

## Жизненные стратегии доминантных видов растений на литорали Белого моря

### Life strategies of dominant plant species in the White Sea littoral zone

Сони́на А. В., Дьячкова Т. Ю., Морозова К. В.

Sonina A. V., Dyachkova T. Yu., Morozova K. V.

Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Россия. E-mail: [angella\\_sonina@mail.ru](mailto:angella_sonina@mail.ru)  
Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

**Реферат.** Изучение механизмов адаптаций растений к нестабильным условиям литоральной зоны приливо-отливных морей является слабоизученной темой. В настоящей работе выявлены морфологические и анатомические адаптивные признаки *Triglochin maritima* L. и *Plantago maritima* L., обеспечивающие их жизненную стратегию в условиях постоянной нестабильности среды. Исследование проведено на Поморском берегу западного побережья Белого моря (пос. Растьनावолок Беломорского района Республики Карелия) в 2020–2022 гг. *T. maritima* и *P. maritima* доминируют в растительных сообществах литорали, занимая сходные биотопы. Выявлено, что у *P. maritima* в таких условиях формируются две биоморфы (розеточная и верхнерозеточная), хорошо развиты покровные и механические ткани корня и розеточных побегов как адаптация к подвижности почвенного субстрата и водной массы во время приливных нагонов, к засыпанию грунтом во время приливов и штормов. Развитие в листьях водозапасающей паренхимы (суккулентность) является адаптацией к потере воды в условиях засоления среды. У *T. maritima* адаптивными признаками являются большая продукционная емкость подземной части клона, развитие механической ткани в корневище и во влагалищах фотосинтезирующих и отмерших листьев. Корневище кольцеобразной формы с укороченными междоузлиями, где сохраняются склерифицированные влагалища отмерших листьев, обеспечивает прочное укоренение в подвижном субстрате, реализацию жизненной стратегии «фаланги» и экосистемную инженерную функцию в биотопе.

**Ключевые слова.** Литораль Белого моря, морфологические и анатомические признаки, стратегия жизни, *Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L.

**Summary.** The study of the mechanisms of plant adaptation to the unstable conditions of the littoral zone of tidal seas is a poorly studied topic. The goal is to identify the morphological and anatomical adaptive characters of *Triglochin maritima* L. and *Plantago maritima* L. and their life strategy. The study was carried out on the Pomeranian coast of the western coast of the White Sea, in the vicinity of the village Rastnavolok, Belomorsky district of the Republic of Karelia in 2020–2022. *T. maritima* and *P. maritima* dominate in the plant communities of the littoral zone, occupying similar biotopes. It was revealed that in *P. maritima* under such conditions two biomorphs are formed (rosette and upper rosette), and the integumentary and mechanical tissues of the root and rosette shoots are well developed. This is an adaptation to the mobility of the soil substrate and water mass during tidal surges, to falling asleep with soil during tides and storms. Succulence (development of water-storing parenchyma in leaves) is an adaptation to water loss under salinity conditions. In *T. maritima*, adaptive traits are the large production capacity of the underground part of the clone, the development of mechanical tissue in the rhizome and in the sheaths of photosynthesizing and dead leaves. The rhizome is ring-shaped with shortened internodes, where sclerotized sheaths of dead leaves are preserved, provides strong rooting in a moving substrate, the implementation of the «phalanx» life strategy and ecosystem engineering function in the biotope.

**Key words.** Life strategy, littoral of the White Sea, morphological and anatomical characters, *Plantago maritima* L., *Triglochin maritima* L.

**Введение.** Согласно наиболее популярной концепции Л. Г. Раменского и Дж. Грайма понятие «жизненная стратегия» включает сочетание морфологических, анатомических и ценотических признаков растений, которые обеспечивают виду возможность к освоению пространства и выполнению определенной роли в экосистеме (Saugier, 2001). Каждый вид растения имеет собственный набор та-

ких признаков. Актуальным в настоящее время является изучение механизмов адаптаций растений к нестабильным или нарушенным местообитаниям, которые позволяют им сохранить свои доминирующие позиции в растительных сообществах и обеспечивают самосохранение популяций на таких территориях. Важную роль в адаптации растений к особенностям биотопов играют как формирование особых биоморф и морфологических структур побеговой системы (Османова, 2009), так и формирование анатомических структур органов (Воронкова и др., 2008; Grigore, 2019).

