

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Экология моря

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1980 г.

Выпуск 1

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 3с/к

It is established that the random value X distribution (Tritia biomass) does not correspond to the normal law. Coming from the fact that the mass is a function proportional to the volume, it is suggested to transform the initial value X into the random value $Z \sqrt[3]{X}$ whose distribution is close to the normal one.

The dependence of the average Z values on the depth of the Tritia habitat and the ground type is determined by dispersion analysis.

УДК 582.271/3:519.2

А. А. КАЛУГИНА-ГУТНИК, В. И. ХОЛОДОВ,
И. К. ИВАНОВА

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОСТА ПРОРОСТКОВ *ULVA RIGIDA* AG. В РАЗЛИЧНЫЕ СЕЗОНЫ ГОДА В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ

Ulva rigida Ag. относится к эврибионтным организмам. В Черном море она произрастает как у открытых и сильно освещенных берегов, так и в условиях значительно пониженной освещенности, например в гротах [1]. Ульва принадлежит к мезосапробной группе организмов. Она хорошо усваивает известные источники азота и фосфора. В ряде работ показано стимулирующее влияние на рост ульвы таких веществ, как солей аммония и фосфатов [2—4], глюкозы и витаминов [5], аденина с кинетином [6], экстрактов из водорослей и почвенного экстракта [7] и др. Добавление NO_3 или PO_4 стимулирует рост ульвы с оптимальным уровнем для обоих питательных элементов — $0,6 \text{ г/м}^3$ [8]. Очень важным фактором в сезонной регуляции роста ульвы является температура. Так, для холодноводного вида *U. lactuca* оптимальная температура для роста установлена $16\text{—}18$ [8], для тепловодного вида *U. pertusa* — $20\text{—}25^\circ \text{C}$ [9]. Для *U. rigida*, относящейся к бореально-тропическим элементам флоры, подобные сведения в литературе отсутствуют.

Эти данные основаны на опытах с фрагментами взрослых талломов ульвы. Для более полного выявления биологических особенностей вида необходимы сведения о закономерностях роста водоросли на наиболее ранних стадиях развития. Цель работы — изучить рост проростков *U. rigida* по сезонам и в различных условиях обитания. Для более точной оценки процесса роста и выявления связей между морфологическими признаками были использованы статистические методы исследования.

Материал и методика. Исследования проводили в Севастопольской бухте с ноября 1975 по ноябрь 1976 г. В период массового плодоношения (в полнолуние или в новолуние) рано утром взрослые слоевища ульвы собирали у берега и помещали в лоток с морской водой, на дно которого укладывали предметные стекла. Через сутки предметные стекла с осевшими спорами перекладывали в четыре кристаллизатора емкостью 2 л, два из которых затем устанавливали на окне лаборатории, а два — на открытом балконе. И в лаборатории, и на балконе одновременно наблюдали за ростом проростков в морской воде и в питательной среде Гольдберга [10]. Воду в кристаллизаторах меняли ежедневно. Наблюдения по росту проростков в море проведены летом. Для этого предметные стекла с хорошо укрепившимися проростками привязывали к металлической рамке и вывешивали у берега на глубине 0,3 м. Температуру воды в кристаллизаторах и освещенность измеряли в дни наблюдений. При анализе проростков под микроскопом учитывали длину и ширину проростков, число клеток по длине и ширине проростка, а также ризоидально вытянутых клеток. Число измерений

каждого признака равно 15. Всего было поставлено 15 опытов и проведено 183 наблюдения, охватившие все сезоны года.

Для статистического исследования изменений формы растущих проростков были выбраны две группы признаков, относящихся к двум уровням организации растения — организменному и клеточному. Организменный уровень растения отражает следующий набор признаков: возраст проростков T , сут; длина проростка l , мкм; ширина проростка h , мкм; длина зоны ризоидально вытянутых клеток l_R , мкм; соотношение длины и ширины проростка $\frac{l}{h}$; число клеток по оси проростка N_a шт; число клеток по ширине проростка n шт. Клеточный уровень представлен двумя признаками: средней длиной клетки $\frac{l}{N_a}$, мкм. и средней шириной клетки $\frac{h}{n}$, мкм.

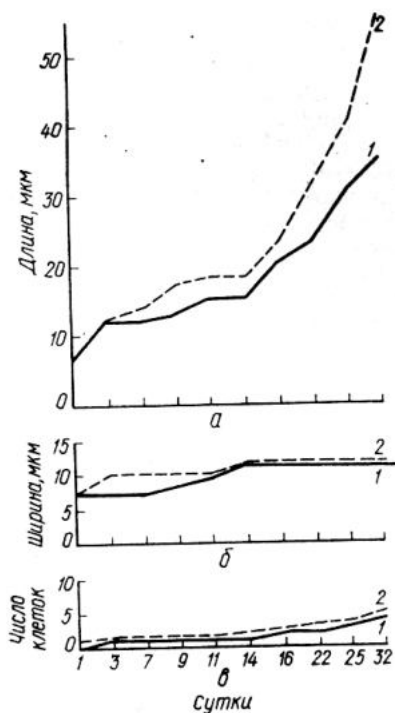


Рис. 1. Изменение длины (а), ширины (б) и числа клеток (в) у проростков *U. rigida* зимой в морской воде (1) и среде Гольдберга (2).

