

**ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ
ОРГАНОВ МОРСКОЙ ТРАВЫ *RUPPIA CIRRHOSA* PETAGNA (GRANDE)
В СВЯЗИ С ГЛУБИНОЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ**

Впервые для Черного моря описаны анатомические особенности строения вегетативных органов одного из массовых видов морских трав *Ruppia cirrhosa*. Проведено анатомо-метрическое исследование клеток эпидермиса, хлоренхимы, механических тканей, воздушных полостей корня, стебля, листа. Показана изменчивость анатомического строения вегетативных органов руппии с глубиной.

Ruppia cirrhosa Petagna (Grande) принадлежит к морским травам Черного моря, являясь многолетним корневищным гидрофитом. Вместе с другими видами морских трав она занимает значительные площади в мелководных бухтах и заливах, особенно в северо-западной части моря. В регионе Севастополя руппия играет значительную роль в формировании и функционировании прибрежных экосистем [2, 7, 11].

В Черном море *R. cirrhosa* произрастает преимущественно в диапазоне глубин от 0,1 до 3 м [2, 7], однако в других регионах Мирового океана нижняя граница ее произрастания достигает 7 м [18]. Оптимум произрастания и фотосинтеза руппии находится в зависимости от высоких значений температуры и уровня освещенности в весенне-летний период, которые характерны преимущественно для мелководных акваторий и глубины от 1 до 2 м [9, 10, 15, 17]. При этом с увеличением глубины регистрируется уменьшение биомассы и численности вида [5, 15]. Выявленные особенности произрастания руппии и ее узкий экологический оптимум, вероятно, отражаются на анатомической структуре вегетативных органов растения, однако сведения об этом в литературных источниках отсутствуют.

В качестве рабочей гипотезы нами было выбрано предположение о существовании связи между анатомическим строением вегетативных органов *R. cirrhosa* и глубиной ее произрастания в Черном море. Целью исследования стало выявление изменчивости параметров анатомической структуры корня, стебля и листа руппии с глубиной.

Материал и методы. Материал для анатомо-метрических исследований собран в регионе Севастополя (бухта Казачья) в период активной вегетации *R. cirrhosa* в июне – июле 2002 г. Зрелые вегетативные побеги отбирали в диапазоне глубин от 0,1 до 3 м, через каждые 0,5 м. Анатомические исследования проводились на свежесобранном, нефиксированном материале по общепринятым методикам [1]. На вегетативном побеге отбирали полностью сформированный 2-й или 3-й лист, в средней части которого выделяли сегмент длиной 20 – 30 мм. На поперечном срезе в средней части сегмента измеряли линейные размеры клеток и толщину основных типов тканей листа, а также определяли линейные размеры полостей. На основании полученных данных рассчитывали объем воздухоносных полостей, используя оригинальную методику [3].

Для изучения особенностей анатомической структуры подземной части стебля отбирали зрелые сформированные междоузлия корневища. На поперечном срезе в средней части междоузлия измеряли линейные размеры клеток и толщину основных типов тканей корневища, а также диаметр центрального цилиндра. Сегмент корня изучали в зоне всасывания, где также измеряли линейные размеры клеток ризодермы, корового слоя, их толщину и диаметр центрального цилиндра. Все анатомические измерения вегетативных органов проводили в 20-кратной повторности. Всего выполнено 3600 измерений, которые статистически обработаны.

Результаты и обсуждение. Корень *R. cirrhosa* в зоне всасывания имеет типичное для высших цветковых растений строение (рис. 1 а). Корневые волоски расположены на поверхности достаточно крупных, относительно толстостенных клеток ризодермы. Пространство корня от ризодермы до центрального цилиндра занимают

крупные паренхимные клетки, обычно тонкостенные, округлой или немного вытянутой в радиальном направлении формы. Центральный цилиндр образован слабо развитым сосудисто-волокнистым пучком, его радиальные лучи не сформированы, представлены тонкостенными паренхимными клетками, размеры которых меньше, чем у клеток основной ткани корня.

