

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С АДАПТАЦИЕЙ К УСЛОВИЯМ МОРСКИХ ПОБЕРЕЖИЙ

© 2008 г. Н. М. Воронкова*, Е. В. Бурковская*, Т. А. Безделева**, О. Л. Бурундукова*

*Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН

690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

E-mail: Voronkova@ibss.dvo.ru; Burkovskaya@ibss.dvo.ru

**Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения РАН

690024 Владивосток, ул. Маковского, 142

Поступила в редакцию 27.03.2006 г.

При изучении биоморфологических особенностей 22 видов прибрежно-морских растений юга Дальнего Востока России выявлено многообразие путей адаптации к стрессовым условиям обитания. На основании анализа полученных анатомических и мезоструктурных характеристик листа обнаружены представители эу-, крино- и гликогалофитов. Адаптация осуществляется путем галоморфоза, галоксеричности и некоторых гелиофильных черт, обеспеченных видоспецифичным проявлением суккулентности, наличием солевыведительных трихом, густым опушением. Обсуждается сходство адаптаций с растениями пустынь. Наряду с быстро и активно прорастающими видами растений на побережье закрепились виды, у которых низкая эффективность семенного размножения компенсируется активным вегетативным размножением. Приспособленность растений к приморским местообитаниям обеспечивается и наличием растений с разнообразными жизненными формами, характеризующимися наличием стелющихся побегов, преобладанием стержневой корневой системы, большой вегетативной подвижностью и широким расположением боковых корней.

Ключевые слова: адаптация, галофиты, жизненные формы, анатомия и мезоструктура листа, прорастание семян.

На морских побережьях (особенно на супрали-торали) постоянно складываются стрессовые экологические ситуации вплоть до критических, поэтому их флора находится в экологически напряженных условиях, обусловленных как естественной (засоленность, мозаичность и подвижность субстрата, импульверизация соленой водой, влияние ветра определенной направленности, специфический температурный режим), так и искусственной (антропогенные нагрузки) нестабильностью, характеризуется бедностью состава, разреженностью и однообразием на большой протяженности береговой линии. В мировой науке и практике наблюдается значительный интерес к изучению галофильной растительности аридных и гумидных территорий (Flowers et al., 1977; Zhao Kefu et al., 2002; Khan et al., 2002; Ryankov et al., 2001; Нагалецкий, 2001; и др.). Наряду с галофитами на морских побережьях встречаются луговые, лесные и даже степные виды, причем многие из них находятся на границе своего ареала. Некоторые авторы (Пробатова, Селедец, 1999) считают морские побережья зоной гибридного видообразования. В условиях прибрежного обитания у растений сформировались различные адаптивные механизмы, обеспечива-

ющие не только протекание жизненных процессов, но и приспособленность к стрессам, прежде всего к засолению. Изученность данного вопроса для флоры Дальнего Востока России незначительна, сведения фрагментарны (Бурундукова и др., 1997; Пробатова, Селедец, 1999; Воронкова и др., 2003; Бурковская и др., 2005).

Цель настоящей работы – выявление эколого-биологических и структурных особенностей видов прибрежной флоры юга Дальнего Востока России, обеспечивающих их выживание в специфических условиях обитания. Для этого изучались анатомические и мезоструктурные характеристики листьев, жизнеспособность семян, возможность вегетативного размножения, архитектура корневых систем в субстрате, жизненные формы. Представлены виды с различным набором индивидуальных адаптивных признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 1996–2005 гг. Растения 22 видов из 12 семейств приморской береговой полосы: *Salicornia europaea* L., *Suaeda heteroptera* Kitag., *Salsola komarovii* Iljin, *Atriplex subcordata* Kitag. (Chenopodiaceae), *Honckenya oblongifolia*