В условиях побережья Белого моря, расположенного в арктическом регионе с выраженной приливно-отливной динамикой (Марковская и др., 2010) доминирующими видами литорали являются *Triglochin maritima* L. (триостренник морской) и *Plantago maritima* L. (подорожник морской), которые занимают сходные местообитания, реализуют сходные экологические ниши. Это определило цель настоящего исследования: выявление морфологических и анатомических признаков *T. maritima* и *P. maritima*, обеспечивающих их жизненную стратегию.

**Материалы и методы.** Исследование проведено на Поморском берегу западного побережья Белого моря, в окр. пос. Растьनावолок Беломорского района Республики Карелия (64°22'81"N, 35°93'14"E) в 2020–2022 гг. Место исследования представляет собой фрагмент марша – аккумулятивного ландшафта береговой зоны с отложениями глины, песка, гальки в результате приливных нагонов. Микрорельеф не выражен, дренаж слабый, застойное переувлажнение сохраняется в течение ряда лет. Мезорельеф в пределах литорали сформирован выходом каменисто-глибового вала в нижней части литорали. Соленость воды в месте исследования на литорали составляла на разных участках от 10 до 22 ‰, средняя величина прилива 1 м, наибольшая – 2 м.

*Triglochin maritima* – циркумбореальный умеренно-арктический вид, широко представленный в прибрежных экосистемах Голарктических морей и в других растительных сообществах водно-болотных угодий (Цвелев, 2000). Биоморфа – первичнокорневищное недерновое многолетнее поликарпическое травянистое растение (Бобров, 2018). В районе исследования *T. maritima* произрастает на всей литорали – от линии уреза воды во время отлива до коренного берега.

*Plantago maritima* – гипоарктический евразийский вид, встречается на побережье Белого моря, Балтийского моря, в Средней полосе России (солонцы, солончаки), в Средней и Центральной Азии, в Сибири, на атлантическом и тихоокеанском побережьях Америки (Цвелев, 2000). Биоморфа – стержнекорневое каудексовое многолетнее травянистое растение. В районе исследования популяция *P. maritima* занимает только среднюю и верхнюю литораль.

В пределах литорали (в трех зонах: нижняя литораль – у уреза воды, средняя литораль и верхняя литораль – у коренного берега) выбраны модельные клоны изучаемых видов для морфолого-анатомического анализа вегетативных органов. Морфологический анализ выполнен на генеративных побегах (n = 10). В лабораторных условиях измеряли высоту растений по длине цветоноса, длину соцветия, дополнительно у *P. maritima* длину (при наличии) удлинённых верхних междуузлий розеточного побега, у *T. maritima* дополнительно определяли весовое соотношение биомассы надземной и подземной частей клона.

Для выполнения анатомического исследования вегетативных органов в полевых условиях растения фиксировали в 70% этиловом спирте. У растений *T. maritima* анализировали структуру корневищ, влагалищ фотосинтезирующих и отмерших листьев, у растений *P. maritima* – сформированные листья без признаков повреждения, стебли и удлинённые верхние междуузлия розеточных побегов, главные корни. Анализ поперечных срезов выполнен при помощи светового микроскопа МИКМЕД–6 (ЛОМО, Россия) с использованием окуляр-микрометра WF10X/22 мм при увеличении 4×, 10×, 40×. Для выявления одревесневших структур препараты окрашивали раствором флороглюцина и 10% соляной кислотой.

**Результаты.** *Plantago maritima* – розеточное растение с симподиальным ветвлением. Все ассимилирующие листья сосредоточены в прикорневой розетке, сформированной брахибластом. Цветоносные побеги представлены одним вытянутым междуузлем – цветочной стрелкой. Согласно Г. О. Османовой (2009), для *P. maritima* характерны две биоморфы – розеточная и верхнерозеточная, которая формируется за счет удлинения верхнего междуузлия розеточного побега. В исследованной популяции *P. maritima* отмечены особи разного календарного возраста: в виде одиночных розеток, молодых и зрелых клонов (рис. 1), а также в двух характерных для вида биоморфах – розеточной (рис. 2А) и верхнерозеточной (рис. 2В).