Для растений каждого возраста и для всего наблюдаемого периода онтогенеза рассчитывали коэффициенты вариации морфологических признаков. По величине коэффициентов вариации судили о степени консервативности признаков у растений разного возраста.

Кроме исследования варибельности признаков, представляет интерес изучение связей, существующих между морфологическими признаками, что мы выполняли, используя один из методов многомерной статистики — факторный анализ. Программа факторного анализа подготовлена для ЭВМ «М-222» А. Г. Артемовым, который принял за основу опубликованную программу, составленную на языке ФОРТРАН IV [11]. Алгоритм программы включает в себя расчет корреляционной матрицы, выполненный по массиву исходных данных. Далее рассчитывали собственные числа и собственные векторы корреляционной матрицы. Последние характеризуют основные закономерности морфологических признаков. При помощи собственных векторов прослежены связи между признаками.

Сезонные изменения роста проростков. Рост проростков ульвы начинается с деления эмбриоспоры и зиготы на две клетки. Нижняя клетка дает начало ризоидальному выросту, который выполняет функцию прикрепления. Из верхней клетки формируется основное слоевище. Поперечным делением апикальной клетки вначале образуется однорядная нить, а затем, после продольного деления клеток, нить становится многорядной. Как показали наблюдения, ульва растет круглый год, но неравномерно.

Зима. Опыты проводили только в лабораторных условиях. Из-за постоянной облачности освещенность на северном окне была очень низкой — 600 люкс. Температура воды в кристаллизаторе изменялась от 6 до 16° С.

На рис. 1 видно, что зимой проростки развивались очень слабо.

В течение первых двух недель они росли очень медленно, и только на 16-е сутки их размеры стали увеличиваться. За 32 суток наблюдений средняя длина проростков составила в морской воде $35,6 \pm 5,8$ и в среде Гольдберга — $55,5 \pm 4,1$ мкм (рис. 1, а), а число клеток в проростке — соответственно 4 и 5 (рис. 1, в). Ширина проростков почти не изменилась: если в начале наблюдений она равнялась 7 мкм, то к концу опыта — 11 (рис. 1, б). Темп роста проростков почти одинаков как в морской воде, так и в среде Гольдберга. В течение опыта все проростки были однорядными. Ризоидная клетка развивалась очень слабо и не превышала 9 мкм в длину.

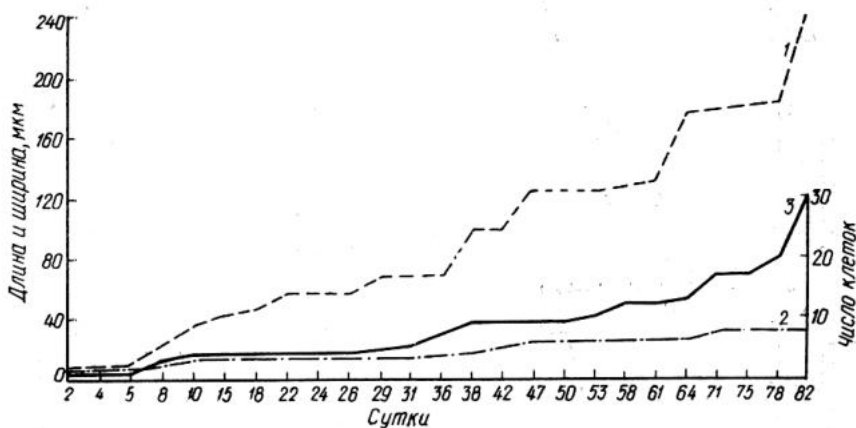


Рис. 2. Изменение длины (1), ширины (2) и числа клеток (3) у проростков *U. rigida* зимой в морской воде за три месяца.

Одновременно мы проводили более длительные наблюдения за ростом проростков в морской воде. Они были начаты 27.11 и закончены 20.02 (рис. 2). В этом опыте, как и в предыдущем, в течение первого месяца ульва росла очень медленно, особенно в ширину. Спустя 38 суток темп роста проростков стал заметно нарастать. Но в первую декаду февраля их рост почти прекратился, поскольку из-за сильных холодных северо-восточных ветров температура воды в кристаллизаторе снизилась до 6°C . В середине февраля, когда температура воды достигла постоянной величины ($14\text{--}15^{\circ}\text{C}$), проростки стали быстро расти. К концу опыта средняя длина проростка достигла $258,5 \pm 18,5$, а средняя ширина — $30,6 \pm 1,3$ мкм. В каждом проростке число клеток составило: в продольном ряду — 30, а в поперечном — 4, причем 2-й ряд появился на 42-е сутки, 3-й — на 58-е и 4-й — на 82 сутки. Ширина проростков изменялась незначительно и к концу опыта достигла $30,2 \pm 1,4$ мкм. Ризоидальная клетка развивалась очень слабо и была заметна только в первые 10 суток.

В целом рост проростков зимой имеет слабо восходящую ступенчатую кривую, так как делению материнских клеток предшествует длительный (8—10 суток) период роста дочерних до достижения ими зрелого состояния.