Torr. et Gray (Caryophyllaceae), *Glehnia littoralis* Fr. Schmidt ex Miq., *Ligusticum scoticum* L. (Apiaceae), *Artemisia stelleriana* Bess., *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz., *Chorisis repens* (L.) DC. (Asteraceae), *Potentilla egedii* Wormsk., *P. chinensis* Sér. (Rosaceae), *Arundinella hirta* (Thunb.) Tanaka (Poaceae), *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray (Boraginaceae), *Plantago camtschatica* Link (Plantaginaceae), *Scutellaria strigillosa* Hemsl., *Dracocephalum charkeviczii* Probat. (Lamiaceae), *Carex macrocephala* Willd. ex Spreng., *C. kobomugi* Ohwi, *C. pumila* Thunb. (Cyperaceae), *Lathyrus japonicus* Willd. (Fabaceae), *Linaria japonica* Miq. (Scrophulariaceae) были собраны в соответствующих местообитаниях Южного Приморья (пролив Старка, заливы Угловой, Восток, бухты Баклан, Бойсмана, Витязь залива Петра Великого) и островов Сахалин и Монерон. Солеобразующие ионы в приморских почвах те же, что и в морской воде: катионы Na^+ и Mg^+ и анионы Cl^- и SO_4^{2-} (Шляхов, Костенков, 2000).

Анатомическую структуру листа изучали на поперечных срезах при помощи светового микроскопа Микмед-1 ("ЛОМО", Россия). Идентификацию волосков проводили по известной классификации (Федоров и др., 1956). Исследование количественных параметров фототрофных тканей листа выполнено с использованием модифицированного метода мезоструктурного анализа (Мокроносов, 1978; Мокроносов, Борзенкова, 1978). Оценка проведена по измеряемым и расчетным характеристикам – толщине листа, числу клеток в единице площади листа, объему клеток, индексу мембран клеток (ИМК), числу хлоропластов в клетке и в единице площади листа, клеточному объему одного хлоропласта (КОХ).

Высечки листьев фиксировали в 3.5%-ном глицериновом альдегиде (фосфатный буфер 1.15 М, рН 7.0). Для приготовления препарата использовали 5 дисков диаметром 6 мм, которые мацерировали в 50%-ном растворе КОН при нагревании на спиртовке, затем объем доводили до 2.5 мл водой. Дифференцированный подсчет клеток столбчатой, губчатой и водоносной тканей проводили в 20 полях камеры Горяева (Мокроносов, 1978). Число хлоропластов в клетке определяли в 30 клетках мацерата. Размеры клеток измеряли с помощью окуляр-микрометра и рассчитывали по формулам (Горышина, 1989). Число хлоропластов в единице площади листа находили как произведение числа пластид в клетке на число клеток в единице площади листа для столбчатой ткани, вносящей наибольший вклад у *Salicornia europaea*, *Suaeda heteroptera*, *Glehnia littoralis*, *Artemisia stelleriana*, и для губчатой – у *Honckenyia oblongifolia*. Клеточный объем одного хлоропласта (КОХ) – объем клетки, соответствующий одному хлоропласту (мкм^3), – рассчитывали как отношение объема клетки к числу хлоропластов в ней, индекс поверхности наружных мембран клеток (ИМК) –

как произведение поверхности мембран клеток на число клеток в 1 см^2 листа.

Для изучения закономерностей прорастания использовали семена, хранившиеся в условиях лаборатории 3–7 мес. Проращивание семян проводили в условиях естественного освещения в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге по 50 шт. в 3-кратной повторности при температуре проращивания $+ (18\text{--}26^\circ\text{C})$. Если в течение 30 сут семена не прорастали, их подвергали стратификации в холодильной камере при температуре $+2^\circ\text{C}$ с последующим проращиванием при более высокой температуре (не менее $+18^\circ\text{C}$). Семена *Honckenyia oblongifolia* начинали прорастать при $+28^\circ\text{C}$. Мерикарпии *Glehnia littoralis* проращивали без плодовых оболочек. Подсчет проросших семян вели ежедневно. Количество проросших семян (в %) рассчитывали от числа заложенных на проращивание. За скорость прорастания принимали отношение доли проросших семян к периоду прорастания. Структуру надземных и подземных органов, а также положение побегов относительно поверхности субстрата в зависимости от степени их удаленности от водной поверхности определяли визуально и метрически при обследовании растений в природе и после их извлечения из почвы. Развитие корневой системы и ее расположение в субстрате фиксировали с помощью зарисовок и подробных описаний. Изучение жизненных форм проводили по методике И.Г. Серебрякова (1964).