Рис. 1. Разновозрастные особи *Plantago maritima*.



А

В

Рис. 2. Биоморфы *Plantago maritima*: А – розеточный побег, В – верхнерозеточные побеги в составе клона с выраженным верхним удлинённым междоузлем (фото А. В. Соиной).

В данных условиях произрастания розеточные побеги имели высоту в пределах 1–17 см, соцветие длину 3–22 см и в случае формирования биоморфы второго типа удлинённое междоузлие 1–5 см.

Формирование верхнерозеточной биоморфы выявлено только у особей в нижней и верхней литорали, что позволяет растениям адаптироваться к засыпанию грунтом и сильному волновому воздействию во время приливов и периодических штормов (Сокина и др., 2023). Наличие двух биоморф обеспечивает широкий диапазон местообитаний на литорали.

*Triglochin maritima* по фитоценотической биоморфе относится к неявиополицентрическому типу (Ценопопуляции..., 1976). У взрослых растений имеется несколько центров разрастания, близко расположенных и практически трудно различимых, фитомасса распределена по площади, занимаемой особью, относительно равномерно в пределах 1–2 м<sup>2</sup>. Надземный розеточный побег имеет укороченный стебель, 6–7 двурядно расположенных листьев с мясистыми расширенными влагалищами, подземная часть клона представлена прочным корневищем с многочисленными корнями и отмершими прошлогодними влагалищами листьев (рис. 3).

Детальный разбор модельного клона, показал, что его разрастание и накопление общей биомассы идет за счет ветвления короткого корневища (в виде «сетки»), на котором сформирована густая «щетка» из прочно сидящих и близко расположенных влагалищ отмерших листьев, большого числа придаточных корней и ежегодно образующихся рамет разного онтогенетического возраста (рис. 4). Отмечено значительное преобладание по массе системы подземных органов. При общей биомассе клона 534 г. больше половины ее (355 г.) составила подземная часть (корневище с придаточными корнями и остатками влагалищ).



Рис. 3. Часть клона *Triglochin maritima* с корневищем, придаточными корнями, влагалищами отмерших прошлогодних листьев и надземными побегами текущего года (фото А. В. Сониной).

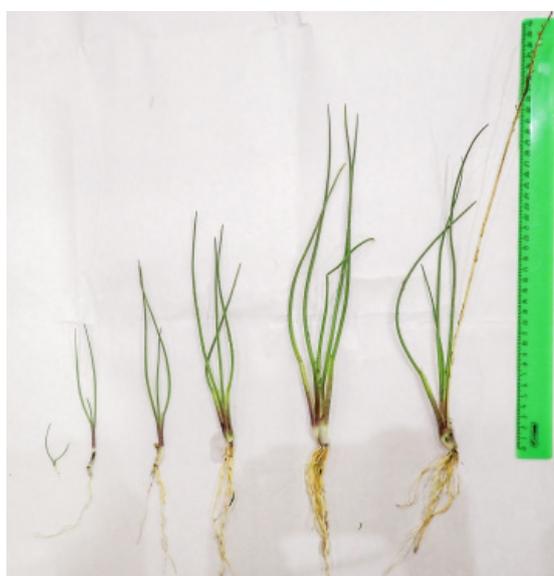


Рис. 4. Разновозрастные раметы *Triglochin maritima* (фото А. В. Сониной).

В анатомической структуре обоих видов имеются черты своеобразия и сходства. У *T. maritima* основной объем листа занимает хорошо развитая аэренхима, мезофилл имеет центрический тип строения (Морозова, Анисимова, 2015). Воздухоносные полости отмечены в первичной коре корневища и придаточных корнях. В вегетативных органах хорошо развиты механические ткани. Так, во влагалищах фотосинтезирующих и отмерших листьев сформированы склеренхимные волокна вокруг проводящих пучков, мелкие жилки – ксилемные пучки, выполняют, кроме основной, и механическую функцию. Во влагалищах отмерших листьев во флоэме проводящих пучков происходит дополнительная склерификация клеток паренхимы (рис. 5). В корневище растения склеренхима располагается в первичной коре отдельными рядами под эпидермой, в местах прикрепления влагалищ отмерших листьев – крупными группами (рис. 6), в центральном цилиндре – в сердцевине.