Весна. В период наблюдений температура воды изменялась от 15 до 19°C на окне лаборатории и от 10 до 15°C — на балконе. Заметно увеличилась освещенность. Если в начале опыта она составляла 800 (на окне) и 5000 люкс (на балконе), то в конце наблюдений возросла соответственно до 1200 и 20 000 люкс.

Во всех вариантах опыта в первые дни проростки росли медленно и только на 8—10-е сутки темп роста стал быстро нарастать. На окне лаборатории рост ульвы протекал в несколько раз слабее, чем на бал-

коне. За 26 дней опыта в морской воде проростки выросли в длину на окне до $64,1 \pm 3,2$, а на балконе — до $162,2 \pm 17,1$ мкм (рис. 3). Быстрее всего проростки росли на балконе в среде Гольдберга, где в конце опыта их длина достигала $1407,2 \pm 235,6$, а ширина — $58,8 \pm 2,4$ мкм. Особенно большие различия в образовании клеток продольного ряда. Если в морской воде в продольном ряду каждого проростка к концу опыта образовывалось по 4 (на окне) и 43 (на балконе) клетки, то в среде Гольдберга (на балконе) число клеток достигало 400 (рис. 3, в). На

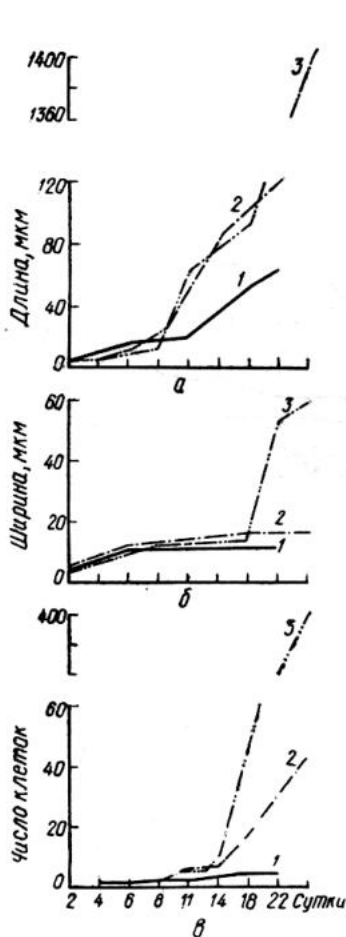


Рис. 3. Изменение длины (а), ширины (б) и числа клеток (в) у проростков *U. rigida* весной в лабораторных условиях (1) и на балконе (2, 3), в морской воде (1, 2) и среде Гольдберга (3).

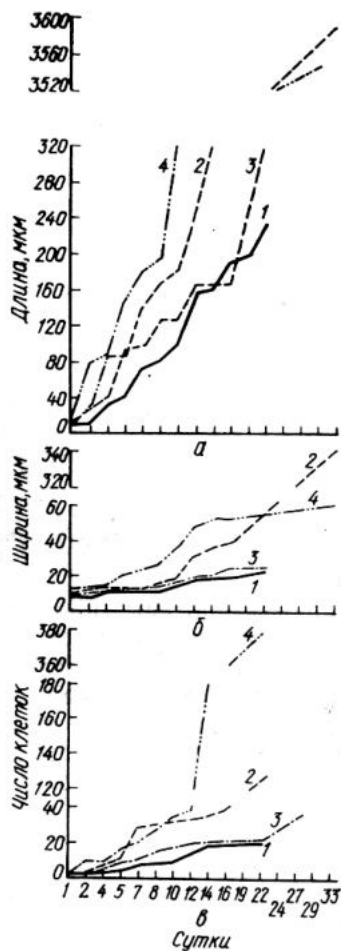


Рис. 4. Изменение длины (а), ширины (б), и числа клеток (в) у проростков *U. rigida* летом в лабораторных условиях (1, 2) и на балконе (3, 4), в морской воде (1, 3) и среде Гольдберга (2, 4).

окне проростки были однорядными, а на балконе — многорядными, причем в морской воде они состояли из двух рядов, а в среде Гольдберга — из шести. Весной у проростков довольно хорошо развивалась зона ризоидально вытянутых клеток, длина которой в среде Гольдберга на балконе к концу опыта была в 10 раз больше ($219,8 \pm 9,2$ мкм), чем в морской воде на окне ($23,2 \pm 6,4$ мкм) и на балконе ($18,2 \pm 2,5$ мкм).

Лето. Температура воды в кристаллизаторах колебалась в пределах $17-21^\circ\text{C}$ на окне и $16-20^\circ\text{C}$ на балконе, а освещенность соответственно от 1500—2500 до 10 000—25 000 люкс.

За 33 суток наблюдений средняя длина проростков в морской воде достигла $235,1 \pm 18,2$ на окне и $353,3 \pm 27,2$ мкм на балконе (рис. 4, а), а среднее число клеток в продольном ряду — соответственно 19 и 33 (рис. 4, в). Особенно интенсивно росли проростки в среде Гольдберга: средняя их длина достигала на окне $3568,2 \pm 260,2$ и на балконе $3541,6 \pm 100,2$ мкм, а число клеток в продольном ряду — соответственно $108,5 \pm 16,2$ и $378,1 \pm 115,8$.