Для удобства изложения материала такие не вскрывающиеся плоды, как генеративная диаспора (семянки, мерикарпии и т.д.) и фотосинтезирующие органы *Salicornia europaea*, представляющие собой сросшийся со стеблем лист, условно в данной статье именуются семенами и листом соответственно.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Засоленность субстрата, водно-солевая импультверизация, сильные ветры и открытые местообитания морских побережий позволяют предполагать развитие у растений гало-, ксеро- и гелиоморфных признаков. Известно, что галофиты представлены в основном тремя типами: эугалофиты, криногалофиты и гликогалофиты (Генкель, 1954), иногда с некоторыми модификациями и более дробным делением (Zhao Kefu et al., 2002; Нагалецкий, 2001). Эугалофиты накапливают соли в своих тканях, криногалофиты обладают выделительной функцией, гликогалофиты не допускают накопления избытка солей. Засоленность почв в сухих и влажных регионах значительно различается. В гумидных регионах, в частности в условиях юга Дальнего Востока России, идет периодическое опреснение под действием ливневых дождей, а также благодаря влиянию речных вод в дельтах и эстуариях (Шляхов, Костенков, 2000).

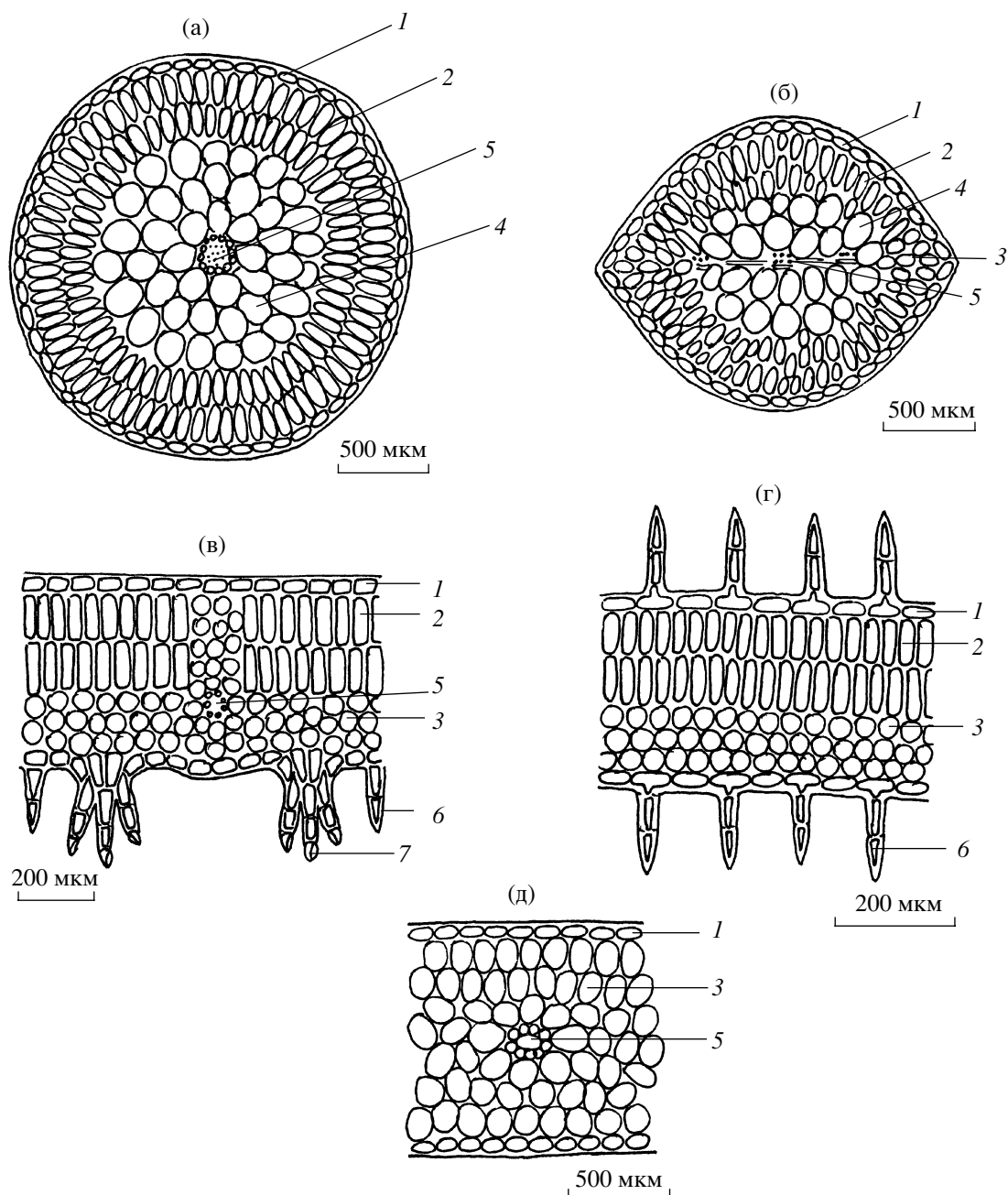


Схема анатомического строения листьев растений морских побережий – характерных представителей различных групп галофитов.