У *Plantago maritima* основной объем листовой пластинки занимает водозапасающая паренхима, мезофилл имеет изолатеральный тип строения. В ребрах листа и в крупных проводящих пучках формируется колленхима. В перицикле цветоноса расположена склеренхима. В первичной коре удлиненного междоузлия отмечена запасающая паренхима, а в стебле розеточного побега и главного корня – аэренхима (рис. 7А, В). У корня во вторичной ксилеме образуется либриформ. Вегетативные органы характеризуются наличием многослойной перидермы.

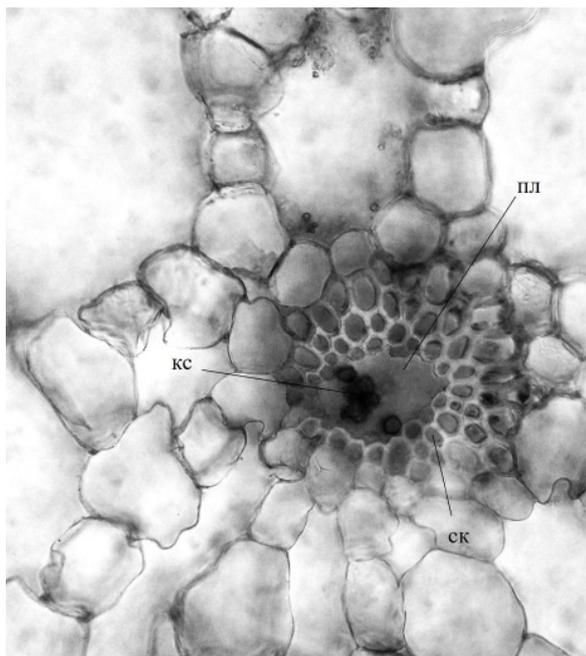


Рис. 5. Проводящий пучок во влагалище отмершего листа *Triglochin maritima* (увеличение 40×): кс – сосуды ксилемы, ск – склеренхима, пл – полость в центре пучка (фото К. В. Морозовой).

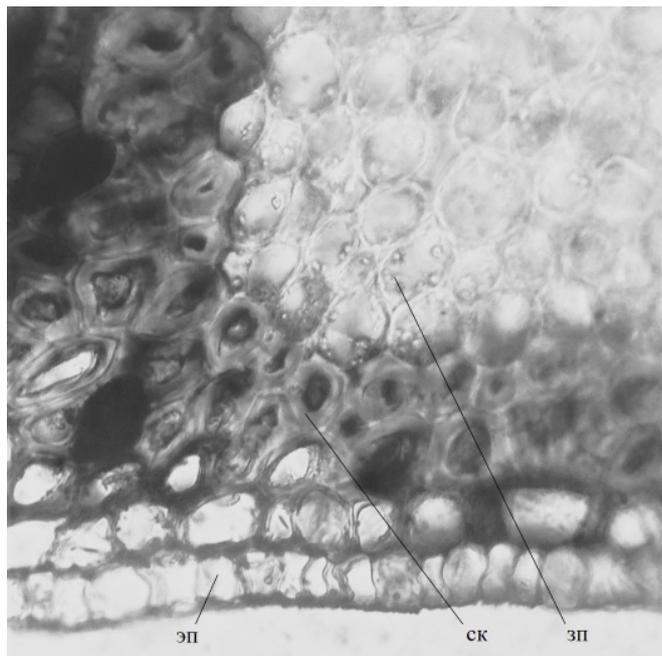


Рис. 6. Поперечный срез корневища *Triglochin maritima* (увеличение 40×): эп – эпидерма, ск – клетки склеренхимы в первичной коре, зп – запасная паренхима первичной коры с крахмальными зёрнами (фото К. В. Морозовой).

К общим чертам в формировании анатомических структур можно отнести развитие механических тканей (склеренхима, колленхима) и тканей с дополнительными механическими функциями (ксилема, пробка), а также аэренхимы в большей или меньшей степени. И только у особей *P. maritima* отмечена водозапасающая ткань.

