

ВЛИЯНИЕ ГЛУБИНЫ ПРОИЗРАСТАНИЯ НА СТРОЕНИЕ ЛИСТА МОРСКОЙ ТРАВЫ *ZOSTERA MARINA* L.

Изучены особенности анатомического строения листа морской травы *Zostera marina* L. - эпидермиса, кутикулы, хлоренхимы, механических тканей, воздушных полостей. Наибольшие анатомо-метрические параметры zostеры зарегистрированы на глубине от 5 до 8 м. Предложено использовать объем воздушных полостей листа zostеры в качестве индикатора глубины произрастания вида.

Анатомическое строение листа является одним из самых стабильных признаков, отражающих систематическую и экологическую принадлежность растения [2, 13]. Большинство исследований в области экологической анатомии направлены на изучение отклика растения (на клеточном и тканевом уровнях) на изменения различных факторов среды [10, 11], из числа которых для морских трав наиболее значимыми являются глубина произрастания, соленость воды, качественный состав грунта, особенности гидродинамических условий [5, 12, 14, 16]. Морские травы занимают обширные площади в мелководных бухтах и заливах, являясь в регионе Севастополя ключевыми звеньями прибрежных экосистем. Ведущая роль в них принадлежит сообществам *Zostera marina* L., которые обычно встречаются на глубинах от 0,5 до 12 м [9, 15]. Столь широкий диапазон глубины произрастания, несомненно, должен отражаться и на внутренней структуре этого вида. Исследования анатомической структуры вегетативных органов *Zostera marina* L., отражающие взаимосвязи строения и экологических факторов среды, мало численны [6, 8, 14]. В связи с этим, в качестве рабочей гипотезы было выбрано предположение о существовании связи анатомических параметров листа zostеры с глубиной произрастания, как одним из важнейших экологических факторов распространения вида.

Целью настоящей работы явилось выявление изменчивости параметров анатомической структуры листа *Zostera marina* L. с глубиной произрастания.

Материал и методы. Материал для анатомо-метрических исследований *Zostera marina* L собран в правом рукаве бухты Казачья (Севастополь, Черное море) в период активной вегетации морских трав в июне 2001 г. Зрелые вегетативные побеги zostеры отбирали на глубине от 1 до 12 м через каждый метр. Изучение качественных особенностей и количественных параметров проводили на свежесобранном нефиксированном материале по общепринятым методикам [3]. Для этого на зрелом вегетативном побеге отбирали полностью сформированный 2-й или 3-й лист, в средней части которого выделяли по 3 - 6 сегментов длиной 50 мм. На поперечном срезе в средней части сегмента измеряли линейные размеры клеток эпидермиса, хлоренхимы, механических тканей, воздушных полостей, толщину кутикулы, количество проводящих пучков и воздушных полостей. Все измерения выполнены в 20-кратной повторности. На основании полученных результатов рассчитывали объем воздушных полостей сегмента, используя оригинальную методику [7]. Все данные обработаны статистически [4].

Результаты и обсуждение. Анализ качественных признаков структуры листа zostеры не выявил каких-либо значимых отличий, изменяющихся с глубиной ее произрастания, тогда как количественные параметры варьируют в разной степени. В частности, толщина кутикулы листа zostеры постепенно возрастает в 1,3 - 1,5 раза в диапазоне глубин от 1 до 9 м, снижаясь почти во столько же раз на глубине 10 м (табл.1). Возможно, это связано с изменением газового режима с глубиной произрастания, поскольку толщина кутикулы обычно определяет химическую стойкость и проницаемость эпидермиса для воды и газов [1]. Коэффициент вариации (C_v) толщины кутикулы листа zostеры по глубинам произрастания достигает 55,5 % (табл. 1), что является максимальным значением для всех изучаемых количественных параметров.

