

---

## АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

---

УДК 58.009

### **TRIPOLIUM PANNONICUM (JACQ.) DOBRO CZ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ: МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРАТЕГИЯ**

© А. В. Сони́на, Т. Ю. Дьячкова, К. В. Морозова  
A. V. Sonina, T. Y. Dyachkova, K. V. Morozova

*Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobroc z on the White Sea coast:  
morphology, anatomy, ecological strategy

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»  
185910, Россия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33. Тел.: +7 (8142) 71-10-19, e-mail: mkv25@bk.ru

Аннотация. В статье представлены результаты морфолого-анатомического анализа облигатного галофита при-морских местообитаний *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobroc z с целью оценки его жизненной стратегии в неста-бильных условиях литорали. Исследование выполнено в пределах модельной трансекты, заложенной от линии уреза воды до коренного берега на Поморском берегу западного побережья Белого моря, в окрестностях п. Раствяновлок (Беломорский р-н, Республика Карелия) в вегетационные сезоны 2021–2023 гг. На обследованной части побережья *T. pannonicum* встречается разреженно в виде отдельно стоящих вегетативных и генеративных особей: вегетативные розетки, генеративные побеги и особи, сформированные генеративными и вегетативными побегами. Выявлены различия основных морфологических и анатомических признаков вегетативных органов по градиенту произрастания растений от уреза воды до коренного берега. У коренного берега и вегетативные и генеративные особи более крупные, чем у линии уреза воды. Анализируемые растения *T. pannonicum* являются многолетними, о чем свидетельствует наличие ортотропного корневища. Для *T. pannonicum*, произрастающих на литорали выявлены адаптивные признаки. К условиям подвижности грунта и погребения в субстрат растения адаптированы путем вытягивания первых междоузлий побегов (этиолированные участки побегов), формирующихся из зимующих почек на корневище. У вегетативных однолетних надземных органов и многолетних подземных органов хорошо развита аэренхима как адаптация к условиям периодического заливания водой, а во время полного прилива к погружению в толщу воды. Хорошо развита покровная ткань у вегетативных органов и слой кутикулы у цветоноса обеспечивают защиту внутренних тканей от абиотических факторов среды в условиях их динамики: движение водных масс, изменение освещённости, температуры, солёности и проч. Стабильность популяций и экологическая стратегия *T. pannonicum* как стресс-толеранта (S-стратегия) поддерживается в условиях литорали совокупностью выявленных морфолого-анатомических особенностей.

Ключевые слова: *Tripolium pannonicum*, литораль, Белое море, морфология побега, анатомия вегетативных и генеративных органов, адаптации.

Abstract. The results of a morphological and anatomical study of the obligate halophyte of the coastal habitats *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobroc z are presented in order to assess its life strategy in unstable conditions of the littoral. The study was carried out on the Pomorsky coast of the western coast of the White Sea, in the vicinity of the Rastrnavolok (Belomorsky District, Republic of Karelia) during the vegetation seasons of 2021–2023. Plants were analyzed within a model transect laid from the water's edge to formed terrestrial vegetation. *T. pannonicum* occurs sparsely in the form of free-standing vegetative and generative individuals: vegetative rosettes, generative shoots and individuals formed by generative and vegetative shoots. Differences in the main morphological and anatomical features of vegetative organs along the gradient of littoral conditions (from the first to the third zone) have been revealed. In the third zone, both vegetative and generative individuals are larger than at the first one. The analyzed plants of *T. pannonicum* are perennial, as evidenced by the presence of an orthotropic rhizome. Adaptive features to the conditions of littoral biotopes have been identified. The etiolated areas of the shoot are an adaptation to the conditions of soil mobility. The buds, which overwinter on the rhizome and are buried under a layer of soil, give rise to young plants that are brought to the surface of the substrate by stretching the first internodes. Vegetative annual aboveground organs and perennial underground organs have well-developed aerenchyma – adaptation to conditions of flooding with water, and during full tide, immersion in the water column. The

well-developed integumentary tissue of vegetative organs and the cuticle layer of the peduncle provide protection of internal tissue from abiotic environmental factors in conditions of their dynamics: movement of water masses, changes in illumination, temperature, salinity, etc. The stability of coenopopulations and the ecological strategy of *T. pannonicum* as a stress-tolerant (S-strategy) is supported in littoral conditions by a set of identified morpho-anatomical features.

Keywords: *Tripodium pannonicum*, littoral, White Sea, morphology of shoot, anatomy of vegetative and generative organs, adaptations.

DOI: 10.22281/2686-9713-2025-1-4-18

## Введение

Прибрежная зона Белого моря, внутреннего моря Арктического региона, характеризуется нестабильностью условий в силу приливно-отливной динамики, дважды в сутки биотопы на литорали заливаются морской водой и дважды осушаются. Многолетние наблюдения сообществ галофитов на литорали Белого моря, изучение анатомо-морфологических особенностей отдельных доминирующих видов позволили провести анализ формирования у них различных адаптационных структур и выявить адаптивные стратегии, позволяющие поддерживать стабильность ценопопуляций в условиях литорали (Morozova et al., 2014; Markovskaia et al., 2021; Gulyaeva, 2022; Sonina et al., 2023).

*Tripodium pannonicum* (Jacq.) Dobroc. (синонимы: *Aster pannonicus* Jacq., *Aster tripodium* subsp. *pannonicus* (Jacq.) Soó) (*Asteraceae*) – солончаковая астра паннонская, облигатный галофит, занимающий как прибрежные, так и внутренние местообитания с засоленными субстратами в Евразии; входит в состав многих растительных сообществ литорального галофитного комплекса побережья Белого моря. В настоящее время нет ясного понимания таксономии вида (Boiko, 2011; Korolyuk et al., 2015; Korolyuk, 2022; Karanovic, 2015; Vasyukov, Saksonov, 2020). Также нет единого представления о биоморфологии этого вида (Novikov et al., 2004; Sekretareva, 2004; Maevskii, 2006; Voronkova et al., 2008; Goryaev, 2020).

Интерес представляет вид и со стороны особенностей анатомического строения листового аппарата у растений в пределах приливно-отливной зоны произрастания (Morozova et al., 2014; Gulyaeva, 2022), а также анатомической структуры вегетативных органов в условиях местообитаний с засоленными субстратами по берегам озёр (Knežević et al., 2008; Geissler et al., 2009; Bergu et al., 2012; Grigore et al., 2014). Известно, что особи отличаются изменчивыми морфологическими признаками в пределах ареала, охватывающего обширную территорию от атлантического побережья Европы до Тихого океана, а некоторые морфологические признаки (например, гетерокарпия и характер ветвления стебля), служат диагностическими для определения близкородственных таксонов (Korolyuk, 2022). На побережье Белого моря проведены исследования по изменчивости пыльцы *T. pannonicum* в пределах литорали (Markovskaia et al., 2013; El'kina, Karpova, 2015; El'kina, Osipova, 2021), изучены физиологические параметры листа (интенсивность фотосинтеза, устьичная проводимость, газообмен и др.) и выявлены приспособления к условиям засоления и к приливно-отливной динамике, а также поглощение растением тяжёлых металлов (Perera et al., 1997; Kerstiens et al., 2002; Ueda et al., 2003; Ramani, 2004; Ramani et al., 2006; Geissler et al., 2009; Мурзабаяева et al., 2012; Markovskaia et al., 2015; Duarte et al., 2017; Terebova, Pavlova, 2021; Gulyaeva, 2022; и др.). Ряд работ посвящены изучению влияния солёности на прорастание семян и рост растений (Uno et al., 1996; Ramani et al., 2006; Tabot, Adams, 2013; Markovskaia et al., 2024), имеются данные по экспрессии и гибридизации генов в клетках листа *T. pannonicum* в условиях солевого стресса (Uno et al., 1998; Ramani, 2004).

В последнее время в научных публикациях активно обсуждаются вопросы использования биомассы солеустойчивого галофита *T. pannonicum* для определения потенциала производства биогаза и в качестве сырья для биогазовых установок с целью расширения производства возобновляемой энергии (Turcios et al., 2016, 2021). В биомассе были обнаружены высокие концентрации сырого протеина, что свидетельствует о том, что растения обладают

потенциалом для производства зелёного белка (Hullkko et al., 2022). Фитомассу *T. pannonicum* употребляют в пищу (Ramani, 2004; Bercu et al., 2012). Кроме того, вид является перспективным в качестве корма для животных и для биоремедиации аридных зон (Geissler et al., 2009; Муззабаева et al., 2012).