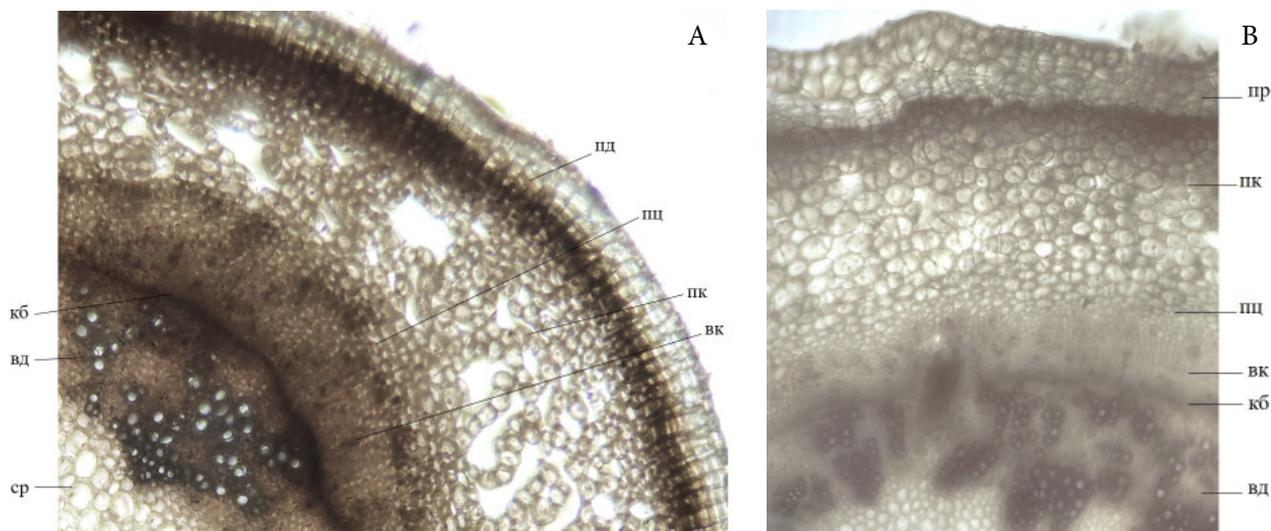


Рис. 7. Фрагмент поперечного среза розеточного побега (А) и удлиненного междоузлия верхнерозеточного побега (В) *Plantago maritima* в биотопе 3 (увеличение 4×): пр – перидерма, пк – первичная кора, пщ – перицикл, вк – вторичная кора, кб – камбий, вд – вторичная древесина, ср – сердцевина (фото К. В. Морозовой).

**Заключение.** *Triglochin maritima* и *Plantago maritima* являются эвгалофитами, встречаются в пределах литорали побережья Белого моря, занимая сходные местообитания (Сонина и др., 2023). В результате проведенного исследования выявлены адаптивные морфологические и анатомические параметры побеговой системы растений, позволяющие им реализовать свои жизненные стратегии в данных биотопах. У *T. maritima* это проявляется в развитии мощного корневища кольцеобразной формы, на котором формируются все органы растения: надземные вегетативные и генеративные побеги и си-

стема придаточных корней. Во влагалищах и пластинках листьев развита аэренхима. У зрелых клонов биомасса подземных органов превышает надземную биомассу более чем в 2 раза. После отмирания листьев в конце вегетации длительное время сохраняются их влагалища. Влагалища укреплены хорошо развитой склеренхимой и плотно располагаются на корневище, образуя механическую, практически не разлагающуюся систему в виде «щетки», которая надежно поддерживает целостность постоянно растущего корневища, на что и направлена жизненная стратегия этого эвгалофита. Следует отметить, что среди этой склерифицированной массы формируются молодые побеги. При нарушении клона среди отмерших фрагментов могут сохраняться участки живых корневищ с резервом почек возобновления, которые активируются на случай гибели функционально активных надземных органов. Это обеспечивает виду реализацию жизненной стратегии «фаланги», которая характеризуется уменьшением длины междоузлий на корневище и увеличением системы ветвления органа (Davy, Bishop, 1991; Lopez et al., 1994). Благодаря этому клон *T. maritima* обладает устойчивостью как к условиям приливно-отливной динамики, так и к природным нарушениям, например штормам. За счет формирования в пространстве кольцеобразного корневища, мощного развития мелких корней и поднятия корневища над субстратом, по представлениям В. N. Fogel с соавторами (Fogel et al., 2004), формируются условия для поселения других видов на данной территории, что позволяет рассматривать данный вид в качестве инженерного, обеспечивающего восстановление территории, в том числе и после штормовых нарушений на литорали арктических морей.