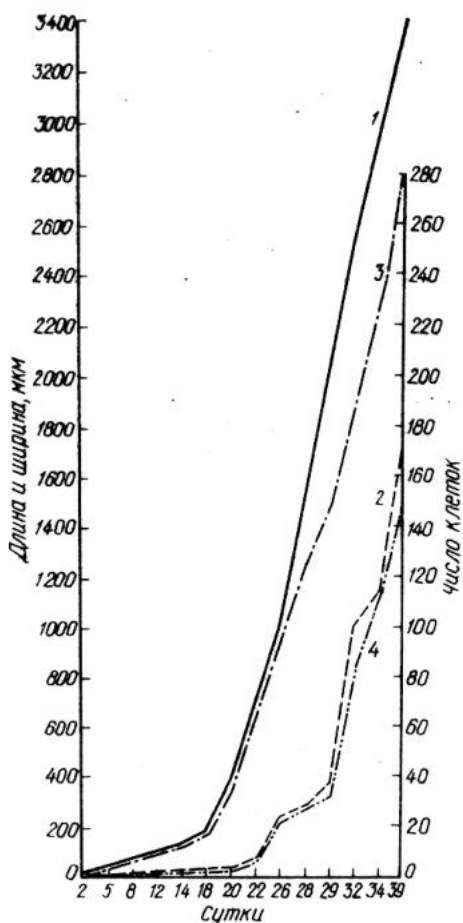


Рис. 5. Рост проростков *U. rigida* летом в море: длина (1), ширина (2), число клеток в продольном ряду проростка (3) и поперечном (4).

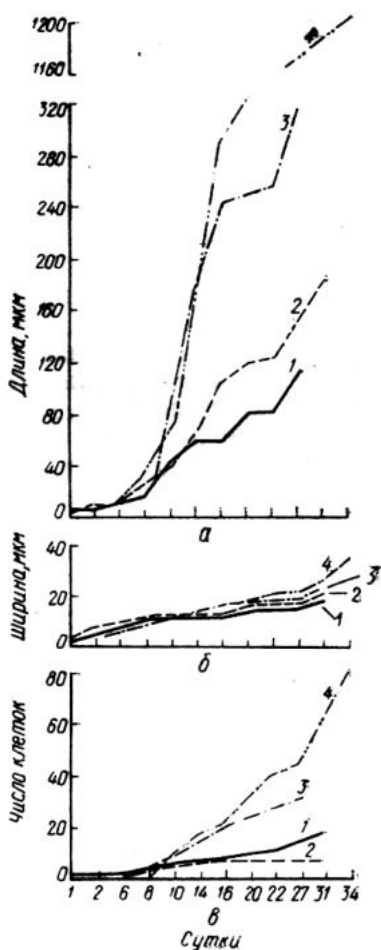


Рис. 6. Изменение длины (а), ширины (б) и числа клеток (в) у проростков *U. rigida* осенью в лабораторных условиях (1,2) и на балконе (3,4), в морской воде (1,3) и среде Гольдберга (2,4).

Летом проростки росли интенсивно не только в длину, но и в ширину. Средняя ширина проростков в морской воде к концу опыта составляла $22,3 \pm 1,4$ (на окне) и $23,6 \pm 0,6$ мкм (на балконе), у них сформировалось по 3 и 4 продольных ряда клеток (рис. 4, б). В среде Гольдберга ширина проростков за этот период достигла $336,8 \pm 40,6$ (на окне) и $68,6 \pm 7,3$ мкм (на балконе), у них образовалось по 14 продольных рядов клеток. 2-й ряд возник на пятые сутки, 3-й — на двенадцатые, а последующие ряды образовывались вначале через день, а затем ежедневно, в результате чего к концу опыта проростки приняли пластинчатую форму.

Летом очень быстро развивалась зона ризоидально вытянутых

клеток в среде Гольдберга и к концу опыта достигла $636,8 \pm 63,4$ мкм длины на окне и $184,2 \pm 18,8$ — на балконе, в морской воде развивалась очень слабо, немногим превышая величины, достигнутые в весенний период роста.

Для сравнения летом наблюдали за ростом проростков в море. Предметные стекла с осевшими спорами две недели выдерживали в морской воде на окне для того, чтобы проростки прочно прикрепились к субстрату, и только на 14-е сутки они были вывешены в море. Перед погружением средняя длина проростков составляла $131,4 \pm 12,3$ мкм, у них было 12 клеток в длину и 2 ряда клеток в ширину.