В ходе проведения комплексных исследований состояния, структуры маршевых сообществ, а также детального изучения доминирующих видов сосудистых растений на литорали западного побережья Белого моря в течение почти 15 лет, нами отмечались ситуации, когда растения *T. pannonicum* значительно изменяли свое участие в сообществах от доминирования до единичных экземпляров в течение последовательных сезонов. Несмотря на то, что *T. pannonicum* достаточно хорошо изучен с точки зрения морфологии, анатомии, функциональных показателей, нет общего представления о жизненной стратегии вида в динамических условиях литорали приливно-отливных морей. В связи с этим целью настоящего исследования было изучение комплекса морфолого-анатомических показателей *T. pannonicum* для выявления адаптивных признаков к условиям произрастания на литорали Белого моря.

### Материал и методы

Исследование выполнено в вегетационные сезоны 2021–2023 гг. на Поморском берегу западного побережья Белого моря, в окрестностях п. Растьяноволок ( $64^{\circ}22'81''$  N,  $35^{\circ}93'14''$  E) в 12 км на северо-запад от г. Беломорск Республики Карелия (рис. 1).

*T. pannonicum* – малолетнее или многолетнее травянистое растение высотой 15–100 см (Novikov et al., 2004; Sekretareva, 2004; Maevskii, 2006; Voronkova et al., 2009; Veselkin et al., 2016; Goryaev, 2020). Стебли прямостоячие, бороздчатые, полые, в верхней части ветвистые. В случае многолетних форм формируется ортотропное короткое корневище (Flora..., 1966). Листья продолговатояйцевидные или ланцетные, мясистые. Многочисленные корзинки образуют щитковидно-метельчатое соцветие. Листочки обёртки двурядные, тупые, зелёные с красноватыми верхушками. Краевые цветки ложноязычковые, голубые, светло-голубые или розовые, женские; срединные – трубчатые, жёлтые, обоеполые. Плоды – яйцевидные семанки с хохолком (Novikov et al., 2004).

Плюризональный евразийский вид, распространённый в Арктике, в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Белоруссии, в Украине, в Молдавии, на Кавказе, в странах Европы, в Северной Америке. *T. pannonicum* произрастает в засоленных местообитаниях, иногда как заносное

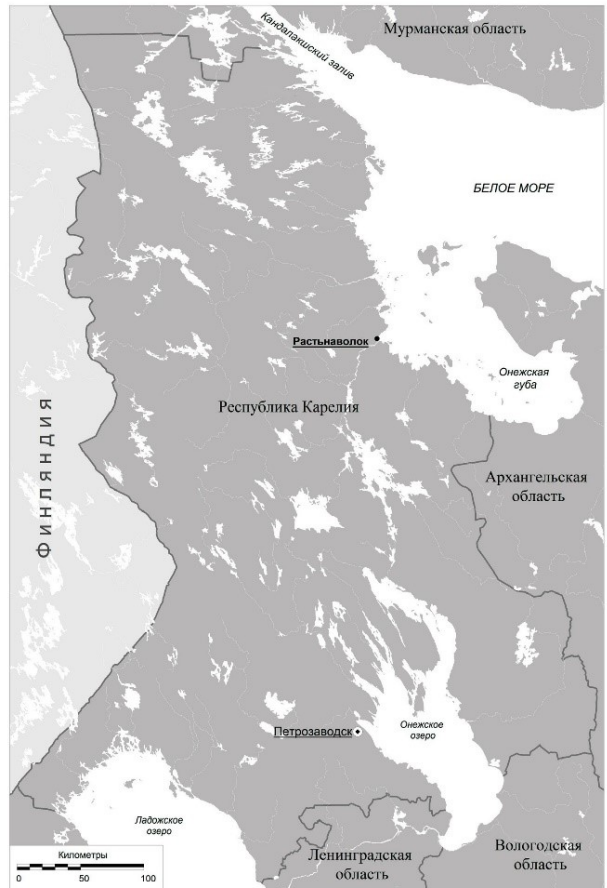


Рис. 1. Район исследования.

Fig. 1. Study area.

в населённых пунктах и у дорог (Novikov et al., 2004; Sekretareva, 2004). В Карелии селится по берегам рек, впадающих в Белое море, и является одним из доминантных видов литорали морского побережья (Gulyaeva, 2022).

Исследование выполнено в пределах модельной трансекты длиной 500 м и шириной 5 м, заложенной от линии уреза воды (нижняя литораль) до коренного берега (супралитораль) в период полного отлива. На данном участке побережья протекает небольшой ручей. Эстуарная зона ручья шириной 180 м доходит до небольшого мористого каменистого вала, покрытого песчано-илистыми отложениями. Центральная часть трансекты – слабо-заиленная депрессия, заросшая фрагментарными куртинами приморских растений. Солёность воды не превышала 7‰. В пределах трансекты были выделены три зоны, отличающиеся по типу субстрата и флористическому составу. В первой зоне – у линии уреза воды в защищённом каменной грядой месте встречаются четыре вида растений: *Triglochin maritima* L., *Plantago maritima* L., *T. pannonicum* и *Glaux maritima* L., с преобладанием *T. maritima* (10 %) и *P. maritima* (10 %). По мере продвижения от линии уреза воды к береговой линии во второй зоне (средняя часть литорали) *T. maritima* продолжает доминировать в растительном покрове с *Ruppia maritima* L., *Carex mackenziei* V. Krecz., где фрагментарно присутствует *T. pannonicum*. В третьей зоне (верхняя литораль, у коренного берега) *T. pannonicum* входит в сообщество, где доминантами являются *T. maritima* и *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla.

Популяция *T. pannonicum* занимает нижнюю, среднюю и верхнюю литораль. В пределах зон выкопаны модельные растения для проведения морфолого-анатомического анализа. Морфологический анализ выполнен на генеративных и вегетативных побегах (выборки включают от 3 до 10 значений). У генеративных побегов измеряли высоту растений по длине цветоноса, линейные размеры листа в средней части побега, длину этиолированного участка побега; у вегетативного побега (розетки), представленного брахибластом, измеряли высоту по длине листьев, линейные размеры наиболее крупного листа, длину этиолированного участка стебля. В выборку входили одиночные вегетативные побеги (розетки), генеративные одиночные побеги и все побеги в составе разросшейся особи.

Для проведения анатомического анализа вегетативных органов в полевых условиях проведена их фиксация в 70 % этаноле. В каждой исследуемой зоне у модельных растений анализировали цветоносы, корневища и придаточные корни в средней части корневища. На временных препаратах поперечных срезов, сделанных от руки лезвием безопасной бритвы, измеряли параметры анатомических структур при помощи светового микроскопа МИКМЕД–6 (ЛОМО, Россия) с использованием окуляр-микрометра WF10X/22 мм при увеличении объектива 4×, 10×, 40×. У цветоносов и у подземных органов измеряли толщину покровной ткани, первичной коры, центрального цилиндра, диаметр сердцевинны, в первичной коре отмечали толщину аэренхимы; у цветоносов также измеряли толщину перичиклической склеренхимы, у придаточных корней – их диаметр. Для выявления механических тканей срезы окрашивали флороглюцином и 10 % раствором HCl (Furst, 1979). Измерения анатомических параметров вегетативных органов в каждом биотопе проводили в 30-кратной повторности. Оценку варьирования анатомических параметров органов растений выполняли с помощью коэффициента вариации (CV). Уровни варьирования приняты по Г. Н. Зайцеву (Zaitsev, 1991): CV > 20 % – высокий, CV – 1–20 % – средний, CV < 10 % – низкий.

Статистическая обработка данных выполнена с использованием программ MS Exel'2010, Statistica 6.0. и Past. Поскольку совокупность данных морфологического анализа не соответствует нормальному распределению (критерий Шапиро-Уилка), использовали непараметрический дисперсионный анализ (H-критерий Краскела-Уоллиса). Данные анатомического анализа имеют нормальное распределение, достоверность различий анатомических параметров растений из разных биотопов выполнены с помощью t-критерия Стьюдента. В таблице приведены средние значения и ошибка средней величины признака. Фотографии выполнены авторами статьи.

## Результаты исследования

**Морфологический анализ.** Растения *T. pannonicum* в пределах литорали отмечены в трёх возрастных состояниях: молодые розеточные растения (рис. 2, А), одиночные генеративные побеги (рис. 2, Б) и сформированная взрослая особь, представленная генеративными и вегетативными побегами (рис. 2, В).