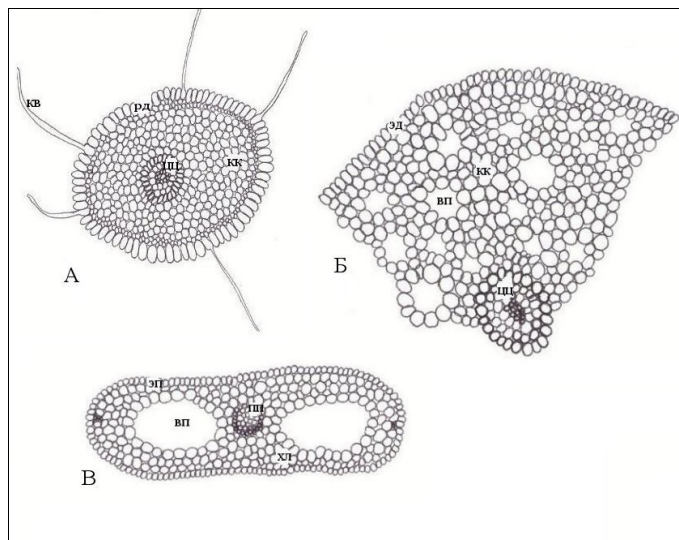


Рисунок 1. Анатомическое строение вегетативных органов *Ruppia cirrhosa*: А - корень, Б - стебель, В - лист (кв - корневой волосок, рд - ризодерма, кк - коровые клетки, цц - центральный цилиндр, эд, эп - эпидерма, вп - воздушные полости, ха - хлоренхима, пп - проводящий пучок)

Figure 1. The anatomical structure of the *Ruppia cirrhosa* vegetative organs: А - root, Б - stem, В - leaf (кв - root fibril, рд - rhizodermis, кк - bark cells, цц - vascular cylinder, эд, эп - epidermis, вп - aeriferous lacuna, ха - chlorenchima)

Диаметр поперечного среза корня в зоне всасывания на глубине от 0,1 до 0,5 м увеличивается в 1,2 раза, а на глубине от 1 до 3 м - уменьшается в 1,4 раза. Наряду с этим в диапазоне глубин от 0,1 до 3 м происходит уменьшение значения C_v диаметра корня в 3,4 раза. Толщина слоя ризодермы минимальна на глубине 0,1 м, где составляет $23,8 \pm 1,74$ мкм. Со снижением глубины произрастания происходит ее незначительное увеличение (табл. 1).

Таблица 1. Изменение параметров тканей корня у *Ruppia cirrhosa* с глубиной произрастания (бухта Казачья, лето 2002 г.)

Table 1. Changes of parameters the tissues of *Ruppia cirrhosa* root with the change of depth (June, 2002)

Глубина, м	Диаметр корня, мкм	C_v , %	Диаметр центрального цилиндра, мкм	C_v , %	Толщина ризодермы, мкм	C_v , %	Толщина корового слоя, мкм	C_v , %
0,1	$504 \pm 34,8$	15,2	$84 \pm 6,36$	16,7	$23,8 \pm 1,74$	16,1	$168 \pm 21,58$	28,3
0,5	$604,8 \pm 33$	10,3	$86,8 \pm 6,97$	17,6	28	-	$218,4 \pm 26,48$	26,7
1	$562,8 \pm 7,8$	4,4	$98 \pm 10,06$	22,6	$28 \pm 2,25$	17,7	$212,8 \pm 21,3$	22
2	$530,2 \pm 6,9$	4,9	$86,1 \pm 9,6$	16,5	28	-	$183 \pm 16,3$	23,2
3	$425,6 \pm 7,9$	5,9	$75,6 \pm 3,48$	10,2	28	-	$120,4 \pm 3,9$	10,4

Размеры корового слоя на глубине от 0,1 до 1 м увеличиваются в 1,3 раза, а в диапазоне глубин 1 - 3 м снижаются в 1,8 раза. Кроме этого, на глубине от 2 до 3 м наблюдается уменьшение диаметра центрального цилиндра корня в 1,3 раза. Таким образом, все ткани корня достигают своих максимальных размеров в диапазоне глубин от 0,5 до 2 м. По данным корреляционного анализа, с увеличением глубины произрастания отмечено уменьшение изучаемых параметров тканей корня ($r = -0,5$), за исключением толщины слоя ризодермы, размеры которого увеличиваются ($r = 0,7$).