Как видно на рис. 5, темп роста проростков стал быстро нарастать с первых дней их жизни в море. Через четверо суток средняя длина проростков достигла $177,0 \pm 28,5$ мкм (максимальная — 495 мкм). Среднее число клеток в продольном ряду увеличивалось до $17,1 \pm 3,5$, а максимальное — до 61. К концу опыта, длившегося 25 суток, средняя длина проростков достигла $3388,4 \pm 471,2$ мкм, а число клеток в продольных рядах — $278,6 \pm 28,4$. Рост проростков в ширину стал заметен только на шестые сутки жизни в море, причем он проходил не плавно, как это наблюдалось при росте проростков в длину, а ступенчато. За счет интенсивного продольного деления клеток к концу опыта средняя ширина проростков увеличилась до $1654,7 \pm 344,0$ мкм, а число рядов в ширину достигло $146,9 \pm 24,5$. Проростки ульвы имели пластинчатую форму, их ширина составляла половину длины пластины, и они хорошо были видны невооруженным глазом. Необычайно мощного развития достигла зона ризоидально вытянутых клеток, средняя длина которой к концу наблюдений достигла $1097,3 \pm 90,7$ мкм.

Осень. Температура воды на окне лаборатории колебалась от 12 до 18°C , а на балконе — от 8 до 16°C . Освещенность на окне снизилась до 700 люкс, а на балконе в зависимости от состояния облачности составляла 3000—7000 люкс.

В первые дни опыта проростки росли медленно, и только на восьмые сутки их рост заметно увеличился (рис. 6). За месяц на окне проростки выросли в морской воде до $116,9 \pm 5,4$, а в среде Гольдберга — до $182,9 \pm 16,4$ мкм (рис. 6, а). За это время в продольном ряду у них образовалось соответственно по 14 и 18 клеток (рис. 6, в). Более интенсивный рост наблюдался на балконе: к концу опыта длина проростков в морской воде достигла $309,1 \pm 34,8$, а в среде Гольдберга — $1212,0 \pm 65,2$ мкм; у проростков в продольном ряду сформировалось соответственно по 30,6 \pm 1,8 и 80,2 \pm 6,1 клетки. Ширина проростков в течение эксперимента во всех вариантах изменялись незначительно: 17—20 (на окне) и 18—33 мкм (на балконе). Проростки в основном были однорядными, и только на 16-е сутки появился 2-й ряд клеток, а на 20-е сутки — 3-й. По сравнению с летним периодом слабее также развивалась зона ризоидально вытянутых клеток. У проростков на балконе в морской воде она возникла на 10-е сутки, а в остальных опытах — на 14-е.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что проростки *U. rigida* в Черном море растут круглый год. Темп роста проростков изменяется по сезонам и находится в прямой зависимости от степени освещенности и температуры воды. Слабее всего ульва растет зимой, весной темп роста постепенно нарастает, а летом достигает максимума. Осенью скорость роста проростков снижается. За месяц в лабораторных условиях у проростков ульвы образуется зимой однорядная нить, весной и осенью — 3—5-рядная, а летом — многорядная, причем проростки за это время принимают пластинчатую форму с хорошо выраженной зоной ризоидально вытянутых клеток. Наиболее интенсивно растут проростки в море: в десятки раз быстрее, чем в лабораторных условиях, и в несколько раз быстрее, чем на балконе и в среде

Гольдберга. Сравнение рисунков 4, а (2, 4) и 5 показывает, что в целом кривая линейного роста проростков в море и среде Гольдберга почти одинакова, т. е. сказывается стимулирующее влияние на рост ульвы нитратов, фосфатов, марганца, железа и кобальта, содержащихся в питательной среде Гольдберга. Однако в море, наряду с ростом в длину, очень интенсивно проростки растут в ширину, благодаря чему ульва быстро принимает пластинчатую форму и образует широкую зону ризондально вытянутых клеток, оканчивающуюся базальным диском.

Таблица 1

Статистические параметры морфологических признаков проростков *U. rigida* различного возраста, росших в море с 24.06 по 19.07

<i>T</i>	<i>n</i>	<i>l</i>	<i>h</i>	N_a	l_R	<i>n</i>	<i>l/h</i>	l/N_a	<i>h/n</i>
14	90	130,0	15,2	11,7	14,1	1,9	9,1	11,6	8,3
		27,5	15,8	25,0	28,4	17,5	37,6	15,2	16,6
18	13	162,8	16,2	16,1	26,7	1,7	9,7	10,9	10,4
		66,5	27,0	88,5	31,3	44,4	46,6	14,3	25,5
20	10	375,5	32,0	34,2	51,8	3,1	11,9	11,7	10,6
		57,3	52,4	5,3	45,2	49,0	29,6	31,3	25,5
22	15	672,9	67,9	53,9	130,0	6,7	9,8	12,4	10,3
		51,3	38,8	49,5	35,5	40,8	28,0	15,3	15,7
26	15	995,9	235,2	93,7	237,9	22,2	4,7	10,6	10,7
		56,3	62,6	48,1	60,5	61,6	39,9	24,3	8,1
28	15	1468,1	290,4	124,5	300,7	26,9	5,0	11,7	10,8
		56,4	18,0	50,8	37,8	43,9	23,8	25,0	8,5
29	11	1563,4	330,0	128,4	323,7	34,4	3,9	11,8	12,2
		64,1	50,6	54,3	34,2	45,1	23,5	9,0	10,3
32	15	2528,7	992,3	227,2	634,5	81,9	2,7	11,0	12,0
		37,2	49,4	34,7	21,6	43,3	24,4	8,0	10,1
34	15	2242,1	1144,8	259,6	747,7	111,0	2,3	8,9	10,3
		36,9	68,0	47,0	35,9	64,6	35,1	15,1	7,3
39	15	3390,9	1655,1	278,6	1097,2	146,9	2,4	11,9	10,9
		48,8	80,5	39,5	32,0	64,8	35,6	20,6	14,6

Примечание. *T* — возраст слоевища, сут; *n* — число измерений; *l* — длина таллома, мкм; *h* — ширина, мкм; N_a — число клеток по длине таллома, шт.; l_R — длина ризондальной части, мкм; *n* — число рядов клеток по ширине таллома, шт. Над чертой — среднее арифметическое, под ней — коэффициент вариации, %.