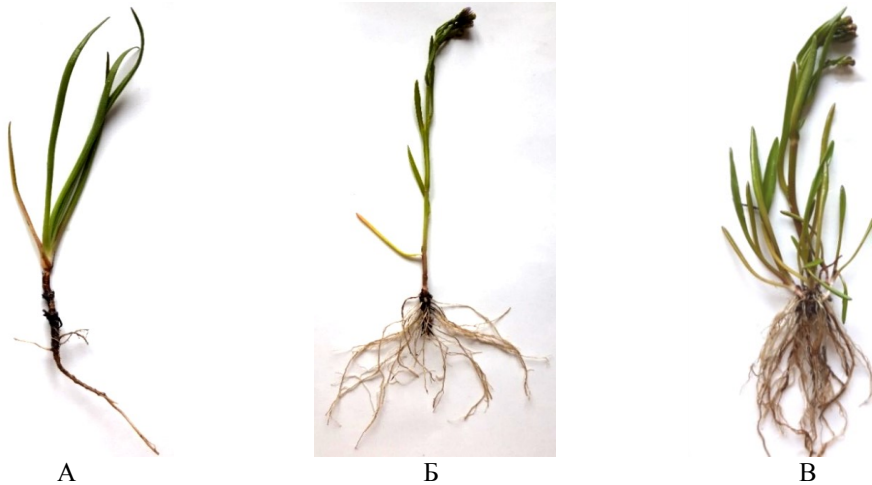


Рис. 2. Модельные растения *T. pannonicum*: А – молодое розеточное растение, Б – генеративный побег, В – особь, сформированная генеративным и вегетативными побегами.

Fig. 2. Model plants of *T. pannonicum*: А – young rosette plant, Б – generative shoot, В – individual formed by generative and vegetative shoots.

В основании побега у большинства особей отмечено наличие этиолированного безлистного участка (рис. 3).



Рис. 3. Особи *T. pannonicum* с этиолированными участками побегов.

Fig. 3. *T. pannonicum* specimens with etiolated shoot sites.

По градиенту изменения условий произрастания (от уреза воды в направлении к коренному берегу) у *T. pannonicum* отмечено увеличение высоты генеративных и вегетативных побегов (рис. 4).

Высота генеративных побегов увеличивается от 1 зоны к 3 (рис. 4, А), одиночные вегетативные побеги в условиях 1 и 2 зон литорали по высоте остаются одинаковыми (рис. 4, Б). И генеративные ( $H_c = 6,88$ ,  $p = 0,03$ ) и вегетативные ( $H_c = 11,77$ ,  $p = 0,003$ ) побеги значимо выше в 3 зоне.

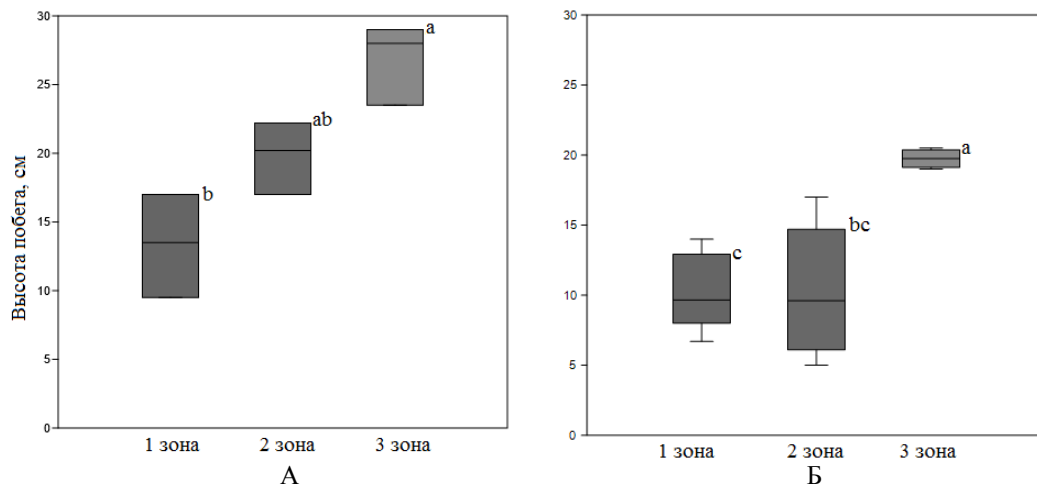


Рис. 4. Высота генеративных (А) и вегетативных (Б) побегов *T. pannonicum* в разных зонах литорали: значимо различающиеся показатели обозначены разными буквами (на других рисунках – так же),  $p < 0,05$ .

Fig. 4. The height of generative (A) and vegetative (B) shoots of *T. pannonicum* in different zones of the littoral: significantly different indicators are marked by different letters (in other figures as well),  $p < 0,05$ .

Таким образом, можно отметить, что в 3 зоне (у коренного берега) формируются более мощные растения, вегетативные, и генеративные побеги почти в два раза выше, чем в 1 зоне (у уреза воды).

Длина и ширина листьев у генеративных и вегетативных особей по градиенту заливания (от уреза воды к коренному берегу) в общих чертах имеют сходный характер изменчивости. Не выявлено различий по ширине листьев у генеративных побегов на всей литорали (рис. 6, А) и по длине листьев в пределах 1 и 2 зон литорали как на генеративных (рис. 5, А), так и на вегетативных (рис. 5, Б) побегах.

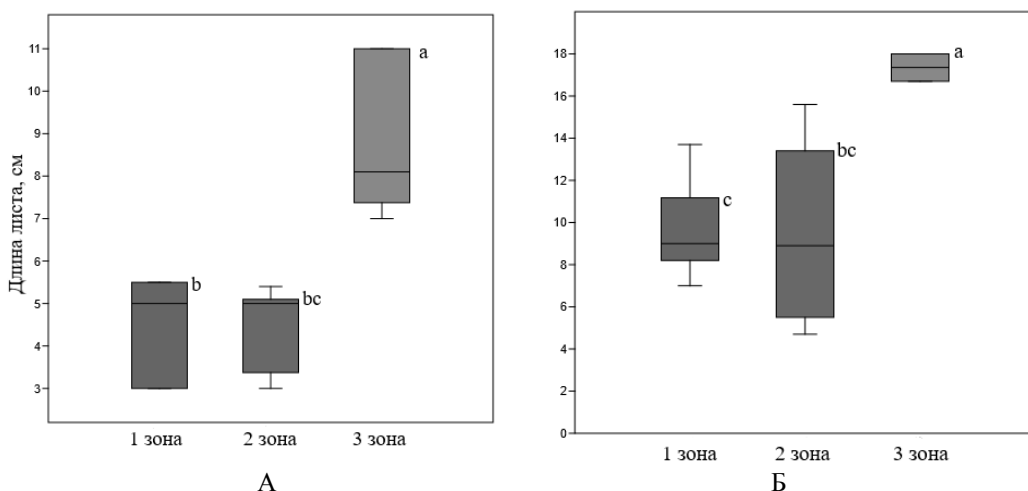


Рис. 5. Длина листа генеративных (А) и вегетативных (Б) побегов *T. pannonicum* в разных зонах литорали.

Fig. 5. Leaf length of generative (A) and vegetative (B) shoots of *T. pannonicum* in different zones of the littoral.

На вегетативных побегах (одиночные розеточные формы) листья значительно больше и по длине ( $H_c = 11,63$ ,  $p = 0,003$ ) (рис. 5Б), и по ширине ( $H_c = 7,02$ ,  $p = 0,03$ ) (рис. 6, Б) у коренного берега в отличие от биотопов у уреза воды. При этом листья у одиночных розеточных форм почти в два раза длиннее, чем у генеративных растений во всех зонах (рис. 5).

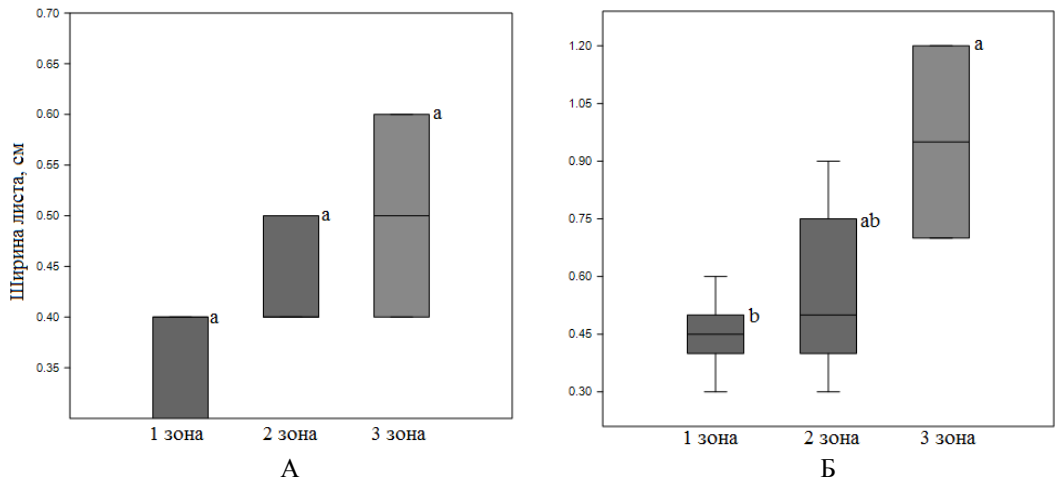


Рис. 6. Ширина листа генеративных (А) и вегетативных (Б) побегов *T. pannonicum* в разных зонах литорали.