У *P. maritima* формируются две биоморфы (розеточная и верхнерозеточная с удлинненными верхними междоузлиями) как приспособление к засыпанию грунтом во время приливов и штормов. Развитие водозапасающей паренхимы в листьях – это одно из приспособлений у суккулентных эвгалофитов для уменьшения потери воды в условиях физиологической засухи из-за наличия растворимых солей в грунте литорали (Воронкова и др., 2008; Иванова, Музычко, 2013; Grigore et al., 2014). Механические ткани в листе и цветоносе способствуют их удержанию в толще воды в период прилива и при отходе воды в отлив. Хорошо развитые покровные ткани розеточных побегов и корней, а также либриформ корней являются адаптивной реакцией к подвижности почвенного субстрата и водной массы во время приливных нагонов. Формирование у *T. maritima* и *P. maritima* клональной структуры дает высокий уровень вегетативного размножения – основы поддержания доминирующего положения видов в сообществах литорали.

Наличие выявленных морфологических и анатомических особенностей у растений этих видов обеспечивают стратегию толерантности (S-стратегия) прежде всего к гидродинамическому фактору на литорали Белого моря. Доминантные растения с S-стратегией принимают участие в формировании и поддержании растительных сообществ галофитного комплекса на инициальной стадии.

**Благодарности.** Работа выполнена при поддержке проекта Госзадания Министерства науки и высшего образования РФ (тема № 0752-2020-0007).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Ю. А.** Жизненные формы *Triglochin maritima* L. и *Triglochin palustris* L. на севере Европейской России // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология, 2018. – № 2. – С. 139–146.
- 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.
- Иванова Н. А., Музычко Л. М.** Анатомическое строение листьев у растений на засоленных почвах // Вестник Нижневартковского государственного университета, 2013. – Вып. 3. – С. 3–8.
- Марковская Е. Ф., Сергиенко Л. А., Шкляревич Г. А., Сони́на А. В., Стародубцева А. А., Смолькова О. В.** Природный комплекс побережий Белого моря. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. – 85 с.
- 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, 2015. – № 7 (37). – С. 40–44.
- Османова Г. О.** Экобиоморфология и структура ценопопуляций видов рода *Plantago* L. (Plantaginaceae Juss.): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Оренбург: МарГУ, 2009. – 37 с.
- Сони́на А. В., Дьячкова Т. Ю., Морозова К. В.** Морфолого-анатомические особенности *Plantago maritima* L. как адаптивная реакция к условиям приморских биотопов // Известия Российской академии наук. Серия биологическая, 2023. – № 4. – С. 366–377.
- Цвелев Н. Н.** Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская, Новгородская обл.). – СПб: Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.

*Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)*. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

**Davy A. J., Bishop G. F.** *Triglochin maritima* L. // *Journal of Ecology*, 1991. – Vol. 79, № 2. – P. 531–555.

**Grigore M. N.** Defining Halophyte: a conceptual and historical approach in an ecological frame // *Halophyte and Climate Change: Adaptive Mechanisms and Potential Uses*. Wallingford, Oxfordshire, UK; Boston, MA: CABI, 2019. – P. 3–18.

**Grigore M. N., Ivanescu L., Toma C.** *Halophytes: An Integrative Anatomical Study*. – N.Y.: Springer, 2014. – 548 p.

**Fogel B. N., Crain C. M., Bertness M. D.** Community level engineering effects of *Triglochin maritima* (seaside arrowgrass) in a salt marsh in northern New England // *Journal of Ecology*, 2004. – Vol. 92. – P. 589–597.

**Lopez F., Acosta F. J., Serrano J. M., Guerilla V. S.** Phalanx strategies of resource capture: growth and structural plasticity in the trunk trail system of the harvester ant *Messor barbarus* // *Journal of Animal Ecology*, 1994. – Vol. 63. – P. 127–138.

**Saugier B.** Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties // *Plant Science*, 2001. – Vol. 161 (4). – P. 813.