Толщина эпидермиса, основной фотосинтезирующей ткани морских трав [5, 14], изменяется слабо. Значительных отличий между средними значениями изучаемого при-

Таблица 1. Изменение параметров клеток и тканей у *Zostera marina* L. с глубиной произрастания (июнь 2001 г)
 Table 1. Changes of parameters the cells and tissues of *Zostera marina* L. with the change of depth (June, 2001)

Глубина, м	Толщина кутикулы, мкм	C _v , %	Эпидермис (клетки с поверхности), мкм	C _v , %	Толщина эпидермиса, мкм	C _v , %	Хлоренхима, мкм	C _v , %	Механические клетки, мкм	C _v , %	Количество проводящих пучков	C _v , %
1	4,49±0,2	35,8	$\frac{19,5 \pm 1,5}{13,9 \pm 0,7}$	$\frac{45,7}{25,3}$	13,58±0,5	25,9	$\frac{47,5 \pm 3,1}{32,1 \pm 1,23}$	$\frac{29,4}{23,1}$	$\frac{7,65 \pm 0,41}{6,1 \pm 0,39}$	$\frac{33,5}{23,5}$	5,06±0,2	11,2
2	4,41±0,32	32,8	$\frac{19,95 \pm 1,67}{14,82 \pm 0,63}$	$\frac{37,6}{19,3}$	13,39±0,6	20,2	$\frac{46,17 \pm 2,9}{31,06 \pm 1,45}$	$\frac{28,6}{20,9}$	$\frac{7,41 \pm 0,38}{5,98 \pm 0,19}$	$\frac{22,9}{13,4}$	5,05±0,21	18,6
3	4,28± 0,6	52,6	$\frac{22,8 \pm 1,01}{14,54 \pm 0,65}$	$\frac{19,9}{19,7}$	14,54±0,65	19,9	$\frac{40,47 \pm 2,1}{29,07 \pm 1,2}$	$\frac{23,5}{18,9}$	$\frac{5,7 \pm 0,4}{5,7}$	$\frac{31,6}{0}$	4,5±0,15	15,1
4	4,35±0,33	32,2	$\frac{25,5 \pm 1,7}{13,8 \pm 0,87}$	$\frac{30,1}{28,3}$	14,1±0,65	20,6	$\frac{42 \pm 2,4}{31,2 \pm 0,9}$	$\frac{25,6}{14,1}$	$\frac{6,45 \pm 0,28}{5,7}$	$\frac{19,8}{0}$	4,9±0,09	8,9
5	5,96±0,7	55,5	$\frac{16,2 \pm 0,94}{14,25 \pm 0,96}$	$\frac{25,9}{30,4}$	14,8±0,6	18,2	$\frac{55,29 \pm 3,4}{33,34 \pm 1,8}$	$\frac{27,2}{24,8}$	$\frac{8,12 \pm 0,9}{6,41 \pm 0,5}$	$\frac{50}{34,9}$	4,5±0,11	11,1
6	5,13±0,6	52,6	$\frac{30,76 \pm 1,49}{17,38 \pm 1,05}$	$\frac{21,7}{27,1}$	14,8±0,76	22,9	$\frac{38,19 \pm 2,37}{30,21 \pm 1,3}$	$\frac{27,7}{19,2}$	$\frac{7,41 \pm 0,59}{6,5 \pm 0,46}$	$\frac{35,1}{31,7}$	4,6±0,11	10,8
7	5,84±0,5	40,2	$\frac{26,79 \pm 1,65}{17,67 \pm 0,81}$	$\frac{27,6}{20,6}$	13,1±0,8	28,2	$\frac{41,61 \pm 2,4}{30,78 \pm 0,95}$	$\frac{26,7}{13,9}$	$\frac{6,69 \pm 0,37}{5,7}$	$\frac{24,9}{0}$	4,8±0,08	8,3
8	6,41±0,41	29,1	$\frac{24,79 \pm 1,2}{12,54 \pm 0,52}$	$\frac{21,5}{18,6}$	12,8±0,81	28,1	$\frac{48,45 \pm 4,2}{37,05 \pm 1,87}$	$\frac{38,8}{22,6}$	$\frac{6,12 \pm 0,37}{5,84 \pm 0,14}$	$\frac{27,3}{10,9}$	5,05±0,04	4,4
9	6,27±0,44	32,7	$\frac{22,23 \pm 1,5}{12,25 \pm 0,46}$	$\frac{31,7}{16,9}$	13,68±0,96	31,4	$\frac{45,6 \pm 3,09}{30,78 \pm 1,2}$	$\frac{30,3}{17,4}$	$\frac{7,98 \pm 0,56}{6,41 \pm 0,4}$	$\frac{31,8}{28,4}$	4,8±0,08	8,3
10	4,2±0,3	32,7	$\frac{24,5 \pm 1,2}{13,9 \pm 0,8}$	$\frac{23,9}{28,9}$	15,1±0,8	25,1	$\frac{40,75 \pm 2,4}{27,36 \pm 0,97}$	$\frac{26,7}{15,7}$	$\frac{6,55 \pm 0,29}{5,7}$	$\frac{20,4}{0}$	4,8±0,14	14,4
12	5,8±0,3	33,4	$\frac{26,7 \pm 1,4}{12,5 \pm 0,5}$	$\frac{23,8}{18,3}$	12,54±0,8	30,8	$\frac{38,1 \pm 3,5}{30,5 \pm 1,3}$	$\frac{41,0}{19,3}$	$\frac{5,7}{6,27 \pm 0,3}$	$\frac{0}{27,9}$	5,35±0,14	12,5

