

2. Скиткина А.А. Морфолого-биологические особенности и экология камнеломок Кольского полуострова. Л.: Наука, 1978. 122 с.
3. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные труды. М., 2008. 580 с.
4. Kume A., Nakatsubo T., Bekku Y., Masuzawa T. Ecological Significance of Different Growth Forms of Purple Saxifrage, *Saxifraga oppositifolia* L., in the High Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard // Arctic and Alpine Research. 1999. Vol. 31. №. 1. P. 27–33.
5. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and Carotenoids – Pigments of Photosynthetic Biomembranes // Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
6. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive Properties of the Plant Pigment Systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. P. 195–203.
7. Rønning O.I. The Flora of Svalbard. Oslo: Norsk Polarinstitut, 1996. 184 p.

## MORPHOLOGICAL VARIATION OF *ZOSTERA MARINA* L. ON THE WHITE SEA COASTS

Markovskaya E. F., Shklyarevich G.A., Sergienko L.A., Starodubtceva A.A.

Petrozavodsk State University. E-mail: botanika@psu.karelia.ru

Abstract. For White Sea coasts, different authors, depending on their point of view on the volume of species in the genus *Zostera* L., lists several species: *Z. marina* L., *Z. nana* Rotb., *Z. angustifolia* (Hornem.) Reichenb., *Z. marina* subsp. *marina*, *Z. marina* subsp. *hornemanniana* (Tutin) Lemke, *Z. marina* L. var. *angustifolia* Hornem., *Z. hornemanniana* Tutin. Our research was carried out in 2005–2010 on the coasts of White Sea. Studies of morphological variability of aboveground parts of plants showed that within a single plant, depending on the depth of their growth, substrate, water salinity and climatic conditions, there is the wide variation of such characters as plant height, length and width of leaf and leaf area. The variation coefficient of these parameters is above 20 %. Based both on literature data and own data, the hypothesis of dominance in the habitat of the genus *Zostera*, only one species – *Z. marina* is suggested.

## К ВОПРОСУ О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *ZOSTERA MARINA* L. НА ПОБЕРЕЖЬЯХ БЕЛОГО МОРЯ

Марковская Е.Ф., Шкляревич Г.А., Сергиенко Л.А., Стародубцева А.А.

Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Ленина, 33, E-mail: botanika@psu.karelia.ru

В последнее десятилетие значительно возрос интерес ученых к вопросам экологии, биологии и распространения морских трав, относящихся к роду *Zostera*. Произрастая на подвижных рыхлых грунтах, где не могут поселиться другие виды макрофитобентоса, заросли zostеры стабилизируют их и таким образом укрепляют грунт от размывания. Популяции zostеры отличаются богатством эпифауны и инфауны беспозвоночных, являясь важным блоком трофических звеньев в экосистемах прибрежных зон. Луга zostеры служат излюбленным местом нереста, надежного убежища и нагула молоди многих беспозвоночных и некоторых промысловых рыб, в частности сельди. Листья и побеги *Zostera marina* имеют большое значение в питании гусей и лебедей, останавливающих для восстановления сил на весеннем и осеннем пролете в Белом море [24].

В 30-х годах 20 века в северной части Атлантического океана наблюдалась массовая гибель zostеры [13, 35]. В литературе обсуждаются различные причины этой биологической катастрофы, повлекшей за собой нарушение трофических связей и целую цепочку последствий. Причиной эпидемии могли быть паразитические микроорганизмы – микомиксины *Labyrinthula zosterae* Porter et Muehlstein [35, 37]. Многие исследователи указывают, что определенные неблагоприятные экологические условия, преобладающие в те годы, возможно, привели к повышению восприимчивости zostеры к паразитам [15, 28, 34]. Например, действие повышенных температур может снижать уровень защитных фенольных соединений в клетках zostеры [28]. Позже в 1934–1937 гг. *Labyrinthula zosterae* был обнаружен в Черном море, что, по мнению авторов, могло быть причиной гибели zostеры и в этом бассейне [2, 15].