а – *Salicornia europaea*, б – *Suaeda heteroptera*, в – *Glehnia littoralis*, г – *Artemisia stelleriana*, д – *Honckenya oblongifolia*; 1 – эпидермис, 2 – столбчатая паренхима, 3 – губчатая паренхима, 4 – водоносная паренхима, 5 – сосудистый пучок, 6 – покровные волоски, 7 – членистые железистые волоски.

Анатомия и мезоструктура листа. Анализ анатомического строения листьев прибрежных растений Российского Дальнего Востока показал, что во флоре морских побережий присутствуют три типа галофитов. *Salicornia europaea* – широкоареальный эугалофит. Представители этого вида с побережья южного Приморья – растения суккулентного типа с изолатерально-палисадным

строением мезофилла, сросшийся со стеблем (цилиндрический) лист имеет тонкий эпидермис с устьицами, двухслойную палисадную паренхиму, крупноклеточную внутреннюю водоносную паренхиму и центральный проводящий пучок (см. рисунок, а), т.е. имеет типичное галоморфное строение. Адекватное внутреннее строение имеет и лист *Suaeda heteroptera* с побережья южного

Таблица 1. Мезоструктура листа прибрежно-морских растений юга Дальнего Востока России

Показатели	<i>Salicornia europaea</i>	<i>Suaeda heteroptera</i>	<i>Honckenya oblongifolia</i>	<i>Glehnia littoralis</i>	<i>Artemisia stelleriana</i>
Толщина листа, мкм	2666 ± 433	1522 ± 27	1203 ± 28	546 ± 21	290 ± 18
Число клеток, тыс/см ²	372.1 ± 18.7	144.9 ± 6.5	148.5 ± 3.8	396.3 ± 20.5	292.3 ± 14.4
Объем клеток, тыс. мкм ³ :					
столбчатых	25.2 ± 2.3	177.1 ± 17.5	–	10.5 ± 1.7	2.4 ± 0.2
губчатых	–	124.8 ± 9.1	234.5 ± 10.7	3.4 ± 0.4	2.3 ± 0.2
водоносных	225.9 ± 12.3	2558.3 ± 121.7	–	–	–
ИМК	33.5	40.4	27.6	10.0	2.7
Число хлоропластов в клетке, шт.	81.5 ± 5.3	167.7 ± 10	135.3 ± 3.3	37.2 ± 0.1	44.8 ± 1.4
КОХ	309.2 ± 47.3	1056.1 ± 165.2	1733.2 ± 122	282.3 ± 49	53.6 ± 6.5
Число хлоропластов в единице площади листа, млн/см ²	30.3 ± 1.2	24.3 ± 0.7	20.1 ± 1.1	14.7 ± 0.5	13.1 ± 0.4

Примечание. Прочерк означает отсутствие в листьях растений клеток данного типа.

Приморья (см. рисунок, б), что дает основание также отнести его (подобно растениям других видов этого рода с аридных территорий) к эугалофитам. У растений исследованных видов водоносная паренхима составляет значительную часть объема ассимилирующих органов. Внешними признаками галосуккулентности обладает и *Honckenya oblongifolia*. Растения этого вида имеют сильно утолщенную листовую пластинку с однородными крупными клетками мезофилла (см. рисунок, д). Адаптация к засолению у всех трех видов выражена в увеличенном размере клеток, что подтверждается данными мезоструктуры листа.

