2016). В условиях вегетации во время увеличения длительности светового дня («белые

ночи») на побережье Белого моря эти растения остаются функционально активными большую часть суток по сравнению с растениями на более низких широтах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В литературе известно (Толмачев, Юрцев, 1970), что приморская флора Голарктических морей, к которым относится и Белое море, является сравнительно новым образованием, становление которой продолжается и в настоящее время. Большое разнообразие географических элементов и экологических групп во флоре приморских территорий подтверждает данный факт и обеспечивает широкий диапазон различных путей формообразования растений и их адаптации на приморских территориях (Сергиенко, 2008; Марковская и др., 2010; Kosobryukhov et al., 2012; Markovskaya et al., 2015; Kosobryukhov, Markovskaya, 2016).

Флористические и геоботанические исследования на побережье Белого моря выявили закономерности формирования растительных сообществ по трансекте от уреза воды до коренного берега (Заславская, 2007; Сергиенко, 2010). В наших исследованиях показано, что распределение видов по градиенту условий на прибрежных территориях тесно связано с параметрами устьичного аппарата. Устьица отсутствуют у морских трав на сублиторали, затем появляются у растений литорали с максимальными параметрами на обеих сторонах листа, ближе к берегу количество устьиц постепенно уменьшается на верхней и увеличивается на нижней стороне, тогда как на коренном берегу устьица остаются только на нижней стороне листа. Эта закономерность свидетельствует о ведущей роли приливно-отливного цикла в формировании растительной зональности на приморских территориях. Исследования изменений различных параметров у растений на литорали показали, что выделяются две стратегии адаптации растений на действие приливно-отливной динамики: функциональная (активная), которую имеют виды *Plantago maritima*, *Tripolium vulgare*, и структурная (пассивная), которую имеет вид *Triglochin maritima*.

ВЫВОДЫ

1. Сравнительный анализ количественных структурных особенностей листа 35 видов парциальной флоры показал ведущее влияние приливно-отливного цикла на формирование зональной структуры растительности в соответствии со структурой побережья: коренной берег, супралитораль, литораль и сублитораль.

2. На основании РСА было выделено три группы растений, которые различались по параметрам устьичного аппарата. Установлено, что ведущим показателем, определяющим зональность распределения растений на приморских территориях, является устьичный аппарат приморских растений. Выделенные группы оказались сходными с ранее предложенной классификацией растительности приморских экотопов на основании геоботанического подхода (Заславская, 2007).

3. Сравнительный анализ реакции литоральных галофитов показал существование двух стратегий адаптации растений к условиям затопления. Первая стратегия – функциональная (активная), вторая стратегия – структурная (пассивная). В первой стратегии у растений идет активная ассимиляционная деятельность в условиях приливно-отливной динамики за счет контакта с внешней средой через открытые устьяца в течении всех стадий приливно-отливного цикла, а у растений со второй стратегией функциональная активность снижается при отсутствии контакта с внешней средой за счет минимального открытия устьиц во время затопления. Сравнительный анализ реакции двух групп видов дает основание на выдвижение гипотезы о существовании двух стратегий адаптации растений к условиям затопления.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи из изданий, рекомендованных ВАК

1. Морозова, К. В. Анатомо-морфологическая характеристика листьев астры солончаковой (*Aster tripolium* L.) на побережье Белого моря / К. В. Морозова, **Е. Н. Гуляева**, Е. Ф. Марковская // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2014. – Т. 2, № 8. – С. 21–25.
2. Фотосинтез и анатомо-морфологическая характеристика листьев астры солончаковой на побережье Белого моря / Е. Ф. Марковская, А. А. Кособрюхов, К. В. Морозова, **Е. Н. Гуляева** // Физиология растений. – 2015. – Т. 62, № 6. – С. 847–853.
3. Анатомо-морфологическая характеристика листьев доминантных видов на побережье Баренцева моря / **Е. Н. Гуляева**, К. В. Морозова, Е. Ф. Марковская, Н. Н. Николаева, Д. С. Запелалова // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2016. – № 2 (155). – С. 13–19.
4. Марковская, Е. Ф. Роль устьиц в адаптации растений *Plantago maritima* L. к приливно-отливной динамике на литорали Белого моря / Е. Ф. Марковская, **Е. Н. Гуляева** // Физиология растений. – 2020. – Т. 67 (1). – С. 75–83.

Глава в коллективной монографии

5. Photosynthesis of Two Halophytes of Coastal Zone of Holarctic Seas: The Structure and Functional Aspects / Е. F. Markovskaya, А. А. Kosobryukhov, А. А. Starodubtseva, **Е. N. Gulyaeva** // Environment and Photosynthesis: A Future Prospect. India: Studium Press. – 2018. – P. 381–401.