Массовая гибель zostеры морской в 30-е годы в морях Атлантического океана не коснулась беломорских популяций этого вида, вероятно, вследствие их изолированности [1]. Однако в 60-е годы на Белом море также наблюдалась массовая гибель zostеры, где до этого она встречалась повсеместно [3, 13]. По времени массовая гибель zostеры совпала со строительством электростанций и заполнением искусственных водохранилищ, которые в течение нескольких лет забирали воду рек (Нива, Ковда, Кемь), впадавших в море и поставлявших в него пресную воду. В период с 1936 по 1966 гг. на Белом море появились 4 новые водохранилища (Имандровское, Князегубское, Иовское, Кумское). В результате, в западной части Белого моря, оказался зарегулирован гигантский водосборный бассейн – практически все основные реки от Нивы до Беломоро-Балтийского канала [20]. Как показали исследования, *Labyrintula zosterae* не выдерживает опреснения, обитает при солёности воды 22–40 ‰ [32] и своим массовым распространением обязан повышению солёности воды. Zosterу ранее в этом регионе спасали от него обильные весенние паводки [20].

По другой гипотезе, гибель zostеры связана с ее обильным цветением летом 1960 г., что очень редко происходит на Белом море. Особенно обильно цвела zostера, произраставшая в зоне сублиторали. На одном растении могло быть по 10 и более соцветий. Осенью этого же года произошло массовое отмирание побегов. Летом 1961 г. на побережьях встречались единичные проростки zostеры, восстановления не наблюдалось [10].

Начиная с 1965 г., на Белом море происходит процесс восстановления популяции этого вида [2, 5]. Однако в 1975 г. вновь были обнаружены пораженные *Labyrintula* sp. побеги zostеры вдоль всего побережья от Кандалакши до южного побережья Онежского залива и Соловецких островов [3]. На данный момент процесс восстановления зарослей zostеры на Белом море продолжается [20, 25]. Причины гибели вида до настоящего времени обсуждаются в литературе.

*Zostera marina* L. – zostера морская, взморник морской, морская трава. Класс *Liliopsida*, *Monocotyledones*, порядок *Najadales*, семейство *Zosteraceae* [19, 23].

*Zostera marina* – многолетник, который иногда образует однолетние формы. Некоторые авторы выделяют однолетние формы как отдельный вид *Z. angustifolia*, однако специальные исследования на побережье Нидерландов показали, что однолетние формы могут сменяться двулетними или многолетними [32, 36]. Для Белого моря некоторыми авторами приводятся и другие виды zostеры. Так В.В. Кузнецов, Л.А. Зенкевич и Н. С. Гаевская указывают для Белого моря и *Z. nana* Roth., Н.Н. Цвелев – *Z. hornemanniana* Tutin (*Z. angustifolia* (Hornem) Reichenb.) [6, 12, 14, 23]. Для Карелии А.В. Кравченко [11] указывает *Z. angustifolia*, как обычный массовый вид для Кемского, Выгозерского и Топозерского флористических районов, в этих же районах отмечена и *Z. marina*. Вид *Z. angustifolia* также указывается для Соловецкого архипелага [9]. *Z. angustifolia* отличается от *Z. marina* лишь линейными размерами листовой пластинки, а *Z. nana* отличается от *Z. marina* как размерами, так и формой верхушки листа – у *Z. marina* ширина листа более от 2,0 до 9,0 мм, верхушка листа округлая, у *Z. nana* ширина листа от 0,5 мм до 2,0 мм, верхушка листа выемчатая (табл. 1). Наиболее значимое отличие *Z. angustifolia* и *Z. nana* от *Z. marina* в экологии видов: два первых – стенопотные, стеногалинные мелководные формы, предпочитающие мелководные «ванны», заполненные водой даже в максимальный отлив, а *Z. marina* – эвритопный, эвригалинный вид, с более широкой экологической амплитудой, легко заселяющий разнообразные донные субстраты и предпочитающий небольшие возвышения между «ваннами» в отлив.

Таблица 1. Некоторые диагностические признаки видов рода *Zostera* [14, 17, 22]

Признак	<i>Z. marina</i>	<i>Z. angustifolia</i> ( <i>Z. hornemanniana</i> )	<i>Z. nana</i>
Ширина листа, мм	2–9	1,5–3	0,5–2
Число жилок	3–7	3	1–3
Верхушка листа	округлая		выемчатая
Длина листа, см	50	до 50 (100)	10–20
Характер влагалища	замкнутое	замкнутое	расщепленное
Строение пестика	столбик вдвое длиннее рыльца	столбик почти равен рыльцу	
Длина плода, мм	3–3,5	2–3	2
Поверхность плода	бороздчатые	бороздчатые	гладкие
Длина стебля, см	60–150	до 150	10–40