Изменение формы проростков ульвы в процессе роста. Детальный морфометрический анализ выполнен по данным летних опытов, поставленных в море, когда талломы достигли наибольшей величины и более значительно, чем в остальных опытах, изменили свою форму. Статистические параметры морфологических признаков талломов приведены в табл. 1, из которой следует, что для каждого возраста растения наименее изменчивыми признаками являются средние значения длины и ширины клетки в талломе (коэффициент вариации лежит в пределах 8—30%). Несмотря на то, что клетки могут быть различной длины и ширины, в среднем длина клетки равна ее ширине (11 мкм). Наиболее изменчивые признаки — длина таллома и число клеток, расположенных в продольном ряду вдоль его оси. Однако у талломов более старших возрастов такими признаками становятся ширина и число клеток по ширине таллома. Соотношение длины и ширины талломов варьирует

примерно одинаково на всех участках исследованного периода онтогенеза.

Если проследить за вариабельностью морфологических признаков в течение эксперимента, то наиболее значительно изменяются ширина таллома и число клеток по ширине, а самыми устойчивыми признаками остаются средние значения ширины и длины клетки (табл. 2).

Таблица 2

Статистические параметры морфологических признаков проростков *U. rigida* в течение наблюдаемого онтогенеза (число наблюдений — 129)

Параметры	l	h	N_a	l_R	n	l/h	l/N_a	h/n
Среднее арифметическое	1487,2	548,2	143,1	398,7	49,4	5,7	11,2	10,6
Стандартное отклонение	133,3	779,1	151,5	387,3	65,6	3,9	2,3	1,7
Коэффициент вариации	89,5	142,1	105,8	97,2	132,9	69,0	20,5	15,6

Примечание. Условные обозначения признаков те же, что и в табл. 1.

Из коэффициентов корреляции между признаками следует, что линейные признаки, характеризующие таллом в целом, тесно связаны между собой и увеличиваются с возрастом растения, причем наиболее тесная связь наблюдается между длиной зоны ризоидально вытянутых клеток и остальными признаками (табл. 3). Иными словами, длина зоны ризоидально вытянутых клеток таллома является в данном случае наиболее информативным признаком, по которому могут быть определены возраст, длина и ширина слоевища, число рядов клеток в талломе и число клеток вдоль оси проростка. С другой стороны, тесная связь между признаками позволяет сократить число измеряемых признаков, оставив одного типичного представителя, каким и является длина зоны ризоидально вытянутых клеток.

Таблица 3

Корреляционная матрица морфологических признаков слоевища *U. rigida*

l	h	N_a	l_R	n	l/h	l/N_a	h/n	T
l	0,800	0,773	0,883	0,822	-0,542	0,107	0,321	0,763
	h	0,616	0,855	0,983	-0,538	-0,081	0,303	0,665
		N_a	0,708	0,651	-0,404	-0,082	0,221	0,602
			l_R	0,889	-0,635	-0,208	0,260	0,852
				n	-0,564	-0,046	0,232	0,706
					l/h	-0,206	-0,322	-0,742
						l/N_a	0,089	-0,109
							h/n	0,330
								T

Соотношение длины и ширины таллома в онтогенезе изменяется в обратной зависимости от изменения основных морфологических признаков. Длина и ширина клеток абсолютно не связаны между собой. С увеличением возраста растения, так же как его длины и шири-

ны, средняя ширина клетки в талломе несколько увеличивается, но средняя длина практически не изменяется. У вытянутых слоевищ клетки длиннее, чем у обычных, но ширина клеток немного уже средней величины. Таким образом, корреляционная матрица дает количественные оценки самых общих закономерностей изменения формы проростков.

Известно, что коэффициенты корреляции между признаками отражают среднюю связь для всех типов таллома за весь период наблюдения. Однако эта связь может изменяться в разные периоды онтогенеза, а также у талломов с различными отклонениями от средней формы. Для выделения закономерностей, присущих связям между признаками, рассчитаны собственные векторы корреляционной матрицы. Эти векторы «расщепляют» средние значения связей между признаками на составляющие. Для большей наглядности собственные векторы представлены в виде диаграмм.

Первый вектор (рис. 7, I) увлекает 60,8% всей наблюдаемой дисперсии, поэтому он отражает наиболее характерную закономерность в изменении признаков талломов. Биологический смысл этой закономерности зашифрован в соотношениях величин морфологических признаков, формирующих данный вектор. Очевидно, параллельное возрастание величин признаков талломов с увеличением их возраста и одновременным снижением соотношения длины и ширины — внешнее проявление онтогенеза проростка ульвы. Можно считать, таким образом, что онтогенез является причиной 60,8% изменчивости, наблюдаемой по всем признакам для всего периода эксперимента.

