

# СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ ГАЛОФИТОВ БЕЛОГО МОРЯ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ НАГРУЗКИ\*

Гуляева Е.Н. Email: Gulyaeva17115@scientifictext.ru

Гуляева Елена Николаевна – аспирант,  
кафедра ботаники и физиологии растений,  
Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск

**Аннотация:** в статье рассмотрены структурно-функциональные параметры некоторых видов галофитов (*Triglochin maritima* L, *Tripolium vulgare* Ness, *Zostera marina* L), произрастающих на прибрежной зоне Голарктических морей в условиях разной техногенной нагрузки. Изучены параметры мезоструктуры листа, содержания фотосинтетических пигментов и параметров флуоресценции хлорофилла а. Показано, что структурно-функциональные характеристики фотосинтетического аппарата чувствительны к загрязнению и могут использоваться для мониторинга прибрежных территорий Голарктических морей.

**Ключевые слова:** Белое море, тяжелые металлы, галофиты, мезоструктура листа, флуоресценция хлорофилла а, фотосинтетические пигменты.

## STRUCTURAL AND FUNCTIONAL FEATURES OF THE LEAVES OF HALOPHYTES OF THE WHITE SEA UNDER CONDITIONS OF TECHNOGENIC POLLUTION Gulyaeva E.N.

Gulyaeva Elena Nikolaevna – Graduate Student,  
DEPARTMENT OF BOTANY AND PLANT PHYSIOLOGY,  
PETROZAVODSK STATE UNIVERSITY, PETROZAVODSK

**Abstract:** the article the structural and functional parameters of some halophyte species (*Triglochin in maritima* L, *Tripolium vulgare* Ness, *Zostera marina* L) growing on the coastal zone of the Holarctic seas under different technogenic load are considered. The parameters of the mesostructure of the leaf, the content of photosynthetic pigments, and the chlorophyll fluorescence parameters a were studied. It is shown that the structural and functional characteristics of the photosynthetic apparatus are sensitive to pollution and can be used for monitoring the coastal areas of the Holarctic seas.

**Keywords:** White Sea, heavy metals, halophytes, leaf mesostructure, fluorescence of chlorophyll a, photosynthetic pigments.

УДК 504.054: 581.5

В настоящее время в рамках стратегии развития Арктической зоны Российской Федерации на период до 2020 года идет масштабное освоение Арктики, разработка месторождений, активно развиваются транспортная, промысловая, рекреационная и прочие отрасли. Вследствие этого антропогенное влияние на Арктику резко возросло. Подавляющее большинство техногенных факторов оказывает влияние на весьма хрупкую в экологическом отношении прибрежную экосистему. Особое место среди множества загрязнителей занимают тяжелые металлы. Считается, что именно тяжелые металлы являются наиболее токсичными для живых организмов, в том числе и для растений [8]. Важным компонентом приспособления растений к изменяющимся условиям среды является структурно-функциональная адаптация фотосинтетического аппарата, который обеспечивает жизнедеятельность растений в разнообразных экологических условиях и характеризуется высокими адаптационными возможностями. Это достигается путем изменения анатомической структуры листа и содержания основных пигментов фотосинтеза [2], [3].

Работ, посвященных изучению структурно-функциональных особенностей фотосинтетического аппарата видов галофитов на побережье Голарктических морей, особенно в нарушенных местообитаниях, крайне мало [7]. Между тем структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата являются одним из путей повышения неспецифической устойчивости растений.

Таким образом, цель данного исследования – изучение структурно-функциональных показателей фотосинтетического аппарата у некоторых видов галофитов на побережье Белого моря в условиях различной техногенной нагрузки.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований были выбраны следующие виды растений: триостренник морской (*Triglochin maritimum* L.), астра солончаковая (*Tripolium vulgare* Ness), zostера морская (*Zostera marina*

L.). Выбор видов определялся высокой экологической пластичностью, которая определяет их широкое распространение в разных типах сообществ на приливно-отливной зоне, как в качестве доминантов, так и второстепенных видов, а способность этих растений к адаптации способствует их широкому распространению в фитоценозах с различной степенью нарушенности. Исследование выполнялись в течение летних полевых сезонов 2016-2017 гг. на Поморском берегу Белого моря в окрестностях г. Беломорска, где были заложены 3 модельные трансекты, почвенный покров которых загрязнен тяжелыми металлами. Уровень общей токсической нагрузки варьировал от 1,0 до 11,3 отн. ед. [1]. В соответствии с уровнем загрязнения почв тяжелыми металлами участки ранжированы на зоны: фоновая ( $S_i = 1,0$  отн. ед.), буферная ( $S_i = 5, 8$  отн. ед.), импактная ( $S_i = 11,3$  отн. ед.).