Стебель (рис. 1б) надземного побега и горизонтальное корневище *R. cirrhosa* имеют сходное строение. Снаружи они покрыты эпидермой, представленной достаточно

мелкими клетками, плотно прилегающими друг к другу. Глубже располагаются многочисленные слои паренхимных клеток с большим количеством воздухоносных полостей. За этими слоями находится слой эндодермы и центральный цилиндр, состоящий из проводящих пучков, расположенных в центре. Механические ткани представлены склеренхимой, клетки которой сосредоточены в центральной части стебля, а также по его периферии группами по 2 - 5 клеток. Узлы корневища и надземного стебля практически не имеют утолщения паренхимной ткани.

Максимальные размеры всех изученных параметров стебля отмечены у руппии на глубине 1 - 2 м. В диапазоне глубин от 0,1 до 1 м происходит некоторое уменьшение диаметра корневища и толщины корового слоя (табл. 2).

Таблица 2. Изменение параметров тканей стебля у *Ruppia cirrhosa* с глубиной произрастания (бухта Казачья, лето 2002 г.)

Table 2. Changes of parameters the tissues of *Ruppia cirrhosa* stem with the change of depth (June, 2002)

Глубина, м	Диаметр корневища, мкм	C _v , %	Диаметр центрального цилиндра, мкм	C _v , %	Толщина дермы, мкм	C _v , %	Толщина корового слоя, мкм	C _v , %
0,1	1237,6±34,2	6,1	123,2±10,45	18,7	28	-	498,4±16,6	7,3
0,5	1170,4±37,6	7	134,4±3,9	9,3	28	-	478,8±66,7	6,3
1	1036±19,56	6,1	137,2±6,48	15,1	32,2±2,84	19,4	347,2±43,7	27,7
2	1204±25,8	4,7	162,4±5,69	7,7	37,8±2,8	16,5	436,8±14,5	7,3
3	1260±18,55	3,2	151,2±8,29	12,1	24,5±1,7	15,6	453,6±32	15,5

Их размеры увеличиваются при дальнейшем снижении глубины от 1 до 3 м. Величина коэффициента вариации диаметра среза достаточно низкая (C_v не превышает 7%), что свидетельствует о стабильности данного признака. Толщина покровной ткани стебля увеличивается в диапазоне глубин от 0,1 до 2 м в 1,4 раза, а на глубине 3 м происходит резкое уменьшение толщины дермы в 1,5 раза. Размеры паренхимных клеток коры и их площадь резко снижаются на глубине 1 м (в 1,4 и 2 раза соответственно). Диаметр центрального цилиндра имеет максимальные размеры на глубине 2 м. Анализ полученных данных позволяет предположить, что диаметр корневища руппии определяется толщиной корового слоя. По данным корреляционного анализа такие анатомические показатели, как диаметр корневища и центрального цилиндра стебля, не связаны с глубиной произрастания (значения r не превышают 0,3).

Лист *R. cirrhosa* (рис. 1в) покрыт однослойным эпидермисом, в котором отсутствуют устьица и трихомы. Вытянутые клетки эпидермиса достаточно крупные, тонкостенные, с большим количеством хлоропластов. Под эпидермисом располагаются 1 - 3 слоя клеток хлоренхимы, имеющих округлую или слегка вытянутую форму. Проводящие пучки закрытые коллатеральные, содержат незначительное количество проводящих элементов, которые представлены тонкостенными сосудами и ситовидными элементами. Вокруг проводящего пучка находятся склеренхимные клетки с утолщенными клеточными стенками, образующие прерывистую обкладку пучка. По обе стороны от центрального проводящего пучка расположены две воздухоносные полости, которые являются частью единой лакунарной системы растения.