Сравнительный анализ данных (табл. 1) показал, что растения этих видов отличаются наибольшей толщиной листа и превосходящими размерами клеток, причем толщина листа в 2–3 раза превышает значение среднего показателя для суккулентов солончаков пустынь (Вахрушева, 1989), что, по-видимому, объясняется отсутствием напряженности в режиме водоснабжения. Однако в пределах группы эугалофитов наблюдается также варьирование параметров мезоструктуры. Объем клеток водоносной ткани у *Salicornia europaea* и *Suaeda heteroptera* на порядок выше, чем у мезофилла. У *Honckenya oblongifolia* нет четкой специализации тканей, а обнаружены однородные мезофилльные клетки, объединяющие водозапасающую и фотосинтетическую функции в одном типе ткани. Размеры клеток мезофилла прибрежно-морских растений широкоареального галофита *Salicornia europaea*, обитающего как на морских побережьях, так и в аридных областях, сопоставимы со значениями этого показателя у растений солончаков пустынь (Вахрушева, 1989) и имеют значительно более низкие показатели, чем у *Suaeda heteroptera* и *Honckenya oblongifolia*, приуроченных к морским побережьям. Объемы клеток у двух последних видов превышают максимальное значение, известное для растений пу-

стынной зоны (Пьянков, 1993). Крупность клеток наряду с микрофилией листьев, свойственной прибрежным растениям, объясняет их низкое число в расчете на единицу площади, более высокий показатель у *Salicornia europaea* связан с большей толщиной листа и сравнительно более мелкими клетками.

Все три растения характеризуются очень высоким числом хлоропластов (80–170) в клетках (см. табл. 1), тогда как у 70% ранее исследованных видов высших растений их не более 80 (модальный класс 10–30) (Мокроносов, 1978). В сравнительном плане также высок и показатель числа хлоропластов на единицу площади фотосинтезирующей поверхности. Это свидетельствует о проявлении гелиоморфных черт (Горышина, 1989). Виды группы эугалофитов имеют сравнительно более высокий показатель интегрального индекса ИМК, демонстрируя тем самым компенсаторное увеличение внутренней поверхности листа при редукции внешней, что в конечном итоге можно связать с увеличением фотосинтетической способности (Araus et al., 1986).

К типичным представителям с признаками криногалофитов (солевыделителей) можно отнести *Glehnia littoralis*. У этого растения для удаления избытка солей на нижней стороне листа имеются секреторные трихомы – сросшиеся по три членистые железистые многоклеточные волоски, образующие густое опушение листа по жилкам (см. рисунок, в). Кроме того, на нижней стороне листа имеются еще и членистые конические одиночные неоппадающие волоски, расположенные между жилками и образующие войлочное опушение (типичный ксерофитный признак), предохраняющее лист от чрезмерного воздействия солнечной радиации, потери воды и попадания солей на ассимилирующие органы в результате импальверизации. В результате адаптивная функция солевыделения позволяет сохранить растениям

Таблица 2. Проращение семян прибрежно-морских растений

Вид	Год сбора семян (срок хранения, мес.)	Начало прорастания, день	Период прорастания, дней	Динамика прорастания, % за 3–7–10 сут после появления первого проростка	Всхожесть, %	Скорость прорастания, % за сутки
<i>Salicornia europaea</i>	2004 (4.5)	2-й	18	23–31–32	35 ± 7	2
<i>Suaeda heteroptera</i> *	2004 (4.5)	2-й 1-й	3 3	55–55–55 92–92–92	55 ± 3 92 ± 5	18 31
<i>Honckenya oblongifolia</i>	2001 (3.5)	20-й	85	2–4–7	90 ± 9	1
<i>Glehnia littoralis</i> **	2003 (6.0)	7-й	15	30–37–43	47 ± 9	3
<i>Atriplex subcordata</i>	2004 (4.5)	3-й	16	17–33–37	43 ± 5	3
<i>Potentilla egedii</i> **	2001 (3.5)	7-й	36	8–11–13	18 ± 6	0.5
<i>Tripolium pannonicum</i>	2004 (4.5)	3-й	17	35–35–36	37 ± 4	2
<i>Arundinella hirta</i>	2002 (7.0)	4-й	4	73–76–76	76 ± 2	19

* Для *Suaeda heteroptera*: над чертой – данные для летних семян, под чертой – для осенних.

** Проращение после стратификации.

этого вида сложные пластинчатые листья нормальных (т.е. немаленьких) размеров, произрастая на морских побережьях наряду с соленакопителями – растениями высочайшей специализации. На тканевом уровне сохраняется типичная дорзовентральная структура листа, характерная для большинства мезофитов, вероятно, вследствие описанных выше защитных приспособлений.