Определение показателей мезоструктуры листьев растений проводили на фиксированных в 70% этаноле образцах согласно методике Мокроносова, Борзенковой [5]. Содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом (СФ-26, Россия) в спиртовой вытяжке по оптической плотности в максимумах поглощения хлорофиллов а, в и каротиноидов [6], [4]. Параметры интенсивности флуоресценции хлорофилла а (ИФХ) измеряли на средней части листовой пластинки с помощью флуориметра JUNIOR-PAM (Heinz, Walz, Германия) после 30-минутной темновой адаптации. После темновой адаптации определяли начальную ( $F_0$ ), максимальную ( $F_m$ ), рассчитывали максимальный фотохимический квантовый выход ФС II ( $F_v/F_m$ ).

Для статистической обработки данных анализа использовали пакеты программ «Microsoft Excel 7» и «Statistica for Windows». Различия между видами по отдельным признакам оценивали одно- и двухфакторным дисперсионным анализом. В таблицах приведены средние величины со стандартными ошибками.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали, что изученные растения по площади листа достоверных различий не имели. Установлено, что у растений *T. vulgare* и *Z. marina* по мере увеличения техногенной нагрузки наблюдается тенденция к постепенному увеличению толщины листа. У *T. vulgare* этот параметр от фонового к импактному участку возрастал на 24%, у *Z. marina* – на 29%. Аналогичная ситуация прослеживается у данных видов и с толщиной мезофилла. Толщина верхнего и нижнего эпидермиса у *T. vulgare* остается неизменной, а у *Z. marina* при возрастании загрязнения увеличивается на 18% (табл. 1). Таким образом, можно сделать вывод, что с возрастанием токсической нагрузки листовая пластинка утолщается за счет увеличения толщины мезофилла у астры солончаковой. В то время как у зостеры утолщение листа происходит за счет как мезофилла, так и эпидермы, это скорее всего связано с тем, что у зостеры эпидерма является наряду с мезофиллом фотосинтетической тканью. У *T. maritima* достоверных отличий по показателям толщины листа, толщины мезофилла и толщины эпидермиса не выявлено.

Таблица 1. Показатели толщины листа, толщины мезофилла и толщины эпидермиса у исследованных видов

Токсическая нагрузка, отн. ед.	<i>Triglochin maritima</i>			<i>Tripolium vulgare</i>			<i>Zostera marina</i>		
	Толщина листа, мкм	Толщина мезофилла, мкм	Толщина эпидермы, мкм	Толщина листа, мкм	Толщина мезофилла, мкм	Толщина эпидермы, мкм	Толщина листа, мкм	Толщина мезофилла, мкм	Толщина эпидермы, мкм
1,0	532,2±51,9	162,8±23,9	27,3±0,2	797,5±79,2	762,2±31,4	34,2±8,1	250,4±8,9	52,9±2,6	27,6±0,1
5,8	547,0±61,4	158,6±41,6	25,9±0,4	917,5±94,7	889,2±41,8	32,7±5,8	279,6±15,2	54,6±0,2	29,8±0,1
11,3	538,4±32,8	167,2±39,7	26,4±0,2	988,3±66,7	956,3±68,7	32,7±7,2	322,5±16,3	57,3±0,2	32,9±0,2