Толщина листовой пластинки руппии достигает максимальных размеров (335,16±6,48 мкм) на глубине 2 м, постепенно увеличиваясь в диапазоне глубин от 0,1 до 2 м (табл.3). Значения этого параметра уменьшаются на глубине от 2 до 3 м более чем в 1,2 раза. Величина толщины эпидермиса листа до глубины 2 м изменяется слабо, с увеличением глубины произрастания она незначительно уменьшается. Толщина листовой пластинки определяется величиной слоя хлоренхимы. Клетки хлоренхимы округлой или неправильной вытянутой формы (длина превышает ширину в 1,2 – 1,5 раза). Наибольшие размеры клеток хлоренхимы зарегистрированы у рупии на глубине от 0,1 до 1 м. Листовая пластинка содержит только один полностью сформированный

проводящий пучок, его максимальный диаметр зарегистрирован у руппии на глубине 0,5 м, где значения C_v наиболее высоки (табл. 3).

Таблица 3. Изменение параметров тканей листа у *Ruppia cirrhosa* с глубиной произрастания (бухта Казачья, лето 2002 г.)

Table 3. Changes of parameters the tissues of *Ruppia cirrhosa* leaf with the change of depth (June, 2002)

Глубина, м	Толщина листовой пластинки, мкм	C_v , %	Толщина эпидермиса, мкм	C_v , %	Толщина хлоренхимы, мкм	C_v , %	Диаметр проводящего пучка, мкм	C_v , %
0,1	281,01±10,2	16,2	18,81±0,8	19,9	214,3±9,8	20,6	59,5±2,5	19,3
0,5	314,4±6,98	9,9	18,8±0,8	19,9	258,2±7,5	12,9	63,27±3,3	23,4
1	312,36±6,47	9,3	18,8±1,02	24,3	254,5±5,5	9,6	55,3±1,8	14,6
2	335,16±6,48	8,6	17,67±1,3	32,9	275,3±6,1	9,8	58,14±2,8	21,7
3	275,03±7,9	12,8	15,96±0,5	14,6	221,73±7	14,8	54,7±2,16	17,7

Объем воздушных полостей листа руппии зависит от глубины произрастания. Так, с увеличением глубины происходит уменьшение объема полостей (рис. 2).

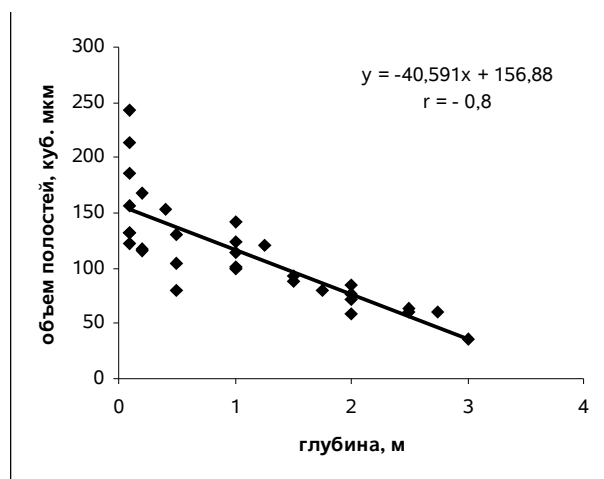


Рисунок 2. Зависимость объема воздушных полостей листа *Ruppia cirrhosa* от глубины произрастания

Figure 2. Relationships of the leaf aeriferous lacuna volume to the depth of the growth

Поскольку количество полостей листа остается постоянным, величина их объема в целом определяется линейными размерами. Максимальные линейные размеры воздухоносных полостей зафиксированы на глубинах от 0,1 до 1 м (табл. 4), а в диапазоне глубин от 1 до 3 м происходит уменьшение их линейных размеров ($r = -0,8$).

Таблица 4. Изменение параметров воздушных полостей листа у *Ruppia cirrhosa* с глубиной произрастания (бухта Казачья, лето 2002 г.)