Второй вектор, объясняющий 13% дисперсии, показывает, что среди исследованных проростков встречаются проростки с вытянутыми клетками. По-видимому, это проростки с множеством клеток, находящихся в состоянии, которое непосредственно предшествует делению в поперечном направлении.

Третий вектор объясняет 10% дисперсии и характеризует проростки, содержащие клетки, вытянутые по ширине. Вероятно, эти клетки будут делиться вдоль оси таллома.

Два последних вектора подчеркивают вытянутую форму клеток, причем второй — вытянутость вдоль оси таллома, а третий — вдоль его ширины. Из гистограмм этих векторов следует, что между ними имеются еще некоторые, хотя и менее значительные различия. Так, особенности, отражающиеся вторым вектором, более характерны для сравнительно молодых и вытянутых проростков, а третий вектор типичен для более взрослых и несколько расширенных проростков.

Таким образом, второй и третий векторы иллюстрируют тенденции, проявляющиеся на клеточном уровне: рост и деление клеток в поперечном и продольном направлениях. Следует отметить, что каждый из этих векторов объясняет причины небольшой части всей изменчивости, обнаруживаемой при рассмотрении всех результатов наблюдений мор-

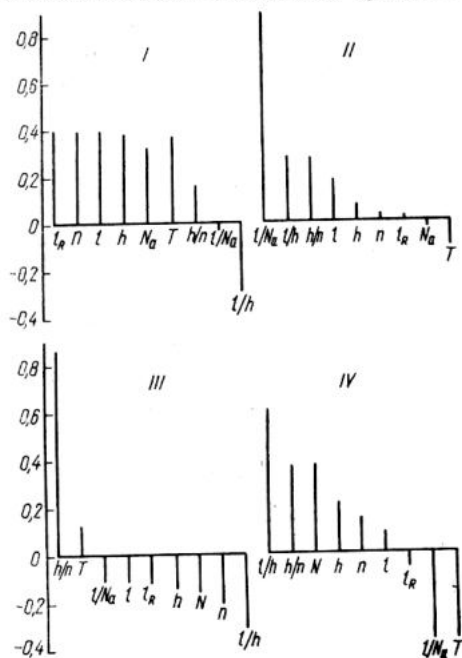


Рис. 7. Гистограммы собственных векторов корреляционной матрицы.

фологических признаков. В связи с этим закономерности, отражаемые вторым и третьим векторами, должны обнаруживаться с некоторыми затруднениями.

Четвертый вектор, объясняющий лишь 6% дисперсии, иллюстрирует вытянутые молодые проростки с короткими, но сравнительно широкими клетками (рис. 7, IV). Это связано с тем, что на наиболее ранних стадиях развития ульвы доминирует апикальный и (реже) интеркалярный рост. В этот период большинство клеток делится в поперечном направлении в отличие от проростков более старших возрастов, когда главную роль играет продольное деление. Следовательно, структура четвертого вектора отражает преобладание апикального роста над интеркалярным.

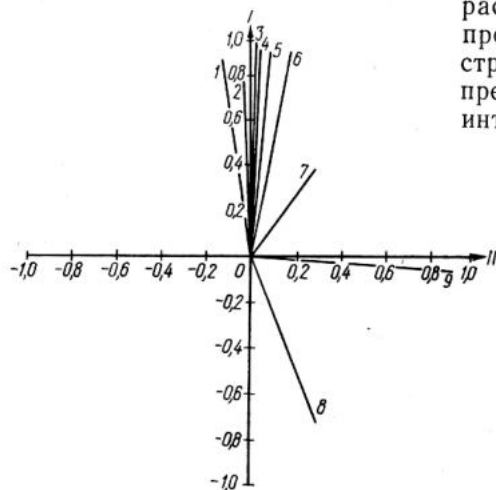


Рис. 8. Расположение морфологических признаков в пространстве двух первых собственных векторов:

1 — T , 2 — N_a , 3 — l_h , 4 — n , 5 — h , 6 — l ,
7 — $\frac{h}{n}$, 8 — l/h и 9 — l/N_a .

Таблица 4
Факторная матрица (связи между морфологическими признаками *U. rigida* и собственными векторами корреляционной матрицы)

Признак	Собственные векторы			
	I	II	III	IV
l	0,918	0,183	-0,116	0,057
h	0,901	0,081	-0,145	0,150
N_a	0,781	-0,026	-0,148	0,274
Z_r	0,953	0,014	-0,126	-0,058
n	0,921	0,021	-0,204	0,106
l/h	-0,728	0,290	-0,314	0,444
l/N_a	-0,055	0,947	-0,110	-0,276
h/n	0,385	0,298	0,826	0,276
T	0,874	-0,120	0,125	-0,278

В целом обсуждаемые векторы объясняют причины 89,7% всех изменений, обнаруживаемых в морфологических признаках. Основной причиной является онтогенез всего слоевища, или, точнее, его рост с уменьшающимся соотношением в зависимости от возраста длины и ширины таллома. Менее значительной причиной является рост и деление клеток, образующих таллом (особенно начальных стадий онтогенеза, когда доминирует апикальный рост).