Размеры клеток (см. табл. 1) *Glehnia littoralis* значительно меньше, чем у эугалофитов, и сходны с этим показателем у мезофитных растений, обитающих на открытом месте (Дьяченко, 1978). Хотя толщина листа в 3–5 раз меньше, чем у соленакопителей, но значительно превосходит толщину листа не только мезофитов (Иванова, Пьянков, 2002), но и ксерофитов пустынь (Вахрушева, 1989). Численные показания ИМК ниже, чем у растений аридной зоны с подобным типом строения мезофилла листа (Вахрушева, 1989), и приближаются к мезофитным растениям (Пьянков, 1993). Число хлоропластов в клетке, а особенно КОХ, более приближены к средним показателям арктических ксерофитов и ксерофитов аридных пустынь (Дьяченко, 1978). Число пластид в расчете на единицу площади листа занимает среднее положение между такими же показателями для растений пустынь Средней Азии с дорзовентральным типом строения мезофилла (Вахрушева, 1989) и мезофитов, определенных для Среднего Урала (Пьянков, 1993). Формирование такой мезоструктуры, по-видимому, связано с муссонностью климата, определяющего менее жесткие условия водного режима в приземном слое благодаря ливневым дождям и туманам, но в то же время подвергающего растения иссушающему действию сильных ветров.

Характерными признаками гликогалофитов (соленепроницаемых) обладает *Artemisia stelleri-*

ana, имеющая типичный ксерофильный облик. Растение низкорослое, ассимиляционная поверхность покрыта густым беловойлочным опушением, образованным сложными коническими волосками (см. рисунок, г), которое препятствует проникновению солей в результате импальверизации через листовую пластинку, способствует отражению солнечной радиации и уменьшению испарения. Так же, как и у предыдущего вида, лист имеет типичную дорзовентральную структуру мезофилла, характерную для светолубивых растений, но толщина листа у *Artemisia stelleriana* почти в 2 раза меньше, чем у *Glehnia littoralis* (см. табл. 1). На снижение толщины листа наряду с мелкоклеточностью, возможно, влияет сильное опушение, создающее эффект затенения, которое приводит к проявлению черт некоторой сциоморфности. Однако такие же низкие показатели толщины листа абсолютно нормальны для растений аридной зоны с аналогичным строением мезофилла листа (Вахрушева, 1989). В сравнении с другими группами галофитов и растениями различных экологических ниш (Дьяченко, 1978) мезоструктура листа *Artemisia stelleriana* характеризуется очень мелкими клетками, что указывает на проявление черт ксероморфности. Мелкие клетки при одинаковой с предыдущим видом наполненности их хлоропластами стали причиной резкого уменьшения значений показателя КОХ (см. табл. 1). Низкие значения КОХ также свойственны ксерофитным растениям (Мокроносов, Шамова, 1978).

Проращение семян. В результате изучения динамики прорастания семян (табл. 2) выявлены растения как с хорошо и быстро прорастающими семенами, так и с затрудненным прорастанием. Все однолетники (*Salicornia europaea*, *Suaeda heteroptera*, *Atriplex subcordata*, *Tripolium pannonicum*) начинали прорастать очень быстро и имели высо-

кую энергию прорастания без предпосевной обработки. Многолетники обладали видоспецифичными особенностями прорастания семян. Семена *Arundinella hirta* прорастали быстро, имели достаточно высокую энергию, скорость прорастания и конечную всхожесть без дополнительной предпосевной обработки. Семена *Honckenya oblongifolia* также имели высокую конечную всхожесть, однако начинали прорастать только спустя три недели после посадки, прорастали очень медленно с низкой энергией и скоростью прорастания, а при температуре ниже 28°C прорастание не наблюдалось. Остальные многолетники прорастали только после холодной стратификации, при этом *Potentilla egedii* имела очень низкую всхожесть.