Table 4. Changes the aeriferous lacuna parameters of *Ruppia cirrhosa* with the change of depth (June, 2002)

Глубина, м	Объем полостей, мкм ³	C_v , %	Линейные размеры полостей (длина / ширина), мкм	C_v (длина / ширина), %	Количество полостей
0,1	125,4±10,6	37,9	197,4±0,007 / 87,5±0,003	24,3 / 23,4	2
0,5	106,3±12,5	52,6	168,4±0,07 / 84±0,003	26,9 / 25,8	2
1	110,8±9,9	40,3	176,4±0,002 / 85,05±0,003	30,2 / 20,2	2
2	81,24±4,9	27,3	141,05±0,005 / 79,45±0,002	21,8 / 17,6	2
3	88,9±12,8	42,9	148,4±0,01 / 79,1±0,019	32,4 / 24,5	2

По-видимому, количество воздухоносных полостей листа руппии относится к постоянным анатомическим и видоспецифическим признакам, которые практически не изменяются в различных условиях обитания. Таким образом, у растений с постоянным количеством воздушных полостей происходит уменьшение размеров полостей с увеличением глубины произрастания, при этом объем воздушных полостей соответственно сокращается.

Особенности анатомического строения вегетативных органов обеспечивают адаптацию к условиям подводного существования для *R. cirrhosa*, также как и для других морских трав. Так, наличие корневых волосков, тонкостенной паренхимной ткани корового слоя корня и крупных межклетников в ней, обеспечивает абсорбцию питательных веществ и газов, проводя их в стебли и листья [12, 15]. Система воздушных каналов в корнях и корневищах продолжается в стебле и листьях. Обширная естественная воздухоносная система полостей дает возможность подводным растениям удовлетворять потребность корней в кислороде в анаэробных условиях грунта. Частично по этой причине корневая система позволяет морским травам занимать обширные пространства не только на песчаных субстратах, но и на грунтах, содержащих ил [13]. Однако, в отличие от *Zostera marina*, у которой количество воздухоносных полостей увеличивается в диапазоне глубин до 6 м [4], руппия имеет фиксированное количество воздухоносных полостей. Развитие лакунарной системы обеспечивает компенсацию давления толщ воды за счет давления в лакунах листа, содержащих углекислый газ. Такое явление наблюдается на малых глубинах, а на больших глубинах зависит от интенсивности освещенности, т. е. поддерживается за счет кислорода, полученного в результате фотосинтеза [8]. У корневища *R. cirrhosa*, в отличие от *Z. marina* [6], толщина покровной ткани увеличивается, а корового слоя – уменьшается.

В листовой пластинке хлоропласты находятся большей частью в эпидермисе, который является основной фотосинтезирующей тканью [14, 15]. Их распределение в каждом слое клеток уменьшается вместе с уменьшением фотосинтетической активности, которая зависит от снижения уровня освещенности [15], что происходит с понижением глубины произрастания. При заполненных газами лакунах, лист приобретает вертикальное положение, что снижает его фотосинтетическую активность за счет уменьшению поверхности воспринимающей свет [13]. Эпидермис, как покровная ткань, выполняет защитную функцию и обеспечивает максимальную диффузию газов и питательных веществ между листьями и водой [14].

Полученные данные позволяют высказать предположение, что оптимальные условия обитания для *R. cirrhosa* является диапазон глубин от 0,5 до 2 м, где наблюдается наилучшее развитие тканей вегетативных органов.

Выводы. 1. Впервые для черноморского вида морских трав *Ruppia cirrhosa* дана анатомо-метрическая характеристика вегетативных органов – корня, стебля и листа. **2.** Выявлено, что максимальные значения анатомических параметров вегетативных органов *Ruppia cirrhosa* зарегистрированы в диапазоне глубин от 0,5 до 2 м. **3.** Толщина поперечного среза стебля и корня руппии определяется толщиной корового слоя, а листа – слоем хлоренхимы. **4.** С увеличением глубины произрастания происходит уменьшение толщины слоя эпидермиса листа. **5.** Количество воздухоносных полостей листа является постоянным, видоспецифическим признаком, их объем сокращается с глубиной произрастания. **6.** Для всех анатомических параметров руппии, за исключением диаметра корневища и его центрального цилиндра, выявлена средняя степень корреляционной зависимости от глубины произрастания.