Fig. 6. Leaf width of generative (A) and vegetative (B) shoots of *T. pannonicum* in different zones of the littoral.

Наличие этиолированного участка стебля выявлено у вегетативных и генеративных побегов в 1 и 2 зонах и только у генеративных в 3 зоне. Этот фрагмент побега сформирован первыми безлистными междоузлиями побега, несущими придаточные корни. В центральной части литорали (во 2 зоне) длина этого участка на побегах разных возрастных состояний значительно больше (для генеративных  $H_c = 6,5$ ,  $p = 0,04$ , для вегетативных особей  $H_c = 11,8$ ,  $p = 0,0006$ ) (рис. 7).

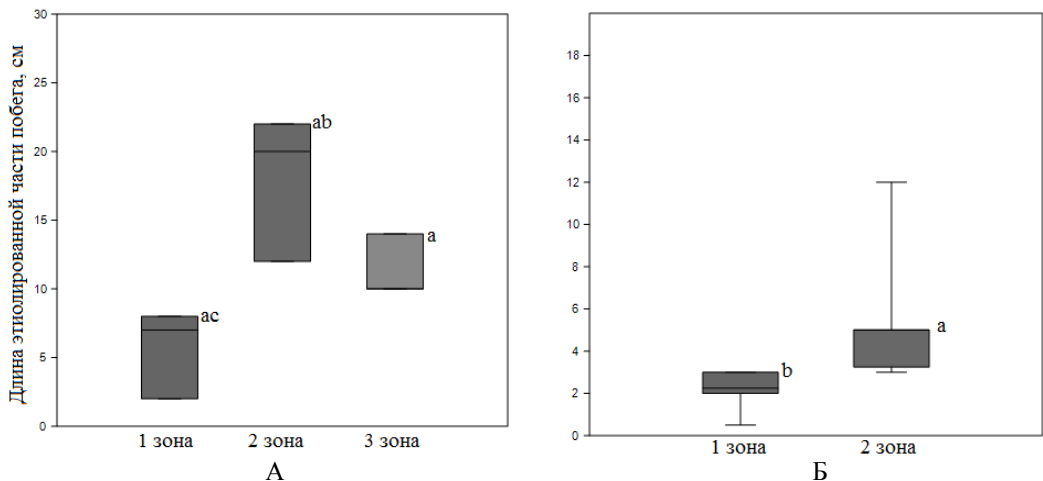


Рис. 7. Длина этиолированной части генеративного (А) и вегетативного (Б) побега *T. pannonicum* в разных зонах литорали.

Fig. 7. The length of the etiolated part of the generative (A) and vegetative (B) shoots of *T. pannonicum* in different zones of the littoral.

**Анатомический анализ.** Цветонос покрыт кутикулой, имеет вторичное анатомическое строение (рис. 8). В первичной коре формируется 1–3 слоя хлоренхимы, хорошо развитая аэренхима и однослойная эндодерма. Перидермическая склеренхима расположена снаружи от проводящих открытых коллатеральных пучков. Межпучковый камбий хорошо выражен и образует сплошное кольцо с проводящими пучками. Флоэма развита слабо и в ксилеме имеется либриформ, что отмечают и другие исследователи (Bercu et al., 2012; Grigore et al., 2014). В центральной части цветоноса паренхима сердцевинки разрушается, образуя полость.

У растений в 1 зоне отмечена наибольшая толщина эпидермы и аэренхимы в первичной коре цветоноса (табл.), тогда как в 2 и 3 зонах значение этих параметров в 1,5 и 2,0 раза ниже и варьирует в диапазоне 17–22 %.

Достоверных различий в толщине других тканей и в диаметре сердцевинки цветоноса у растений в исследуемых зонах не выявлено.



Рис. 8. Фрагмент поперечного среза цветоноса *T. pannonicum* в зоне 1 (увеличение 4×): эп – эпидерма, ПК – первичная кора, ХЛ – хлоренхима, эн – эндодерма, СК – склеренхима, ФЛ – флоэма, КС – ксилема, Л – либриформ, КБ – камбий, СР – сердцевина.

Fig. 8. Fragment of a cross-section of the peduncle of *T. pannonicum* in zone 1 (magnification 4×): ep – epidermis, ПК – primary cortex, ХЛ – chlorenchyme, эн – endoderm, СК – sclerenchyme, ФЛ – phloem, КС – xylem, Л – libriform, КБ – cambium, СР – core.

Таблица  
Параметры анатомической структуры вегетативных органов *T. pannonicum* в разных условиях произрастания

Table  
Parameters of the anatomical structure of *T. pannonicum* vegetative organs in different growing conditions

Параметры	1 зона	2 зона	3 зона
<b>Цветонос</b>			
Толщина эпидермы, мкм	6,4±0,2 <sup>a</sup>	4,2±0,1 <sup>b</sup>	3,1±0,1 <sup>c</sup>
CV, %	17	21	22
Толщина аэренхимы, мкм	81,7±1,6 <sup>a</sup>	59,4±1,4 <sup>b</sup>	44,8±0,7 <sup>c</sup>
CV, %	11	13	9
<b>Корневище</b>			
Толщина перидермы, мкм	14,8±0,3 <sup>a</sup>	12,1±0,3 <sup>b</sup>	9,8±0,2 <sup>c</sup>
CV, %	12	15	12
Толщина аэренхимы, мкм	182,0±3,7 <sup>a</sup>	155,5±1,6 <sup>b</sup>	141,5±1,6 <sup>c</sup>
CV, %	11	5	6
<b>Придаточные корни текущего года вегетации</b>			
Диаметр, мкм	124,4±1,5 <sup>a</sup>	111,6±1,0 <sup>b</sup>	102,3±1,2 <sup>c</sup>
CV, %	7	5	6
Толщина эпилеммы, мкм	1,5±0,02 <sup>a</sup>	1,4±0,03 <sup>ba</sup>	1,1±0,03 <sup>c</sup>
CV, %	10	13	14
Толщина аэренхимы, мкм	44,1±0,4 <sup>a</sup>	35,3±1,0 <sup>b</sup>	28,2±0,6 <sup>c</sup>
CV, %	5	16	12

Примечание. Сравниваем параметры анатомической структуры вегетативных органов у растений в разных зонах в строках, значения с разными буквами значимо различаются при  $p \leq 0,05$ .

Корневище характеризуется вторичным анатомическим строением. В первичной коре хорошо развита аэренхима (рис. 9), которая у части модельных растений в 1 и во 2 зонах



образуется и в сердцевине. Проводящая система представлена отдельными открытыми коллатеральными сосудистыми пучками, расположенными по кругу среди клеток паренхимы центрального цилиндра. У растений в 1 зоне выявлена значительная толщина перидермы и аэренхимы при сравнении со 2 и 3 зонами (табл.). Значение коэффициента вариации толщины покровной ткани у растений вдоль трансекты изменяется в небольшом диапазоне (12–15 %). Варьирование толщины аэренхимы снижается от уреза воды (1 зона CV = 11 %) в направлении к коренному берегу (2 зона CV = 5 %, 3 зона CV = 6 %). Достоверных различий в толщине других тканей и в диаметре сердцевины корневища у *T. pannonicum* в данных зонах не установлено.

Придаточные корни растений текущего года вегетации имеют первичное анатомическое строение (рис. 10, А). В первичной коре, так же как у цветоноса и у корневища, образуется аэренхима. В 1 зоне у *T. pannonicum* корни более крупные по диаметру и толщине аэренхимы (табл.). Во 2 и 3 зонах эти параметры значимо ниже, особенно у растений в 3 зоне. Величина толщины эпиблемы у корней растений в 1 и 2 зонах не отличается, а в 3 зоне почти в 1,5 раза меньше.