Примечание: в числителе – высота клетки, в знаменателе – ширина клетки

знака не выявлено (t – критерий варьирует от 0,1 до 0,4), что отличается от ранее опубликованных исследований [6, 8]. Поскольку средние значения признака не отражают связь с глубиной произрастания, в корреляционный анализ были включены исходные данные анатомо-метрических исследований. В результате выявлена тенденция к снижению толщины эпидермиса с увеличением глубины произрастания (рис. 1), при этом численное значение коэффициента корреляции ($r = 0,5$) отражает средний уровень зависимости. Возможно, это связано с включением в анализ данных по более обширному диапазону глубин. Коэффициент вариации толщины эпидермиса изменяется незначительно на глубине от 1 до 6 м, увеличиваясь в диапазоне глубин от 7 до 12 м почти вдвое. Клетки эпидермиса с поверхности листовой пластины имеют максимальные размеры на глубине 6 м, которые более существенно снижаются в мелководной зоне по сравнению с глубоководной (табл. 1). Наибольшее варьирование данного признака наблюдается на глубинах от 1 до 3 м. Можно предположить, что на размеры клеток и толщину эпидермиса влияет степень развития органа, а выявленные особенности связаны с продолжающимся процессом формирования тканей листьев, их ростом и развитием.

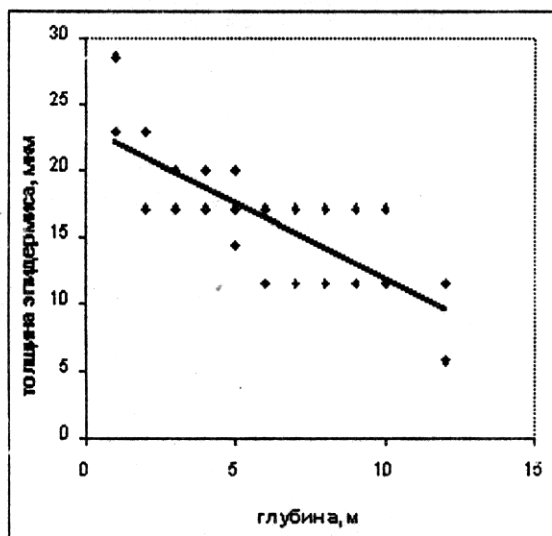


Рисунок 1. Зависимость толщины эпидермиса *Zostera marina* L. от глубины произрастания

Figure 1. Change of the leaf epidermis thickness of *Zostera marina* L. with the change of depth

Размеры клеток хлоренхимы, образующих основную площадь поперечного среза листа и формирующих его толщину, изменяются незначительно. Так, величины высоты и ширины клеток хлоренхимы в диапазоне глубин до 5 м изменяются не более чем в 1,2 раза, а на глубинах более 5 м отличия в их размерах незначительно увеличиваются (табл. 1). Максимальные размеры клеток хлоренхимы зарегистрированы на глубине 5 м, минимальные – на 6 и 12 м. Наибольший коэффициент вариации выявлен на нижней границе произрастания zostеры (глубина 12 м). Возможно, такие особенности связаны с неравномерностью развития листьев вегетативных побегов на разных глубинах.