В ходе исследования мезоструктуры фотосинтетического аппарата видов галофитов были исследованы следующие показатели: объем клеток мезофилла и хлоропластов, количество хлоропластов в клетках мезофилла. У *Z. marina* дополнительно были исследованы объем хлоропластов и количество хлоропластов в клетках эпидермы. Установлено, что объем клеток мезофилла у *Z. marina* и *T. vulgare* достоверно увеличивался при возрастании токсической нагрузки (табл. 2). Это может быть связано с большим накоплением тяжелых металлов и других веществ в вакуолях клеток листьев. Предполагается, что ионы металлов после связывания их с фитохелатинами в цитоплазме транспортируются в вакуоль [9]. Кроме того, из цитоплазмы в вакуоль поступают свободные ионы металлов, следовательно, происходит увеличение объема вакуолей за счет поступления воды для поддержания водного потенциала клеток, при увеличении техногенной нагрузки, что было получено и у ряда других авторов [9]. У *T. vulgare* этот параметр от фонового к импактному участку возрастал на 26%, у *Z. marina* – на 42%. У *T. maritima* объем клеток мезофилла достоверно не отличался с возрастанием токсической нагрузки.

Анализ количества и размеров хлоропластов в клетках мезофилла выявил, что с повышением токсической нагрузки у всех изученных видов количество хлоропластов в клетках мезофилла увеличивалось, в то время как объем хлоропласта уменьшался. Аналогичная динамика прослеживается и для показателей клеток эпидермы у zostеры морской. Увеличение количества хлоропластов в клетке является адаптивным признаком в условиях загрязнения, так как благодаря этому увеличивается внутренняя ассимиляционная поверхность листа.

Таблица 2. Показатели мезоструктуры у исследованных видов

Токсическая нагрузка, отн. ед.	<i>Triglochin maritima</i>			<i>Tripolium vulgare</i>			<i>Zostera marina</i>		
	Объем мезофилла, мкм <sup>3</sup>	Объем хлоропласта, мкм <sup>3</sup>	Количество хлоропластов в клетке мезофилла, шт.	Объем мезофилла, мкм <sup>3</sup>	Объем хлоропласта, мкм <sup>3</sup>	Количество хлоропластов в клетке мезофилла, шт.	Объем мезофилла, мкм <sup>3</sup>	Объем хлоропласта, мкм <sup>3</sup>	Количество хлоропластов в клетке мезофилла, шт.
1,0	17,8±1,6	63,2±5,3	42±6	18,1±0,6	65,4±0,8	42±5	15,2±2,3	75,6±2,3	24±1
5,8	16,3±0,6	52,6±2,9	49±3	21,6±0,2	54,2±0,2	48±3	17,2±0,9	70,1±2,9	27±3
11,3	17,2±0,7	48,2±2,4	52±3	22,7±0,4	50,3±0,4	62±6	20,5±1,6	62,0±0,6	35±2

Анализ пигментного комплекса показал, что содержание хлорофиллов у всех исследованных видов увеличивается в 1.5-2 раза на импактной территории (табл. 3). Это может быть связано с тем что растению на загрязненной территории нужно больше растворимых углеводов для поддержания осмотического потенциала в клетках [11], в связи с этим усиливается работа фотосинтетического аппарата. Содержание каротиноидов, наоборот, было наименьшим при наибольшем загрязнении, что свидетельствует о цвелиффинии доли каротиноидов, несущих антиоксидантную функцию.

Таблица 3. Содержание фотосинтетических пигментов у исследованных видов

Токсическая нагрузка, отн. ед.	<i>Triglochin maritima</i>			<i>Tripolium vulgare</i>			<i>Zostera marina</i>		
	Хлорофилл а	Хлорофилл б	Каротиноиды	Хлорофилл а	Хлорофилл б	Каротиноиды	Хлорофилл а	Хлорофилл б	Каротиноиды
1,0	2,0 ±0,1	0,6 ±0,2	0,6 ±0,1	2,2 ±0,2	0,7 ±0,1	0,8 ±0,1	2,9 ±0,2	1,2 ±0,1	1,2 ±0,3
5,8	2,3 ±0,1	0,9 ±0,1	0,4 ±0,1	2,6 ±0,1	0,9 ±0,2	0,6 ±0,1	3,2 ±0,3	1,5 ±0,2	0,7 ±0,2
11,3	2,5 ±0,1	1,0 ±0,1	0,4 ±0,1	2,8 ±0,1	0,9 ±0,1	0,6 ±0,1	3,7 ±0,2	1,8 ±0,1	0,4 ±0,2

Исследования параметров флуоресценции показало, что с возрастанием загрязнения снижаются значения Fv/Fm, что связано в основном с уменьшением величины Fm, что характерно для процесса фотоингибирования ФС II у всех трех исследованных видов. Значения Fo достоверно не отличались (табл. 4). Многочисленные исследования подтверждают, что параметр Fv/Fm, который представляет собой отношение (Fm-Fo)/ Fm, может быть использован в качестве надежного индикатора фотохимической активности фотосинтетического аппарата.