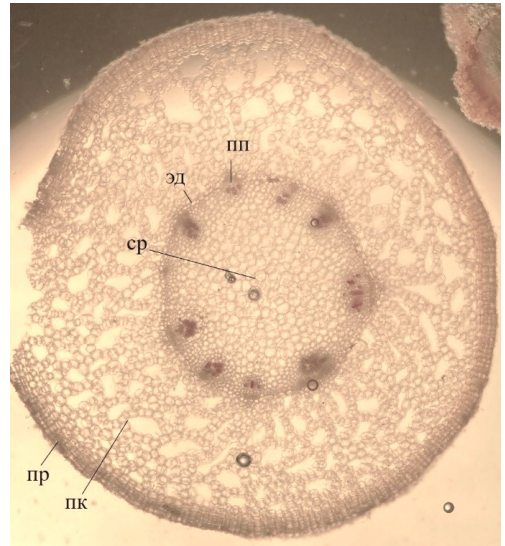
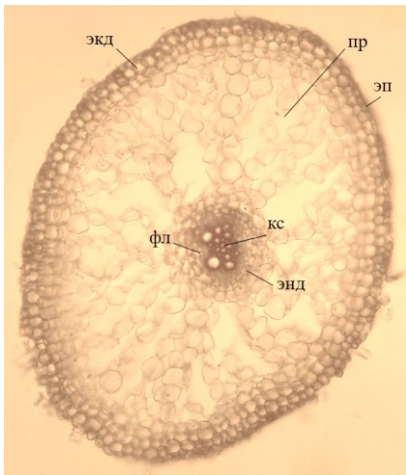
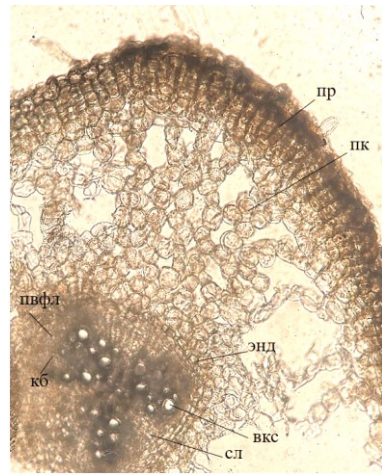


Рис. 9. Поперечный срез корневища *T. pannonicum* в зоне 1 (увеличение 4×): пр – перидерма, пк – первичная кора, эд – эндодерма первичной коры, пп – проводящий пучок, ср – сердцевина.

Fig. 9. Cross section of the *T. pannonicum* rhizome in the first zone (4× magnification): пр – periderm, пк – primary cortex, эд – endoderm of primary cortex, пп – conductive bundle, ср – core.



А



Б

Рис. 10. Поперечный срез придаточного корня *T. pannonicum* первичного (А) и вторичного (Б) строения в зоне 1 (увеличение 10×): эп – эпиблема, пр – перидерма, пк – первичная кора, экд – экзодерма первичной коры, энд – эндодерма первичной коры, кс – ксилема радиального проводящего пучка, вкс – вторичная ксилема, фл – флоэма радиального проводящего пучка, пвфл – первичная и вторичная флоэма, кб – камбий, сл – сердцевинный луч.

Fig. 10. Cross section of the adventitious root of *T. pannonicum* of primary (А) and secondary (Б) structure in the first zone (10× magnification): эп – epiblem, пр – periderm, пк – primary cortex, экд – exoderm of primary cortex, энд – endoderm of primary cortex, кс – xylem of radial conductive beam, вкс – secondary xylem, фл – phloem of the radial conductive beam, пвфл – primary and secondary phloem, кб – cambium, сл – core beam.

Диаметр корней и толщина покровной ткани у *T. pannonicum* в исследуемых зонах варьируют в узком диапазоне (CV 5–7 % и 10–14 % соответственно). Толщина аэренхимы у растений во 2 (CV = 16 %) и 3 (CV = 12 %) зонах более вариабельна по сравнению с 1 зоной (CV = 5 %).

Аналогичные изменения диаметра, толщины перидермы и аэренхимы установлены у многолетних придаточных корней, имеющих вторичное анатомическое строение (рис. 10Б). При вторичной структуре корней элементы ксилемы в центральном цилиндре разделены сердцевинными лучами. Толщина других тканей придаточных корней как первичного, так и вторичного анатомического строения у растений достоверно не отличается.

### Обсуждение

*T. pannonicum* на литорали Белого моря встречается в трёх возрастных состояниях. Наличие корневища свидетельствует о формировании биоморфы многолетнего травянистого растения в данных условиях произрастания. В пределах модельной трансекты не была обнаружена биоморфа однолетника, которую часто указывают при описании *T. pannonicum* в некоторых научных и справочных публикациях (Novikov et al., 2004; Sekretareva, 2004; Maevskii, 2005; Goryaev, 2020; Plantarium..., 2024). В динамичных условиях произрастания формирование биоморфы многолетнего или двулетнего растения увеличивает продолжительность жизненного цикла, что отмечают и у тундровых растений арктических регионов в качестве адаптации к экстремальным условиям среды (Vasilevskaia, 2010). Увеличение продолжительности жизненного цикла можно рассматривать как обеспечение стабильности популяций данного вида.

Характерной особенностью морфологии вегетативных органов у некоторых особей в пределах литорали является наличие этиолированной части побега с придаточными корнями. Вероятно, такое строение побега сформировалось как адаптивная реакция в условиях засыпания растений грунтом во время приливов и отливов, которая обеспечивает более прочное их закрепление в грунте и поднятие фотосинтезирующих органов на поверхность. Такая же морфологическая особенность (формирование этиолированного участка побега) отмечена и у другого вида галофита – *Plantago maritima*, доминирующего на литорали (Sonina et al., 2023).

Полученные данные по анатомическому строению вегетативных органов *T. pannonicum* в целом согласуются с литературными (Vercu et al., 2012; Grigore et al., 2014). Механическая ткань – склеренхима слабо развита в цветоносах, в условиях приливно-отливной динамики растения закрепляются в подвижном грунте главным образом за счёт многочисленных длинных придаточных корней, образующихся на этиолированных участках надземных побегов и на корневище. В ксилеме проводящих пучков цветоноса отмечен либриформ. Наличие его волокон в вегетативных органах галофитов рассматривается, как результат последовательной активности камбия, вызванной высоким засолением субстрата (Grigore et al., 2014).

Несмотря на то, что по морфологическим параметрам и вегетативные, и генеративные особи у коренного берега (в 3 зоне) отличаются большими размерами, чем в средней (2 зона) и нижней (1 зона) частях литорали, в анатомическом строении проявляется обратная тенденция. Анализируемые вегетативные органы *T. pannonicum* значимо больше по толщине, в основном за счёт хорошо развитой аэренхимы, в 1 зоне (у линии уреза воды), где растения оказываются под водой наиболее продолжительное время, чем во 2 и 3 зонах литорали. У приморских видов аэренхима развивается в надземных и подземных вегетативных органах в связи с недостаточной аэрацией грунта и является основным механизмом предотвращения аноксии у растений в периоды затопления, так как она позволяет запасать и усиливать движение газов внутри растения (Tabot, Adams, 2013; Gulyaeva, 2022).

Также у растений в 1 зоне более развита покровная ткань: клетки эпидермы цветоноса и толщина перидермы корневища значимо больше, чем у растений 2 и 3 зоны. Увеличение толщины покровной ткани в условиях приливно-отливной динамики, возможно, обеспечивает защиту внутренних тканей органов при резком изменении водного режима. В целом,

анатомические структуры довольно стабильны, так как характеризуются слабым или средним уровнем варьирования (по значениям CV) (табл.).

Аналогичная закономерность (увеличение морфологических показателей по сравнению с анатомическими) у растений в зоне супралиторали (3 зона) установлена и для *Plantago maritima* (Sonina et al., 2023). В проведенных ранее исследованиях ассимилирующих органов у *T. pannonicum* и *P. maritima*, показано, что у коренного берега увеличение размеров листьев и уменьшение их толщины обусловлено увеличением количества клеток основной ткани листа – мезофилла, при уменьшении их объёма (Mogozova et al. 2014; Sonina et al., 2023). Вероятно, аналогичная причина, то есть увеличение числа клеток неспециализированной ткани – основной паренхимы обеспечивает увеличение высоты побега *T. pannonicum* вдоль модельной трансекты от нижней литорали к супралиторали. При этом толщина органов побега вдоль трансекты в этом же направлении уменьшается за счёт уменьшения толщины специализированной ткани – аэренхимы, что закономерно с ослаблением действия приливо-отливной динамики от линии уреза воды до супралиторали.

### Заключение

В условиях литорали на обследованной части побережья Белого моря *T. pannonicum* встречается разреженно в виде отдельно стоящих вегетативных и генеративных особей. Короткое ортотропное корневище характеризует растение, как многолетнее (Flora..., 1966; Maevskii, 2006; и др.). Наличие этиолированных участков побега мы рассматриваем как приспособление растений к условиям подвижности грунта, так как это отмечено на участках литорали, где грунт песчано-илистый или мелкогалечный. Почки, которые зимуют на корневище и погребены под слоем грунта, дают начало молодым растениям, за счёт вытягивания первых междоузлий они выносятся на поверхность субстрата. У вегетативных однолетних надземных органов и многолетних подземных органов хорошо развита аэренхима, что говорит об адаптации к условиям заливания водой, а во время полного прилива погружения в толщу воды (столб воды над растениями во время полного прилива может составлять 0,5 м). Хорошо развитая покровная ткань у вегетативных органов и слой кутикулы у цветоноса обеспечивают защиту внутренних тканей от абиотических факторов среды в условиях их динамики: движение водных масс, изменение освещённости, температуры, солёности и пр.