Наименее вариабельные признаки в структуре листа *Z. marina* – размеры механических клеток и количество проводящих пучков. Достоверных различий в величинах средних значений не установлено (t – критерий изменяется от 0,8 до 1,9), также как не обнаружена зависимость между количеством проводящих пучков, размерами механических клеток, их площади на поперечном срезе листа и глубиной произрастания ($r = 0,2 - 0,3$). Механические клетки достигают наибольших величин на глубине 5 м, при этом S_v их линейных размеров на данной глубине также максимален (табл. 1). Если линейные размеры механических клеток на разных глубинах изменяются в 1,4 раза, то коэффициент варьирования высоты и ширины клеток отличается более чем в 2,5 – 2,9 раза.

Установлено, что в наибольшей степени от глубины произрастания зависит объем воздушных полостей листа zostеры (рис. 2). До 6-метровой глубины объем воздушных полостей увеличивается за счет возрастания их линейных размеров, но на глубинах от 7 до 10 м наблюдаются противоположные изменения (табл. 2). На нижней границе произрастания zostеры выявлено некоторое увеличение объема воздушных полостей, в основном за счет возрастания их количества и лишь в незначительной степени за счет линейных размеров. При определении среднего количества полостей на глубинах от 1 до 12 м, оказалось, что эта величина колеблется от $15,7 \pm 0,46$ до $29,1 \pm 0,81$ на сегмент. По данным корреляционного анализа, с увеличением глубины произрастания наблюдается

Таблица 2. Изменение параметров воздушных полостей у *Zostera marina* L. с глубиной произрастания (июнь 2001 г)
 Table 2. Changes the aeriferous lacuna parameters of *Zostera marina* L. with the change of depth (June 2001)

Глубина, м	Объем полостей, мкм ³	C _v , %	Линейные размеры полостей длина / ширина, мкм	C _v , % длина / ширина	Количество полостей	C _v , %
1	187,5±23,1	32,3	62,1±1,4 / 51,2±2,3	33,8 / 49,8	22,3±0,7	23,5
2	484,3±47,7	53,6	64,07±3,6 / 75,12±3,4	40,7 / 32,8	23,14±0,89	21,2
3	580,2±72,0	78,4	74,3±6,3 / 70,2±3,9	42,3 / 37,8	20,35±0,75	23,4
4	616,67±49,1	43,4	73,34±5,5 / 74,26±4,37	50,4 / 39,8	24,5±0,6	13,8
5	628,9±39,6	39,2	79,7±6,2 / 82,28±4,1	54,5 / 35,1	15,7±0,46	15,9
6	761,9±75,2	53,8	104,8±6,9 / 131,28±6,58	47,8 / 36,1	27,06±0,89	18,1
7	682,99±58,1	46,3	98±6,49 / 53,7±2,4	51,3 / 35,2	25,9±0,68	14,3
8	629,23±40,3	34,6	131,54±7,17 / 44,64±2,03	51,6 / 33,2	25,1±0,7	16,7
9	392,3±38,3	52,8	98,89±6,7 / 63,14±3,88	46,5 / 41,8	25,8±1,1	23,4
10	121,3±14,4	64,2	63,2±4,11 / 34,1±1,8	40,4 / 33,6	18,7±1,02	29,8
12	440,9±38,7	48,3	69,5±4,3 / 33,7±2,2	46,2 / 23,6	29,1±0,81	15,4

некоторое увеличение количества воздушных полостей ($r = 0,4$). В целом, все параметры, отражающие развитие воздухоносной системы растения, имеют высокую степень вариабельности (табл. 2).

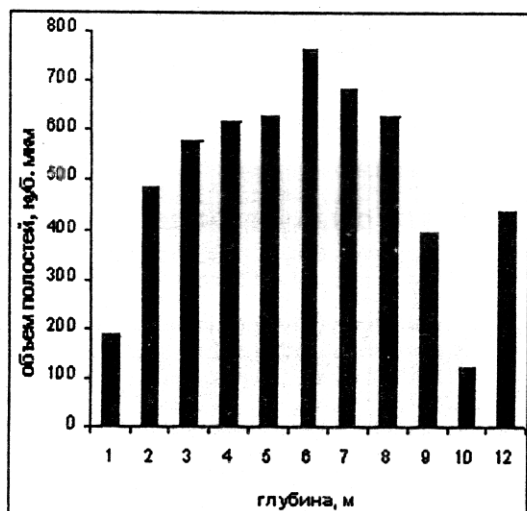


Рисунок 2. Изменение объема воздушных полостей *Zostera marina* с изменением глубины произрастания

Figure 2. Change of the aeriferous lacuna volume of *Zostera marina* with the change of depth

Полученные результаты позволяют высказать предположение о том, что оптимальными условиями для произрастания *Z. marina* является диапазон глубин от 3 до 8 м, где наблюдается наибольшее развитие тканей и воздухоносной системы листа, определяющих жизнедеятельность и состояние вегетативных органов зостеры.