Для уточнения видового состава zostеры в районе Беломорской биостанции МГУ в 1978 г. В.Н. Вехов и Г.А. Пронькина [4] провели исследование морфологической изменчивости ряда ее признаков. Установлено, что на длину и ширину листа может влиять глубина произрастания. Для доказательства этого положения были проведены опыты по пересадке литоральных растений в сублитораль; уже через два месяца пересаженные растения имели листья большей длины, чем контрольные. Исследование показало, что многие из диагностических признаков (длина листа, ширина листа, число жилок, расстояние от боковых жилок до края листа, форма верхушки листа, отношение ширины соцветия к ширине ножки соцветия) варьируют в очень широких пределах и применять их в качестве диагностических нецелесообразно. Этот анализ позволил авторам сделать вывод, что вид *Z. nana* указан для Белого моря ошибочно, а два вида *Z. marina* и *Z. hornemanniana* отличить по вегетативным признакам не представляется возможным. Проведенный авторами предварительный анализ морфологического строения пестиков показал, что в одном соцветии могут находиться пестики с различным соотношением длин столбиков и рылец. В период с 1972 по 2009 гг. *Z. nana* не была отмечена на западном побережье Белого моря от вершины Кандалакшского залива до Кондострова в Онежском заливе [1, 24].

В наших исследованиях [18] максимальная длина растения составляет 60 см, минимальная – 4 см. Такие небольшие размеры растений связаны, в первую очередь, с небольшим диапазоном глубины (литораль – верхняя сублитораль) исследования. Биометрические размеры листьев варьируют в широком диапазоне и, в большей степени, это касается длины листа (табл. 2). Коэффициент вариации длины листа изменяется от 37,6 до 56,3 % в разных точках исследования. Показано, что у растений из Коровьей губы ширина листьев на одном растении варьирует от 2,0 до 4,0 мм. Более широкие листья у сублиторальных растений были отмечены на трансекте около д. Лувеньга: в среднем горизонте литорали они имеют ширину в среднем  $1,6 \pm 0,3$  мм; а на сублиторали –  $3,1 \pm 0,7$  мм. Увеличение ширины листа также может являться морфологической адаптацией к пониженной освещенности.

Полученные нами данные по площади листа и суммарной площади листьев одного побега показали, что эти показатели увеличиваются с глубиной произрастания, что сопровождается снижением освещенности. Эти данные свидетельствуют о сходстве реакции водных и наземных растений на снижение освещенности. По данным В.Н. Вехова и Г.А. Пронькиной [4] особенно крупные растения встречаются возле русел рек. Листья у них могут достигать 2 м. В опытах В.Н. Вехова и Г.А. Пронькиной [4] было показано, что длина листовых пластинок зависит от глубины произрастания растений. Ширина листа также изменяется с глубиной, но этот параметр в значительной степени зависит и от других факторов: характера грунта, наличия опреснения [4, 18, 25]. Аналогично морфологическим параметрам изменяются и анатомо-метрические характеристики: толщина эпидермиса, кутикулы, размеры клеток хлоренхимы, механических тканей и объем воздушных полостей. Причем, наиболее варьирующими и сходными с величиной варибельности морфологических параметров листа являются параметры воздушных полостей (объем и линейные размеры:  $C_v$  – выше 50 %) [8].

Таблица 2. Коэффициент вариации некоторых характеристик zostеры

$C_v$ , %	Вехов, Пронькина, 1983	Стародубцева, 2011
Высота побега, %	–	19,8–41,0
Длина листа, %	9,2–31,8	37,6–56,3
Ширина листа, %	5,5–29,3	12,0–35,0

Полученные данные показали, что высокий уровень морфологической изменчивости свидетельствует о большой сложности использования биометрических показателей вегетативных органов в качестве параметров видовой характеристики [4]. Эти отличия затруднительны для использования при выделении видов, произрастающих в динамичных условиях приморской полосы арктических морей, и Белого моря в особенности.

В литературе на основании внутривидовой изменчивости морфологических характеристик растений, произрастающих в широком диапазоне условий, выделяют морфотипы. Как правило, у морских трав выделяют два морфотипа: мелколистный и крупнолистный. Авторы высказывают гипотезу о различных факторах, вызывающих различия между морфотипами, которыми могут быть характер грунта (ил или песок), глубина произрастания, условия освещенности [33]. Крупнолистный морфотип произрастает в нижнем горизонте литорали и сублиторали, а мелколистный в сред-

нем горизонте литорали. Считается, что увеличение длины листа является морфологической адаптацией к пониженной освещенности. Морфотипы могут отличаться по анатомическим, физиологическим, биохимическим и генетическим параметрам [28, 32, 33]. В нашей работе и работах других авторов на Белом море также выявлены различия между растениями zostеры на литорали и сублиторали, однако между двумя этими формами существует плавный переход. В.Н. Веховым и Г.А. Пронькиной [4] было показано, что при пересадке особей zostеры из литорали в сублитораль и наоборот, биометрические параметры растений изменяются адекватно условиям выращивания. Возможно, в более южных морях дифференцировка морфотипов более выражена, и различия выявляются и на генетическом уровне.