Таким образом, стабильность ценопопуляций и экологическая стратегия *T. pannonicum* как стресс-толеранта (S-стратегия) поддерживается в условиях литорали совокупностью выявленных морфолого-анатомических особенностей.

*Авторы выражают благодарность В. В. Горбачу за помощь в статистической обработке данных и М. А. Шредерс за подготовку карты района исследования.*

### Список литературы

- [Bercu et al.] Bercu R., Făgăraş M., Broască L. 2012. Anatomical features of *Aster tripolium* L. (*Asteraceae*) to saline environments // Annals of RSCB. V. XVII. № 1. P. 271–277.
- [Boiko] Бойко Э. В. 2011. Таксономия и ресурсы дальневосточных видов семейства *Asteraceae*: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 42 с.
- Duarte B., Cabrita M. T., Gameiro C., Matos A. R., Godinho R., Marques J. C., Caçador I. 2017. Disentangling the photochemical salinity tolerance in *Aster tripolium* L.: connecting biophysical traits with changes in fatty acid composition // Plant Biol. V. 19. № 2. P. 239–248. <https://doi.org/10.1111/plb.12517>
- [El'kina, Karpova] Елькина Н. А., Карпова Е. Е. 2015. Применение палиноиндикационного метода для оценки адаптивного потенциала приморских растений западного побережья Белого моря // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. № 8 (25). С. 52–56.
- [El'kina, Osipova] Елькина Н. А., Осипова А. А. 2021. Адаптированность генеративной сферы *Tripolium pannonicum* (астры солончаковой) к условиям обитания на приливо-отливной зоне побережья Белого моря // Тенденции развития науки и образования. № 78. Ч. 3. С. 88–91. <https://doi.org/10.18411/trnio-10-2021-105>
- [Flora...] Флора Мурманской области. 1966. Вып. V. М.–Л.: Наука. 550 с.
- [Furst] Фурст Г. Г. 1979. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука. 155 с.
- Geissler N., Hussin S., Koyro H. W. J. 2009. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration ameliorates effect of NaCl salinity on photosynthesis and leaf structure of *Aster tripolium* L. // Exp. Bot. V. 60. № 1. P. 137–151. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern271>

- [Goriaev] Горяев И. А. 2020. Галофитная растительность Прикаспийской низменности (в пределах Республики Калмыкия): Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 216 с.
- [Grigory et al.] Grigore M. N., Ivanescu L., Toma C. 2014. Halophytes: An Integrative Anatomical Study. New York: Springer. 548 p.
- [Guliaeva] Гуляева Е. Н. 2022. Адаптация фотосинтетического аппарата растений к условиям приморских территорий Белого моря: Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 139 с.
- Hulkko L. S. S., Turcios A. E., Kohnen S., Chaturvedi T., Papenbrock J. U., Thomsen M. H. 2022. Cultivation and characterisation of *Salicornia europaea*, *Tripolium pannonicum* and *Crithmum maritimum* biomass for green biorefinery applications // Scientific reports. V. 12. № 1. P. 2–7. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-24865-4>
- [Karanovich et al.] Karanović D., Luković J., Zoric L., Anačkov G., Boža P. 2015. Taxonomic status of *Aster*, *Galatella* and *Tripolium* (Asteraceae) in view of anatomical and micro-morphological evidence // Nordic Journ. of botany. V. 33. № 4. P. 484–97. <https://doi.org/10.1111/njb.00659>
- Kerstiens G., Tych W., Robinson M. F., Mansfield T. A. 2002. Sodium-related partial stomatal closure and salt tolerance of *Aster tripolium* // New Phytol. V. 153. № 3. P. 509–515. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00330.x>
- [Knezevic et al.] Knežević A., Stojanović S., Nikolić L., Džigurski D., Ljevnjač B. 2008. Ecological analysis of the flora of saline sites in the northern part of Banat region in Vojvodina Province (Serbia) // Thaiszia – Journ. of Botany. V. 18. P. 75–92.
- Korolyuk E., Makunin A., Matveeva T. V. 2015. Relationships and generic delimitation of Eurasian genera of the subtribe *Asterinae* (Asteraceae, Asteraceae) using molecular phylogeny of ITS // Turkish Journ. of Botany. V. 39. № 5. P. 808–824. <https://doi.org/10.3906/bot-1410-12>
- Korolyuk E. 2022. Species diagnostics in *Tripolium* genus (Asteraceae) with a view to heterocarpy // Rastitel'nyi Mir Aziatskoi Rossii. V. 15. № 2. P. 103–117. <https://doi.org/10.15372/RMAR20220202>
- [Markovskaia et al.] Марковская Е. Ф., Елькина Н. А., Сони́на А. В. 2013. Оценка состояния пыльцевых зёрен у растений приливно-отливной зоны побережья Белого моря // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. № 8 (137). С. 7–10. <https://sciup.org/14750567>
- [Markovskaia et al.] Марковская Е. Ф., Кособрюхов А. А., Морозова К. В., Гуляева Е. Н. 2015. Фотосинтез и анатомо-морфологическая характеристика листьев астры солончаковой на побережье Белого моря // Физиология растений. Т. 62. № 6. С. 847–853. <https://doi.org/10.7868/S0015330315060123>
- [Markovskaia et al.] Марковская Е. Ф., Сони́на А. В., Дьячкова Т. Ю., Морозова К. В. 2021. Структурные адаптации галофита *Triglochin maritima* L. в условиях нестабильности территории литорали Белого моря // Заметки учёного. Ч. 1. № 12. С. 27–37.
- [Markovskaia et al.] Марковская Е. Ф., Теребова Е. Н., Павлова М. А. 2024. Влияние солёности на прорастание семян галофитов литорали Белого моря: оценка пластичности // Успехи современного естествознания. № 1. С. 80–86. <https://doi.org/10.17513/use.38211>
- [Maevskii] Маевский П. Ф. 2006. Флора средней полосы Европейской части России. М.: Тов. науч. изд. КМК. 600 с.
- [Morozova et al.] Морозова К. В., Гуляева Е. Н., Марковская Е. Ф. 2014. Анатомо-морфологическая характеристика листьев астры солончаковой (*Aster tripolium* L.) на побережье Белого моря // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. Т. 2. № 8. С. 21–25.
- Myrzabayeva M. T., Omarov R. T., Alikulov Z. A. 2012. Physiological adaptation mechanism of *Aster tripolium* L. under salinity // Вестник Евразийского национального ун-та им. Л. Н. Гумилева. № 6. С. 247–251.
- [Novikov et al.] Новиков В. С., Губанов И. А., Киселёва К. В., Тихомиров В. Н. 2004. Иллюстрированный определитель растений средней России. Т. 3. Покрытосеменные (двудольные, раздельнолепестные). М.: Тов. науч. изд. КМК. 521 с.
- Perera L. K. R. R., De-Silva D. L. R., Mansfield T. A. 1997. Avoidance of sodium accumulation by the stomatal guard cells of the halophyte *Aster tripolium* // Exp. Bot. Vol. 48. P. 707–711.
- [Plantarium...] Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. 2007–2024. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.plantarium.ru/> Дата обращения: 23.09.2024.
- Ramani B. 2004. Investigation of salt tolerance mechanisms in the halophytes *Aster tripolium* L. and *Sesuvium portulacastrum* L. through physiological, biochemical and molecular methods. Hannover: Universität. 151 p.
- Ramani B., Reeck T., Debez A., Stelzer R., Huchzermeyer B., Schmidt A., Papenbrock J. 2006. *Aster tripolium* L. and *Sesuvium portulacastrum* L.: two halophytes, two strategies to survive in saline habitats // Plant Physiol. Biochem. V. 44. № 5–6. P. 395–408.
- [Sekretareva] Секретарёва Н. А. 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Тов. науч. изд. КМК. 129 с.
- [Sonina et al.] Сони́на А. В., Дьячкова Т. Ю., Морозова К. В. 2023. Морфолого-анатомические особенности *Plantago maritima* L. как адаптивная реакция к условиям приморских биотопов // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 366–377. <https://doi.org/10.31857/S1026347023700191>
- Tabot P. T., Adams S. B. 2013. Ecophysiology of salt marsh plants and predicted responses to climate change in South Africa // Oceans and Coastal Management. V. 80. P. 89–99.
- [Terebova, Pavlova] Теребова Е. Н., Павлова М. А. 2021. Галофит астра солончаковая (*Aster tripolium* L.) – гипераккумулятор Fe, Ni, Pb на литорали Белого моря (п. Рабочееостровск) // Успехи современного естествознания. № 11. С. 144–150. <https://doi.org/10.17513/use.37726>
- Turcios A. E., Papenbrock J. U., Weichgrebe D. 2016. Uptake and biodegradation of the antimicrobial sulfadimidine by the species *Tripolium pannonicum* acting as biofilter and its further biodegradation by anaerobic digestion and concomitant biogas production // Bioresource technology. V. 219. P. 687–693. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.08.047>

Turcios A. E., Papenbrock J. U., Cayen A., Uellendahl H. 2021. Halophyte plants and their residues as feedstock for biogas production-chances and challenges // Appl. Sci. (Switzerland). V. 11. № 6. P. 27–46. <https://doi.org/10.3390/app11062746>

Ueda A., Kanечи M., Uno Y., Inagaki N. 2003. Photosynthetic limitations of a halophyte sea aster (*Aster tripolium* L.) under water stress and NaCl stress // Journ. Plant Res. V. 116. № 1. P. 65–70. <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0070-6>

Uno Y., Kanечи M., Inagaki N., Taki N., Maekawa S. 1996. Growth and protein profile responses in the halophyte sea aster (*Aster tripolium* L.) suspension-cultured cells to salinity // Journ. Plant Res. V. 109. P. 409–414.