Ранее на основании визуальных наблюдений (Пробатова, Селедец, 1999) было отмечено, что на морских побережьях семенное размножение некоторых растений подавлено. Это подтверждают и наши результаты. Растянутый период прорастания с учетом подвижности субстрата на супралиторали и необходимость высокой температуры затрудняют прорастание семян *Honckenya oblongifolia*. В то же время известно, что этот вид – один из наиболее распространенных представителей прибрежно-морской флоры островов (Баркалов, 2002). Оказывается, в природных условиях у ряда видов побережья (*Honckenya oblongifolia*, *Potentilla egedii*, *Chorisis repens* и др.) освоение территории идет за счет укоренения стелющихся побегов. В результате можно констатировать, что на супралиторали морских побережий с муссонным климатом, подвижными субстратами, засоленными и заболоченными участками почв присутствуют виды с быстро и активно прорастающими семенами и виды, у которых при затрудненном семенном наблюдается активное вегетативное размножение, что имеет определенный компенсаторно-адаптивный смысл.

Биоморфологические особенности растений. Среди прибрежно-морских растений выделено 9 жизненных форм по структуре подземных и надземных органов, способу нарастания и положению побегов относительно субстрата: 1) стержнекорневой симподиально нарастающий травянистый поликарпик (ТП) с одноглавым каудексом и полурозеточным прямостоячим монокарпическим побегом (МП) (*Glehnia littoralis*); 2) стержнекорневой симподиально нарастающий ТП с многоглавым каудексом и полурозеточным прямостоячим МП (*Ligusticum scoticum*); 3) стержнекорневой симподиально нарастающий ТП с многоглавым каудексом и удлинённым стелющимся МП (*Honckenya oblongifolia*, *Mertensia maritima* и др.); 4) стержнекорневой ТП с многоглавым каудексом и розеточным моноподиально нарастающим поликарпическим главным и пазушными цветоносными побегами (*Potentilla chinensis*, *Plantago camtschatica*); 5) короткокорневищный симподиально нарастающий ТП с удлинённым МП (*Dracocephalum charkevic-*

zii); 6) длиннокорневищный ТП с моноподиально нарастающим ветвящимся корневищем и розеточным МП (*Carex macrocephala*, *C. kobomugi*, *C. pumila*, *Chorisis repens*); 7) длиннокорневищный симподиально нарастающий ТП с удлинённым МП (*Lathyrus japonicus*, *Scutellaria strigillosa*); 8) стержнекорневой травянистый монокарпик с удлинённым обильно ветвящимся, стелющимся МП (*Salsola komarovii*, *Atriplex subcordata*) и 9) стержнекорневой травянистый монокарпик с удлинённым прямостоячим МП (*Suaeda heteroptera*, *Salicornia europaea* и др.). У растений супралиторали отмечается четыре модели побегообразования: симподиальная длиннопобеговая (*Carex kobomugi*, *C. pumila*, *Lathyrus japonicus*, *Mertensia maritima*), симподиальная полурозеточная (*Glehnia littoralis*, *Ligusticum scoticum*), моноподиальная розеточная (*Potentilla chinensis*, *Plantago camtschatica*) и моноподиальная длиннопобеговая (*Chorisis repens*, *Carex macrocephala*).

Из приведенного выше перечня жизненных форм прибрежно-морских растений видно, что большинство из них имеют в подземной сфере либо стержневую корневую систему, либо длинное корневище. Кроме того, у многих растений отмечаются стелющиеся, прижимающиеся к субстрату побеги. Некоторые растения супралиторали (*Linaria japonica*, *Carex macrocephala*, *Scutellaria strigillosa* и др.) формируют близ поверхности субстрата тонкие, длинные, иногда обильно ветвящиеся корневища, от которых в массе отходят еще более тонкие многократно разветвленные придаточные корни. Изучение положения боковых корней в субстрате показало, что у многих прибрежно-морских растений они достигают значительной длины и растут в течение всей их жизни в одной плоскости. Например, у поликарпика *Glehnia littoralis* боковые корни, расположенные близ основания корня, отходят от него под прямым углом и растут параллельно поверхности субстрата. Они могут менять направление роста, при этом неоднократно пересекая пройденное ранее направление, но всегда располагаются в одной плоскости, что, вероятно, связано с лучшей аэрацией, насыщенностью органикой и промываемостью дождями верхних горизонтов субстрата. У стержнекорневого монокарпика *Salsola komarovii* главный корень развит слабо, а два боковых, отходящих от него под прямым углом, достигают длины до 1 м и более. Эти боковые корни длительное время растут параллельно поверхности субстрата, а затем резко переходят к вертикальному росту, в результате формируются два своеобразных “якоря”, удерживающих растение на рыхлом подвижном субстрате (песке).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований выявлено присутствие на морских берегах основных