Таким образом, убедительных доказательств о существовании на территории Белого моря нескольких видов zostеры нет. Мы принимаем вид *Z. marina* L. и приводим его краткую синонимику – *Zostera marina* L., 1753, Sp.pl.: 968; Юз., 1934, Фл. СССР, 1 6 266; Толм., 1960, Аркт.фл.СССР, 1 : 88; Hulten, 1968, Fl.Alaska a. neighb. terr.:69; Кравченко, 2007, Конспект Флоры Карелии: 297., Юрцев и др., 2010, Конспект флоры Чукотской тундры: 68.

Наши данные показывают широкую морфологическую пластичность растений, относящихся к *Z. marina*. Вполне вероятно, что во время массовой гибели zostеры на Белом море совпадение таких событий, как расселение паразитического организма *Labyrinthula zosterae*, продолжающееся эвстатическое поднятие берегов западного побережья Белого моря, понизившее уровень моря, привели к вымиранию мелководных форм рода *Zostera*, и благодаря своей морфологической пластичности в подходящих местообитаниях остался более глубоководный вид *Z. marina*. В литературе отмечается тот факт, что до настоящего времени отсутствуют растения больших размеров, которые были широко представлены на побережье до гибели zostеры. Но, поскольку приморская полоса является ареной видообразования [7, 18], имеется некоторое противоречие, которое может быть выяснено при использовании методов молекулярной генетики.

*Работа выполнена при финансовой поддержке грантов № 3832 «Морфологические и физиологические аспекты видообразования и формирования адаптационных стратегий видов в прибрежных экосистемах приливных морей Голарктики и Арктики» в рамках АВЦП «Развитие научного потенциала высшей школы» и «Морфолого-физиологические показатели лишайников и сосудистых растений для оценки и прогнозирования состояния прибрежно-водной среды» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК 14.740.11.0300).*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Белое море и биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Исследование фауны морей. Вып. 42 (50) СПб., 1995. Ч. 1. 249 с.
2. Вехов В.Н. Восстановление зарослей zostеры на Белом море // Биология Белого моря. Труды Беломорской биологической станции МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1970. Т. 3. С. 149–153.
3. Вехов В.Н. Зостера морская (*Zostera marina* L.) Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1992. 144 с.
4. Вехов В.Н., Пронькина Г.А. Изменчивость *Zostera marina* L. на Белом море // Труды Беломорской биологической станции МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1983. С. 118–133.
5. Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря. М.: Наука, 1986. 188 с.
6. Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Наука, 1963. 739 с.
7. Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул, Издательство «Азбука», 2004. 228 с.
8. Куреева Е.В. Влияние глубины произрастания на строение листа морской травы *Zostera marina* L. // Экология моря. 2002. Вып. 60. С. 33–38.
9. Киселева К.В. Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. Моск. гос. ун-т. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 161–174.
10. Колеватова Г.А. Некоторые результаты наблюдений над зарослями zostеры в районе губы Чуца // Проблемы моря и внутренних водоемов Карелии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 1. С. 149–152.
11. Кравченко А.В. О своеобразии систематической и географической структуры флоры островов Онежского залива Белого моря // Биогеография Карелии. Труды КарНЦ РАН. Сер.: Биология. Петрозаводск, 2005. Вып.7. С. 87–102.
12. Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.