Выводы: 1. Качественная структура листа *Zostera marina* L. с увеличением глубины произрастания не изменяется. 2. Зависимость между глубиной произрастания и толщиной кутикулы, размерами клеток хлоренхимы, механических тканей и количеством проводящих пучков не установлена. 3. По данным корреляционного анализа, выявлена тенденция к снижению величины толщины эпидермиса с увеличением глубины произрастания. 4. Линейные размеры и объемы воздушных полостей листа увеличиваются до глубины 6 м, после чего происходит их уменьшение.

Приношу благодарность к. б. н. Н. А. Мильчаковой за помощь, оказанную при подготовке настоящей статьи.

- 1 Андреев И.И., Родман Л.С. Ботаника. – М.: Колос, 2001 – 488 с.
- 2 Антипов Н.И. К вопросу об эволюции мезофитов, гигрофитов и ксерофитов // Физиология засухоустойчивых растений. – М.: Наука, 1971. – С. 247 – 279.
- 3 Березовская Т.П., Дошинская Н.В., Серых Е.А. Методы микроскопического анализа ботанических объектов. – Томск: Изд-во "Красное знамя", 1978. – 139 с.
- 4 Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М., 1984. – 424 с.
- 5 Горышкина Т.Н., Зауралова-Пепеляева Н.О. О пластидном аппарате в листьях водных и прибрежных растений // Экология. – 1983. – Вып. 5. – С. 25 – 33.
- 6 Киреева Е.В. Особенности анатомического строения морских трав Черного моря в связи с глубиной произрастания // Экология моря. – 2001. – Вып. 56. – С. 46 – 50.
- 7 Киреева Е.В. Методика определения объема полостей листа и стебля высших водных и наземных растений // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 84 – 86.
- 8 Куликова Н.М., Иванова И.К. Анатомо-морфологическая характеристика *Zostera marina* L. из Севастопольской бухты // Биология моря. – 1972. – Вып. 26. – С. 133 – 145.
- 9 Куликова Н.М., Колесникова Е.А. Ассоциации цветковых растений в Севастопольской бухте // Биология моря. – 1976. – Вып. 36. – С. 17 – 25.
- 10 Липаева Л.И. Сравнительное изучение анатомии вегетативных органов у экотипов прибрежных гидрофитов // Бюлл. Главного бот. сада. – М., 1984. – Вып. 131. – С. 98 – 104.
- 11 Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. – Казань: Изд-во КГУ, 1967. – 184 с.
- 12 Мильчакова Н.А. Статистический анализ влияния гранулометрического состава донных осадков на численность и размерную структуру популяций морфоструктуры *Zostera marina* L. в Черном море // Экология моря. – 1989. – Вып. 32. – С. 59 – 63.
- 13 Назалецкий В.Я., Николаевский В.Г. Экологическая анатомия растений. – Краснодар: Изд-во КГУ, 1981. – 88 с.
- 14 Dennison H.C. Effect of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. // Aquat. Bot. – 1987. – 27. – P. 15-26.

- 15 *Milchakova N.A.* On the status of seagrass communities in the Black Sea // *Aquat. Bot.* – 1999. – 65. – P. 21 - 32.
- 16 *Penhale P.A., Wetzel R.G.* Structural and functional adaptations of eelgrass (*Zostera marina* L.) to the anaerobic environment // *Can. J. Bot.* – 1983. – 61. – P. 1421 – 1428.

Институт биологии южных морей НАНУ,
г. Севастополь

Получено 10.04.2002

E. V. KIRIEVA

INFLUENCE OF DEPTH ON THE ANATOMIC STRUCTURE OF LEAF OF *ZOSTERA MARINA* L.

Summary

The influence of depth on the anatomic structure characters of *Zostera marina* L. blade has been studied. The quantitative changes in the anatomic structure of the leaf with the changes of the depth are absent. The adaptation of *Z. marina* to the environmental condition on the different depths is discussed.