групп галофитов, характерных для пустынной растительности: эугалофитов, криногалофитов, гликогалофитов. Представители этих групп имеют ярко выраженные отличия по параметрам мезоструктуры листа, что свидетельствует о многообразии типов структурной адаптации прибрежно-морских галофитов. Несмотря на некоторые отличия в морфо-метрических характеристиках структурных элементов фотосинтетического аппарата, связанных с более влажными условиями произрастания растений, большинство количественных параметров мезоструктуры листа имеет близкие значения с пустынными видами. Это свидетельствует о сходстве адаптивных стратегий прибрежно-морских и пустынных растений.

Приспособленность растений к приморским местообитаниям обеспечивается и наличием растений с разнообразными жизненными формами, для которых характерны стелющиеся побеги, большая глубина проникновения главного корня, широтное расположение боковых корней, значительная вегетативная подвижность. Определенный компенсаторно-адаптивный смысл имеет и соотношение видов с преобладанием семенного и вегетативного размножения. Наряду с быстро и активно прорастающими видами растений на побережье закрепились виды, у которых низкая эффективность семенного размножения компенсируется активным вегетативным.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 04-04-49750).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалов В.Ю. Очерк растительности // Растительный и животный мир Курильских островов: Мат-лы Междунар. курильского проекта. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 35–66.
- Бурковская Е.В., Бурундукова О.Л., Пробатова Н.С. Структурно-функциональные адаптации ассимиляционного аппарата сосудистых растений морских побережий на юге российского Дальнего Востока // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока: Мат-лы междунар. науч. конф. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2005. С. 232–238.
- Бурундукова О.Л., Неупокоева (Бурковская) Е.В., Пробатова Н.С. Галофиты морских побережий юга Дальнего Востока: анатомо-физиологические аспекты адаптации // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск: Гос. пед. ин-т, 1997. Вып. 3. С. 210–215.
- Вахрушева Д.В. Мезоструктура фотосинтетического аппарата C_3 -растений аридной зоны Средней Азии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 21 с.
- Воронкова Н.М., Бурундукова О.Л., Бурковская Е.В. Морфобиологические особенности семян некоторых видов морских побережий российского Дальнего Востока // Ботанические исследования в Азиатской России: Мат-лы XI съезда Русского бот. об-ва. Барнаул: АзБука, 2003. С. 32–33.
- Генкель П.А. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 84 с.
- Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
- Дьяченко А.П. Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Уральский гос. ун-т, 1978. С. 93–102.
- Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 17–28.
- Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Уральский гос. ун-т, 1978. С. 5–30.
- Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 61. Вып. 3. Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: ВНИИ растениеводства, 1978. С. 119–133.
- Мокроносов А.Т., Шмакова Т.В. Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Уральский гос. ун-т, 1978. С. 103–107.
- Нагалецкий В.Я. Галофиты Северного Кавказа. Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2001. 246 с.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент–океан» // Вестник ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80–92.
- Пьянков В.И. Роль фотосинтетической функции в адаптации растений к условиям среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993. 103 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 303 с.
- Шляхов С.А., Костенков Н.М. Почвы Тихоокеанского побережья России, их классификация, оценка и использование. Владивосток: Дальнаука, 2000. 183 с.
- Araus J.L., Alegre L., Tapia L., Calafell R., Serret M.D. Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants // Amer. J. Bot. 1986. V. 73. № 12. P. 1760–1770.
- Flowers T.J., Troke P.F., Yeo A.R. The mechanism of salt tolerance in halophytes // Ann. Rev. Plant Physiol. 1977. V. 28. P. 89–121.
- Khan M.A., Gul B., Weber D.J. Seed germination in the Great Basin halophyte *Salsola iberica* // Can. J. Bot. 2002. V. 80. № 6. P. 650–655.
- Pyankov V., Ziegler H., Kuz'min A., Edwards G. Origin and evolution of C_4 photosynthesis in the tribe Salsoleae (Chenopodiaceae) based on anatomical and biochemical types in leaves and cotyledons // Plant Syst. Evol. 2001. V. 230. № 1–2. P. 43–74.
- Zhao Kefu, Fan Hai, Ungar I.A. Survey of halophyte species in China // Plant Science. 2002. V. 163. № 3. P. 491–498.