Uno Y., Urao T., Yamaguchi-Shinozaki K., Kanечи M., Inagaki N., Maekawa S., Shinozaki K. 1998. Early salt-stress effects on expression of genes for aquaporin homologues in the halophyte sea aster (*Aster tripolium* L.) // Journ. Plant Res. V. 111. P. 411–419.

[Vasilevskaia] Василевская Н. В. 2010. Экология растений Арктики: учебное пособие. Мурманск: МГПУ. 183 с.

[Vasiukov, Saksonov] Васюков В. М., Саксонов С. В. 2020. Заметка о роде *Tripolium* (*Asteraceae*) // Ботаника (исследования). Сб. науч. тр. Минск. С. 11–14.

[Veselkin et al.] Весёлкин Д. В., Марковская Е. Ф., Бетехтина А. А., Сонина А. В., Сергиенко Л. А. 2016. Микоризообразование у сосудистых растений береговой зоны западного побережья Белого моря // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. № 8 (161). С. 20–26.

[Voronkova, Bezdeleva] Воронкова Н. М., Безделева Т. А. 2009. Прорастание семян, структура проростков и жизненные формы некоторых прибрежно-морских растений юга Приморского края // Вестник Красноярского гос. аграрного ун-та. № 9 (36). С. 31–36.

[Zaitsev] Зайцев Г. Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М.: Наука. 183 с.

## References

Bercu R., Fägäraş M., Broască L. 2012. Anatomical features of *Aster tripolium* L. (*Asteraceae*) to saline environments // Annals of RSCB. V. XVII. № 1. P. 271–277.

Boyko E. V. 2011. Taksonomiia i resursy dal'nevostochnykh vidov semeystva *Asteraceae* [Taxonomy and resources of Far Eastern species of the family *Asteraceae*]: Avtoref. ... dokt. Biol. nauk. Vladivostok. 42 p. (In Russian)

Duarte B., Cabrita M. T., Gameiro C., Matos A. R., Godinho R., Marques J. C., Caçador I. 2017. Disentangling the photochemical salinity tolerance in *Aster tripolium* L.: connecting biophysical traits with changes in fatty acid composition // Plant Biol. V. 19. № 2. P. 239–248. <https://doi.org/10.1111/plb.12517>

Elkina N. A., Karpova E. E. 2015. Primenenie palinoindikatsionnogo metoda dlia otsenki adaptivnogo potentsiala primorskikh rastenii zapadnogo poberezh'ia Belogo moria [Application of palynoidication method for assessment of adaptive potential of seaside plants of the western coast of the White Sea] // Uch. zap. Petrozavodskogo gos. un-ta. Ser. Estestvennye i tekhnicheskie nauki. № 8 (25). P. 52–56. (In Russian)

Elkina N. A., Osipova A. A. 2021. Adaptirovannost' generativnoi sfery *Tripolium pannonicum* (stry solonchakovoi) k usloviyam obitaniia na prilivno-otlivnoi zone poberezh'ia Belogo moria [Adaptation of the generative sphere of *Tripolium pannonicum* (*Aster solonchakovaya*) to habitat conditions in the intertidal zone of the White Sea coastline] // Trends in the development of science and education. № 78. 3 part. P. 88–91. <https://doi.org/10.18411/trnio-10-2021-105> (In Russian)

Flora Murmanskoi oblasti [Flora of the Murmansk Region]. 1966. V. 5. Moscow, Leningrad: Nauka. 550 p. (In Russian)

Furst G. G. 1979. Metody anatomo-gistokhimicheskogo issledovaniia rastitel'nykh tkani [Methods of anatomohistochemical study of plant tissues]. Moscow: Nauka. 155 p. (In Russian)

Geissler N., Hussin S., Koyro H. W. J. 2009. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration ameliorates effect of NaCl salinity on photosynthesis and leaf structure of *Aster tripolium* L. // Exp. Bot. V. 60. № 1. P. 137–151. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern271>

Goryaev I. A. 2020. Galofitnaia rastitel'nost' Prikaspiiskoi nizmennosti (v predelakh Respubliki Kalmykii) [Halophytic vegetation of the Caspian lowland (within the Republic of Kalmykia)]: Dis. .... dokt. biol. nauk. St. Petersburg. 216 p. (In Russian)

Grigore M. N., Ivanescu L., Toma C. 2014. Halophytes: An Integrative Anatomical Study. New-York: Springer. 548 p.

Gulyaeva E. H. 2022. Adaptatsiia fotosinteticheskogo apparata rastenii k usloviyam primorskikh territorii Belogo moria [Adaptation of photosynthetic apparatus of plants to the conditions of seaside territories of the White Sea]: Dis. ... dokt. biol. nauk. St. Petersburg. 139 p. (In Russian)

Hulkko L. S. S., Turcios A. E., Kohnen S., Chaturvedi T., Papenbrock J. U., Thomsen M. H. 2022. Cultivation and characterisation of *Salicornia europaea*, *Tripolium pannonicum* and *Crithmum maritimum* biomass for green biorefinery applications // Sci. reports. V. 12. № 1. P. 2–7. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-24865-4>

Karanović D., Luković J., Zoric L., Anačkov G., Boža P. 2015. Taxonomic status of *Aster*, *Galatella* and *Tripolium* (*Asteraceae*) in view of anatomical and micro-morphological evidence // Nordic Journ. of botany. V. 33. № 4. P. 484–97. <https://doi.org/10.1111/njb.00659>

Kerstiens G., Tych W., Robinson M. F., Mansfield T. A. 2002. Sodium-related partial stomatal closure and salt tolerance of *Aster tripolium* // New Phytol. V. 153. № 3. P. 509–515. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00330.x>

Knežević A., Stojanović S., Nikolić L., Džigurski D., Ljenvaić B. 2008. Ecological analysis of the flora of saline sites in the northern part of Banat region in Vojvodina Province (Serbia) // Thaiszia – Journ. of Botany. V. 18. P. 75–92.

Korolyuk E., Makunin A., Matveeva T. V. 2015. Relationships and generic delimitation of Eurasian genera of the subtribe *Asterinae* (*Astereae*, *Asteraceae*) using molecular phylogeny of ITS // Turkish Journ. of Botany. V. 39. № 5. P. 808–824. <https://doi.org/10.3906/bot-1410-12>