Таблица 4. Показатели флуоресценции хлорофилла а у исследованных видов

Токсическая нагрузка, отн. ед.	<i>Triglochin maritima</i>			<i>Tripolium vulgare</i>			<i>Zostera marina</i>		
	Fo	Fm	Fv/Fm	Fo	Fm	Fv/Fm	Fo	Fm	Fv/Fm
1,0	61.5±3.2	298.3±23.5	0.80 ±0.1	56.6±0.3	251.3±5.9	0.78 ±0.1	84.2±2.6	297.1±15.8	0.75±0.4
5,8	62.4±5.3	248.3±9.7	0.72 ±0.3	59.2±2.4	208.3±6.2	0.71 ±0.1	81.2±4.7	274.3±18.2	0.71±0.2

11,3	59.3±2.9	194.3±12.4	0.69 ±0.1	61.1±8.2	167.2±7.5	0.63 ±0.2	82.3±4.2	192.8±11.3	0.56±0.2
------	----------	------------	--------------	----------	-----------	--------------	----------	------------	----------

Для большинства растений при полном развитии в нестрессовых условиях максимальное значение этого параметра равно 0.83 [10]. Его понижение означает, что перед измерением растение было подвержено влиянию стресса, который повредил ФС функции, что привело к снижению эффективности переноса электронов. Это часто наблюдается в растениях, которые подвергаются воздействию различных стрессовых факторов и, в частности, – воздействию загрязнения тяжелыми металлами.

Проведенный анализ структурно-функциональных особенностей фотосинтетического аппарата растений в условиях загрязнения тяжелыми металлами показал, что исследованные виды галофиты имеют ряд адаптаций к избытку поллютантов в среде, проявляющиеся в изменении показателей фотосинтетического аппарата. Обнаруженные изменения параметров мезоструктуры в условиях фотосинтетического загрязнения можно рассматривать как защитно-приспособительную реакцию, которая отличается достаточно медленными темпами по сравнению с другими адаптациями. Полученные результаты могут послужить основой для фитомониторинга приливно-отливных территорий.

*\*Исследование выполнено при финансовой поддержке 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».*

### **Список литературы / References**

1. *Безель В.С., Жуйкова Т.В.* Роль травянистых растительных сообществ в формировании биогенных циклов химических элементов // Поволжский экологический журнал, 2010. № 3. С. 219–229.
2. *Гамалей Ю.В.* Вариация кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботанический журнал, 1985. Т. 70. № 10. С. 1302—1313.
3. *Горышина Т.К.* Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
4. *Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Р.* Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений, 1986. Т. 33. № 3. С. 615-619.
5. *Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А.* Методика количественной оценки структуры функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1978. Т. 61. Вып. 3. С. 119–133.
6. *Сапожников Д.И., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. и др.* Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Ботанический журнал, 1978. Т. 63. № 11. С. 1586–1592.
7. *Сонина А.В., Корзунина А.А.* Отчет о научно-исследовательской работе «Морфолого-физиологические показатели лишайников и сосудистых растений для оценки и прогнозирования состояния прибрежно-водной среды». Петрозаводск, 2012. 78 с.
8. *Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф.* Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 170 с.
9. *Чукина Н.В.* Структурно-функциональные показатели высших водных растений в связи с их устойчивостью к загрязнению среды обитания. Дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2010. 135 с.
10. *Björkman O., Demmig B.* Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins // Planta, 1987. V. 170. P. 489-504.
11. *Murphy L.R., Kinsey S.T. and Durako M.J.* Physiological effects of shortterm salinity changes on *Ruppia maritima* // Aquatic Botany. 75, 2003. P. 293-309.