Статьи в других журналах и материалах конференций

6. Structural and functional features of the leaves of the dominant plants in the tidal zone of the White Sea / Е. F. Markovskaya, **Е. N. Gulyaeva**, К. V. Morosova, L. A. Sergienko // Plant Archives. – India, 2017. – Vol. 17, no. 2. – P. 1685–1692.
7. **Гуляева, Е. Н.** Структурно-функциональные особенности листьев галофитов Белого моря в условиях техногенной нагрузки / Е. Н. Гуляева // Проблемы современной науки и образования. – 2017. – № 33 (115). – С. 11–16.
8. **Гуляева, Е. Н.** Структурные особенности листьев растений западного побережья Белого моря / Е. Н. Гуляева, Е. Ф. Марковская // Матер. IX Съезда Общества физиологов растений России; Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Физиология растений – основа создания растений будущего». – Казань, 2019. – URL: <https://congresskazan2019.ofr.su/viewthesis?id=472>. – Текст: электронный.
9. Марковская, Е. Ф. Регуляция суточной активности галофитов приливно-отливной зоны Белого моря / Е. Ф. Марковская, **Е. Н. Гуляева**, А. А. Кособрюхов // Матер. IX Съезда Общества физиологов растений России; Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Физиология растений – основа создания растений будущего». – Казань, 2019. – URL: <https://congresskazan2019.ofr.su/viewthesis?id=470>. – Текст: электронный.
10. Markovskaya, E. F. Daily activity of two halophytes under tidal dynamics on the White sea coast of North-West Russia / Е. F. Markovskaya, **Е. N. Gulyaeva**, А. А. Kosobryukhov // Materials of the International Conference «Scientific research of the SCO countries: synergy and integration». – Beijing, China: Scientific publishing house Infinity, 2019. – Part 2. – P. 138–146.
11. Markovskaya, E. F. Anatomical and physiological adaptations for maintaining photosynthesis efficiency in halophytes under tidal cycle conditions on the White Sea coast / Е. F. Markovskaya, **Е. N. Gulyaeva** // 10th International Conference «Photosynthesis and Hydrogen Energy Research for Sustainability-2019» in honor of Kimiyuki Satoh, Tingyun Kuang, Cesare Marchetti, and Anthony Larkum. – Saint Petersburg, Russia, 2019. – P. 126.
12. **Гуляева, Е. Н.** Мезоструктура фотосинтетического аппарата растений-галофитов на приливно-отливной зоне Голарктических морей / Е. Н. Гуляева, Е. Ф. Марковская, К. В. Морозова // Матер. Годичного собрания ОФР, науч. конф. и школы для молодых ученых

«Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты» – М.: Изд-во АНО «Центр содействия научной, образовательной и просветительской деятельности «Соцветие», 2017. – С. 148.

13. **Gulyaeva, E. N.** Phytomonitoring of coastal areas of northern seas / E. N. Gulyaeva, A. A. Starodubtseva // First European Symposium “Research, Conservation and management of biodiversity in the Europeans Seashores” – RCMBES. – 2017. – Primorsko. Bulgaria, 2017. – Vol. 1. – P. 42.

14. Features of functioning of plants and lichens on coastal wetlands of Holarctic seas / E. F. Markovskaya, A. A. Kosobryukhov, L. A. Sergienko, A. V. Sonina, A. A. Starodubtseva, K. V. Morosova, **E. N. Gulyaeva** // First European Symposium “Research, Conservation and management of biodiversity in the Europeans Seashores” – RCMBES. – 2017. – Primorsko. Bulgaria, 2017. – Vol. 1. – P. 62.

15. **Гуляева, Е. Н.** Фотосинтетические пигменты и биомасса руппии морской *Ruppia maritima* L. / Е. Н. Гуляева, А. А. Стародубцева // Матер. XIV Всерос. научно-практич. конф. с междунар. участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем». – Киров: ВятГУ, 2016. – Кн. 2. – С. 132–136.

16. **Гуляева, Е. Н.** Адаптивные механизмы устьичного аппарата листьев *Triglochin maritima* L. на приливно-отливной зоне северных морей / Е. Н. Гуляева, Е. Ф. Марковская // Матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием «Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа». – Мурманск: Изд-во ЮНЦ РАН, 2016. – Вып. 13. – С. 82–83.

17. **Гуляева, Е. Н.** Сравнительный анализ анатомического строения листа видов рода *Triglochin* L. в приморских сообществах на побережье Белого моря / Е. Н. Гуляева, К. В. Морозова // Матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвященной 70-летию КарНЦ РАН «Роль науки в решении проблем региона и страны. Фундаментальные и прикладные исследования». – Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2016. – С. 113.

18. **Гуляева, Е. Н.** Анатомические особенности листьев подорожника морского на литорали западного побережья Белого моря / Е. Н. Гуляева, К. В. Морозова // Матер. Междунар. научно-практич. конф. «Современные тенденции в науке, технике, образовании». Часть 1. – Смоленск: ООО «Новаленсо», 2016. – С. 142–146.

19. Морозова, К. В. Анатомо-морфологические особенности доминантных видов галофитов в условиях приливно-отливной зоны Белого моря (Карелия) / К. В. Морозова, **Е. Н. Гуляева** // Матер. Всерос. науч. конф. «Механизмы устойчивости и адаптации биологических систем к природным и техногенным факторам». – Киров: Изд-во ООО «ВЕСИ», 2015. – С. 141–144.

20. **Гуляева, Е. Н.** Анатомическая характеристика листьев подорожника морского (*Plantago maritima* L.) в приморских сообществах западного побережья Белого моря / Е. Н. Гуляева // Матер. XXII междунар. молодеж. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «ЛОМОНОСОВ». – Москва, 2015. – URL: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2015/data/section_2_6940.htm. – Текст: электронный.

21. Морозова, К. В. Анатомо-морфологические особенности листьев астры солончаковой (*Aster tripolium* L.) и млечника морского (*Glaux maritima* L.) в условиях приливно-отливной зоны Белого моря / К. В. Морозова, **Е. Н. Гуляева** // Матер. VIII Съезда Общества физиологов растений России; Всерос. науч. конф. и школа для молодых ученых «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий». – Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2015. – С. 361.