- Korolyuk E. 2022. Species diagnostics in *Tripolium* genus (*Asteraceae*) with a view to heterocarpy // *Rastitel'nyi Mir Aziatskoi Rossii*. V. 15. № 2. P. 103–117. <https://doi.org/10.15372/RMAR20220202>
- Markovskaia E. F., Elkina N. A., Sonina A. V. 2013. Otsenka sostoiianiia pyl'tsevykh zeren u rastenii prilivno-otlivnoi zony poberezh'ia Belogo moria [Assessment of pollen grain condition in plants of the intertidal zone of the White Sea coastline] // *Uch. zap. Petrozavodskogo gos. un-ta. Ser. Estestvennye i tekhnicheskie nauki*. № 8 (137). P. 7–10. <https://sciup.org/14750567> (In Russian)
- Markovskaia E. F., Kosobryukhov A. A., Morozova K. V., Gulyaeva E. H. 2015. Fotosintez i anatomo-morfologicheskaia kharakteristika list'ev astrы solonchakovoi na poberezh'e Belogo moria [Photosynthesis and anatomic-morphological characteristics of sea Aster leaves on the White Sea coast] // *Plant Physiology*. V. 62. № 6. P. 847–853. <https://doi.org/10.7868/S0015330315060123> (In Russian)
- Markovskaia E. F., Sonina A. V., Dyachkova T. Y., Morozova K. V. 2021. Strukturnye adaptatsii galofita *Triglochin maritima* L. v usloviakh nestabil'nosti territorii litoralnoi Belogo moria [Structural adaptations of the halophyte *Triglochin maritima* L. under conditions of instability of the White Sea littoral territory] // *Notes of a Scientist*. 1 part. № 12. P. 27–37. (In Russian)
- Markovskaia E. F., Terebova E. N., Pavlova M. A. 2024. Vliianie solenosti na proranastie semian galofitov litoralnoi Belogo moria: otsenka plastichnosti [Influence of salinity on seed germination of halophyte littoral seeds of the White Sea: assessment of plasticity] // *Advances in modern natural science*. № 1. P. 80–86. <https://doi.org/10.17513/use.38211> (In Russian)
- Maevskii P. F. 2006. Flora srednei polosy Evropeiskoi chasti Rossii [Flora of the middle zone of the European part of Russia]. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 600 p. (In Russian)
- Morozova K. V., Gulyaeva E. N., Markovskaia E. F. 2014. Anatomo-morfologicheskaia kharakteristika list'ev astrы solonchakovoi (*Aster tripolium* L.) na poberezh'e Belogo moria [Anatomic-morphological characteristics of leaves of *Aster tripolium* L. on the White Sea coast] // *Uch. zap. Petrozavodskogo gos. un-ta. Ser. Estestvennye i tekhnicheskie nauki*. V. 2. № 8. P. 21–25. (In Russian)
- Myrzabaeva M. T., Omarov R. T., Alikulov Z. A. 2012. Physiological adaptation mechanism of *Aster tripolium* L. under salinity // *Vestnik Evraziiskogo natsional'nogo un-ta im. L. N. Gumileva*. № 6. P. 247–251.
- Novikov V. S., Gubanov I. A., Kiseleva K. V., Tikhomirov V. N. 2004. Illiustrirovannyi opredelitel' rastenii srednei Rossii. T. 3. Pokrytosemnyye (dvudol'nye, razdel'nolepestnye) [Illustrated identifier of plants of middle Russia. V. 3. Magnoliophyta (dicotyledons, split-leaved)]. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 521 p. (In Russian)
- Perera L. K. R. R., De-Silva D. L. R., Mansfield T. A. 1997. Avoidance of sodium accumulation by the stomatal guard cells of the halophyte *Aster tripolium* // *Exp. Bot.* V. 48. P. 707–711.
- Plantarium. Rasteniia i lishainiki Rossii i sopedel'nykh stran: otkrytyi onlain atlas i opredelitel' rastenii [Elektronnyi resurs] [Plantarium. Plants and lichens of Russia and neighboring countries: open online galleries and plant identification guide] [Electronic resource]. 2007–2024. URL: <https://www.plantarium.ru/> Date of access: 23.09.2024. (In Russian)
- Sesuvium portulacastrum* L. through physiological, biochemical and molecular methods. Hannover: Universität. 151 p.
- Ramani B., Reeck T., Debez A., Stelzer R., Huchzermeyer B., Schmidt A., Papenbrock J. 2006. *Aster tripolium* L. and *Sesuvium portulacastrum* L.: two halophytes, two strategies to survive in saline habitats // *Plant Physiol. Biochem.* V. 44. № 5–6. P. 395–408.
- Secretaryova N. A. 2004. Sosudistye rasteniia Rossiiskoi Arktiki i sopedel'nykh territorii [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories]. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 129 p. (In Russian)
- Sonina A. V., Dyachkova T. Y., Morozova K. V. 2023. Morfologo-anatomeskie osobennosti *Plantago maritima* L. kak adaptivnaia reaktsiia k usloviyam primorskiikh biotopov [Morphological and anatomical features of *Plantago maritima* L. as an adaptive response to the conditions of seaside biotopes] // *Izv. RAN. Ser. Biol.* № 4. P. 366–377. <https://doi.org/10.31857/S1026347023700191> (In Russian)
- Tabot P. T., Adams S. B. 2013. Ecophysiology of salt marsh plants and predicted responses to climate change in South Africa // *Oceans and Coastal Management*. V. 80. P. 89–99.
- Terebova E. N., Pavlova M. A. 2021. Galofit astra solonchakovaia (*Aster tripolium* L.) – giperakkumuliator Fe, Ni, Pb na litoralnoi Belogo moria (p. Rabocheostrovsk) [Halophyte *Aster tripolium* L. – hyperaccumulator of Fe, Ni, Pb on the White Sea littoral (Rabocheostrovsk settlement)] // *Advances in modern natural science*. № 11. P. 144–150. <https://doi.org/10.17513/use.37726> (In Russian)
- Turcios A. E., Papenbrock J. U., Weichgrebe D. 2016. Uptake and biodegradation of the antimicrobial sulfadimidine by the species *Tripolium pannonicum* acting as biofilter and its further biodegradation by anaerobic digestion and concomitant biogas production // *Bioresource technology*. V. 219. P. 687–693. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.08.047>
- Turcios A. E., Papenbrock J. U., Cayenl A., Uellendahl H. 2021. Halophyte plants and their residues as feedstock for biogas production-chances and challenges // *Appl. Sci. (Switzerland)*. V. 11. № 6. P. 27–46. <https://doi.org/10.3390/app11062746>
- Ueda A., Kanechi M., Uno Y., Inagaki N. 2003. Photosynthetic limitations of a halophyte sea aster (*Aster tripolium* L.) under water stress and NaCl stress // *Journ. Plant Res.* V. 116. № 1. P. 65–70. <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0070-6>
- Uno Y., Kanechi M., Inagaki N., Taki N., Maekawa S. 1996. Growth and protein profile responses in the halophyte sea aster (*Aster tripolium* L.) suspension-cultured cells to salinity // *Journ. Plant Res.* V. 109. P. 409–414.
- Uno Y., Urao T., Yamaguchi-Shinozaki K., Kanechi M., Inagaki N., Maekawa S., Shinozaki K. 1998. Early salt-stress effects on expression of genes for aquaporin homologues in the halophyte sea aster (*Aster tripolium* L.) // *Journ. Plant Res.* V. 111. P. 411–419.
- Vasilevskaia N. B. 2010. Ekologiya rastenii Arktiki: uchebnoe posobie [Ecology of plants of the Arctic: textbook]. Murmansk: Izd. MPG.U. 183 p. (In Russian)

Vasyukov V. M., Saxonov. S. B. 2020. Zametka o rode *Tripolium* (Asteraceae) [A note on the genus *Tripolium* (Asteraceae)] // Botanika (issledovaniia). Sb. nauch. tr. Minsk. P. 11–14. (In Russian)

Veselkin D. V., Markovskaia E. F., Betekhtina A. A., Sonina A. V., Sergienko L. A. 2016. Mikorizoobrazovanie u sosudistykh rastenii beregovoi zony zapadnogo poberezh'ia Belogo moria [Mycorrhizal formation in vascular plants of the coastal zone of the western coast of the White Sea] // Uch. zap. Petrozavodskogo gos. un-ta. Ser. Estestvennye i tekhnicheskie nauki. № 8 (161). P. 20–26. (In Russian)

Voronkova N. M., Bezdeleva T. A. 2009. Prorastanie semian, struktura prorostkov i zhiznennye formy nekotorykh pribrezhno-morskiikh rastenii iuga Primorskogo kraia [Seed germination, seedling structure and life forms of some coastal-marine plants of the south of Primorsky Krai] // Vestnik Krasnoiarского gos. agrarnogo un-ta. № 9 (36). P. 31–36. (In Russian)

Zaitsev G. H. 1991. Matematicheskii analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow: Nauka. 183 s. (In Russian)

## Сведения об авторах

### **Сонина Анжела Валерьевна**

д. б. н., заведующая кафедрой ботаники и физиологии растений  
ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет», Петрозаводск  
E-mail: angella\_sonina@mail.ru

### **Дьячкова Тамара Юрьевна**

к. б. н., доцент кафедры ботаники и физиологии растений  
ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет», Петрозаводск  
E-mail: tdyachkova@mail.ru

### **Морозова Кира Владимировна**

к. б. н., доцент кафедры ботаники и физиологии растений  
ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет», Петрозаводск  
E-mail: mkv25@bk.ru

### **Sonina Anzhella Valerievna**

Sc. D. in Biological Sciences, Head of the Dpt. of Botany and plant physiology  
Petrozavodsk State University, Petrozavodsk  
E-mail: angella\_sonina@mail.ru

### **Dyachkova Tamara Yurievna**

Ph. D. in Biological Sciences, Ass. Professor of the Dpt. of Botany and plant physiology  
Petrozavodsk State University, Petrozavodsk  
E-mail: tdyachkova@mail.ru

### **Morozova Kira Vladimirovna**

Ph. D. in Biological Sciences, Ass. Professor of the Dpt. of Botany and plant physiology  
Petrozavodsk State University, Petrozavodsk  
E-mail: mkv25@bk.ru