13. Кузнецов В.В., Матвеева Т.А. К биологическим особенностям zostеры Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 1. С. 145–149.
14. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. Гаевская Н.С. (ред.) М.: Советская наука, 1948. 740 с.
15. Садогурский СЕ. Отмирание зарослей *Zostera marina* L. у Сары-Булатских островов (Каркинитский залив, Черное море) // Заповідна справа в Україні. 1999. Т. 5. Вып. 2. С. 17–22.
16. Сергиенко Л.А. Флора и растительность побережий Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск, 2008. 225 с.
17. Станков С.С. Определитель высших растений Европейской части СССР М.: Советская наука, 1959. 743 с.
18. Стародубцева А.А. Экология, физиология и продуктивность zostеры морской *Zostera marina* L. на Белом море // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ПетрГУ. Санкт-Петербург, 2011. 24 с.
19. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.–Л.: Наука, 1966. 611 с.
20. Телегин А.В. Современное состояние поселений zostеры морской (*Zostera marina* L.) в губе Бабье море (Кандалакшский залив Белого моря) // Матер. IV–V Междун. семинаров «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей». Кандалакша, 19 июля 1999 г., 18 июля 2000 г. СПб.: Изд-во РГГМУ, 2000. С. 118–125.
21. Толмачев А.И. // Арктическая флора СССР: в 6 т. Л.: Наука, 1960–1971. С. 88.
22. Флора Европейской части СССР: [в 11 т.] / под ред. А.А. Федорова. Т. 4 Покрытосеменные двудольные, однодольные / [Н.Д. Агапова и др.; ред Ю.Д. Гусев]. Л., 1979. 355 с.
23. Цвелев Н.Н. Семейство взморниковые (*Zosteraceae*) / Н.Н. Цвелев // Жизнь растений в 6 т. Т. 6: Цветковые растения / А.Л. Тахтаджян, З. Т. Артюшенко, И.А. Грудзинская и др. М.: Просвещение, 1982. С. 39–41.
24. Шкляревич Г.А. О некоторых сторонах биологии *Zostera marina* L. на литорали островов в вершине Кандалакшского залива // Природа заповедников РСФСР и ее изменения под влиянием естественных и антропогенных факторов. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.; 1982. С. 76–89.
25. Шкляревич Г.А., Сергиенко Л.А. Особенности экологии *Zostera marina* L., обитающей на литорали о. Ряшков (Северный архипелаг Кандалакшского залива Белого моря) // Матер. VI–VII Международных семинаров «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей». Кандалакша, 18 июля 2002 г., 17 июля 2003 г.: Часть I. Комплексное управление прибрежными зонами. Роль заповедников в обеспечении устойчивого развития прибрежной зоны северных морей. СПб.: Изд-во РГГМУ, 2004. С. 134–139.
26. Юзенчук С.В. // Флора. СССР в 30 т. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1969, С. 266.
27. Юрцев Б.А. Королева Т.М., Петровский В.В. Жукова П.Г., Полозова Т.Г., Катенин А.Е. Конспект флоры Чукотской тундры. Санкт-Петербург, Изд-во ВВМ, 2010. 628 с.
28. Aarts T. L. The wasting disease and the effect of abiotic factors (light-intensity, temperature, salinity) and infection with *Labirintula zosterae* on the phenolic content of *Zostera marina* / T.L. Aarts, J.D. Degroot, L.H.T. Vergeer // Aquatic Botany. 1995. Vol. 52. № 1–2. P. 35–44.
29. Brun F. G. Clonal building, simple growth rules and phylloclimatic as key steps to develop functional-structural seagrass models // Marine Ecology Progress Series. 2006. Vol. 323. P. 133–148.
30. Hughes A. R. Morphological and physiological variation among seagrass (*Zostera marina*) genotypes // Oecologia. 2009. Vol. 159. P. 725–733.
31. Hulten E. Flora of Alaska and Neighboring Territories, Stanford University Press, Stanford, California. 1968. 1008 p.
32. Larkum A. Seagrasses: biology, ecology and conservation / A. Larkum, R. Orth, C. Duarte. Netherlands: Springer, 2006. 690 p.
33. Peralta G. Morphological and physiological differences between two morphotypes of *Zostera noltii* Hornem. From the south western Iberian Peninsula // Helgol. Mar. Res. 2000. Vol. 54. P. 80–86.
34. Ralph P. J. Impact of the wasting disease pathogen, *Labyrinthula zosterae*, on the photobiology of eelgrass *Zostera marina* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. Vol. 226. P. 265–271.
35. Renn C. E. The Wasting Disease of *Zostera marina* // Biological Bulletin. 1936. Vol. 70. № 1. P. 148–158.
36. Robertson A.I. Disturbance by ice and life history adaptations of the seagrass *Zostera marina* // Marine Biology. 1984. Vol. 80. P. 131–141.
37. Tutin T.G. The autecology of *Zostera marina* in relation to its wasting disease // New Phytologist. 1938. Vol. 37. № 1. P. 50–71.