1. Березовская Т. П., Дощинская Н. В., Серых Е. А. Методы микроскопического анализа ботанических объектов. - Томск: Красное знамя, 1978. - 139 с.
2. Калугина – Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 246 с.
3. Киреева Е. В. Методика определения объема полостей листа и стебля высших водных и наземных растений // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 84 - 86.
4. Киреева Е. В. Влияние глубины произрастания на строение листа морской травы *Zostera marina* L. // Экология моря. – 2002. – Вып. 60. – С. 33 – 38.

5. Куликова Н. М. Динамика роста, биомассы и продукции в популяциях рупии спиральной и раёста гребенчатого в районе Севастополя // Тез. 2 Всесоюзн. конф. по биологии шельфа. - Киев, 1978. - С. 62 – 63.
6. Куликова Н. М., Иванова И. К. Анатомо-морфологическая характеристика *Zostera marina* L. из Севастопольской бухты // Биология моря. – 1972. - Вып. 26. - С. 133 - 145.
7. Куликова Н. М., Колесникова Е. А. Ассоциации цветковых растений в Севастопольской бухте // Биология моря. - 1976. - Вып. 36. - С. 17 - 25.
8. Beer S., Waisel Y. Effects of light and pressure on photosynthesis in two seagrasses // Aquatic botany. - 1982. – 13. - P. 331 - 337.
9. Calado G., Duarte P. Modelling growth of *Ruppia cirrhosa* // Aquatic Botany. – 2000. - 68, № 1. - P. 29 - 44
10. Dennison H. C. Effect of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution // Aquatic Botany. – 1987. – 27. – P. 15 - 26.
11. Milchakova N. A. On the status of seagrass communities in the Black Sea // Aquatic Botany. – 1999. – 65. - P. 21 – 32.
12. Penhale P. A., Thayer G. W. Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1980. – 42. – P. 113 – 123.
13. Penhale P. A., Wetzel R. G. Structural and functional adaptations of eelgrass (*Zostera marina* L.) to the anaerobic sediment environment // Can. J. Bot. – 1983. – 61. - P. 1421 – 1428.
14. Phillips R. C., Menez E. G. Seagrasses. – Washington: Smithsonian institution press, 1988. – 104 p.
15. Thayer G. W., Kenworthy W. J., Fonseca M. S. The ecology of eelgrass meadows of the Atlantic coast: A community profile / U.S. Fish Wildl. Serv. FWS / OBS – 84 / 02. - 147 p.
16. Tomlinson P. B. Leaf morphology and anatomy in seagrasses / Phillips R. S., McRoy C.P., eds. Handbook of seagrass biology, and ecosystem perspective. – N. Y.: Garland STPM Press, 1980. - P. 7 – 28.
17. Verhoeven J. T. A. *Ruppia*-communities in the Camargue, France. Distribution and structure in relation to salinity and salinity fluctuations // Aquatic Botany. - 1975. - 1, № 3. - P. 217 – 241.
18. Verhoeven J. T. A. The ecology of *Ruppia* – dominated communities in Western Europe. 1. Distribution of *Ruppia* representatives in relation to their autecology // Aquatic Botany. – 1979. - 6, № 3. – P. 197 – 268.

Институт биологии южных морей НАН Украины,
г. Севастополь

Получено 25.06.2003

E. V. K I R E E V A

CHARACTERS OF ANATOMIC STRUCTURE OF THE SEA GRASS *RUPPIA CIRRHOSA* PETAGNA (GRANDE) WITH THE CHANGE OF THE DEPTH

Summary

For the first time for the Black Sea the characters of anatomic structure of *Ruppia cirrhosa* Petagna (Grande) vegetative organs have been described. It was revealed that the maximum values of the *R. cirrhosa* root, stem, leaf anatomical parameters were registered on the depth from 0,5 till 2 m. The variability of the anatomical structure in connection with the depth was shown. The adaptation of *Ruppia cirrhosa* to the environmental condition on the different depth is discussed.