При помощи собственных векторов прослеживаются связи, существующие между морфологическими признаками. В соответствии с программой факторного анализа рассчитывается факторная матрица, элементы которой отражают близость связи каждого собственного вектора с каждым признаком (табл. 4). Данные факторной матрицы изображены в виде двумерного координатного пространства, осями которого служат два первых вектора. В пространстве обозначены признаки в виде точек с координатами, равными соответствующим элементам факторной матрицы (рис. 8). Выделяется группа признаков, наиболее тесно связанных между собой (l_h , n , h и l). Признаки T и N_a образуют другую группу. Однако, если их рассматривать только с точки зрения онтогенеза растений, то T и N_a должны быть отнесены к первой группе, так как их координаты по первому вектору близки к координатам признаков первой группы. Поэтому возраст проростка и число клеток по оси таллома, как характеристики онтогенеза слоевища, аналогичны признакам, входящим в первую группу, но обе группы признаков ведут себя по-разному при отражении процесса роста и деления клеток.

Соотношение длины и ширины проростков l/h — признак, занимающий самостоятельное место. Его значение противоположно признакам, входящим в первые две группы при описании онтогенеза слоевища, а при характеристике особенностей роста и деления клеток l/h близко к признакам первой группы и противоположно второй. Средняя длина клетки, так же как и средняя ее ширина, не связаны между собой и с остальными признаками. Этот факт можно классифицировать как независимость роста и деления клеток от направления, в котором идет рост, а также от формы таллома.

Данные табл. 4 позволяют выполнить более тонкое изучение природы морфологических признаков. Биологическое содержание этих признаков отражают знак и величина факторных нагрузок или коэффициентов, помещенных в таблице. Так, основной вклад в формирование длины проростка вносит онтогенез (нагрузка 0,918). Длину увеличивает, хотя и в меньшей мере, вытянутость клеток в продольном направлении (нагрузка 0,183). Рост клеток в поперечном направлении (нагрузка 0,116) слабо связан с длиной проростка, поэтому вытянутые в поперечном направлении клетки встречаются чаще в молодых проростках. Преобладание апикального типа роста над интеркалярным почти не зависит от длины проростка (нагрузка 0,057). Подобным образом анализируются связи и остальных признаков с собственными векторами, что не только проясняет природу морфологических признаков, но и позволяет лучше определить сходство и различие между разными факторами. Например, как длина проростка, так и число клеток, расположенных вдоль его оси, определяется прежде всего действием онтогенеза, хотя число клеток меньше зависит от продолжительности онтогенеза, чем длина. Преобладание апикального типа роста в проростке больше влияет на увеличение числа клеток вдоль оси, чем на длину проростка. Степень продольной вытянутости клеток почти не зависит от числа клеток, располагающихся вдоль оси таллома, но вытянутые клетки встречаются чаще у удлинённых проростков. Следовательно, при первом приближении длина проростка и число клеток, располагающихся вдоль его длины, — признаки весьма сходные. Однако более тщательное изучение природы этих признаков вскрывает конкретные различия между ними.

Собственные векторы представляют собой обобщенные признаки, или, согласно терминологии факторного анализа, — главные факторы. Они взаимозависимы (ортогональны) и могут быть использованы для различных целей: сокращения числа параметров, характеризующих рассматриваемое явление (в данном случае четыре вместо девяти); расчета уравнения регрессии и каких-либо параметров по этим главным факторам; перехода к новой системе координат и т. д.

Выводы. Проростки *U. rigida* в Черном море растут круглый год. Медленнее всего они растут зимой, весной темп роста постепенно нарастает и достигает максимума летом. Осенью рост проростков постепенно снижается.

Наиболее интенсивный рост проростков отмечен летом в море, который в десятки раз превосходит таковой в лабораторных условиях и в несколько раз — на балконе и в среде Гольдберга. Наблюдаемое большое сходство в кривых роста проростков, растущих в море и на балконе в среде Гольдберга, свидетельствует о стимулирующем действии на рост улывы питательных веществ, содержащихся в среде Гольдберга.

Изучение с использованием факторного анализа морфометрических признаков улывы, растущей в море летом, позволило выявить основные причины и количественный вклад причин в изменчивость признаков. Самой значительной причиной, ответственной за 61% всей наблюдающейся изменчивости, является действие онтогенеза. Роль

остальных причин значительно ниже: рост и деление клеток в поперечном направлении — 13%; в продольном направлении — 10; преобладание в проростке апикального типа роста над интеркалярным — 6%.

Длина зоны ризоидально вытянутых клеток наиболее тесно связана с остальными признаками, что позволяет принять этот признак в качестве наиболее информативного.

Обнаружены различия в вариабельности исследуемых признаков. Наиболее консервативны признаки, отражающие клеточный уровень: средняя длина и ширина клеток проростков. Наиболее изменчивыми признаками являются длина и ширина проростков.

1. *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — 247 с.
2. *Andersson M.* Einige ernährungsphysiologische Versuche mit *Ulva* und *Enteromorpha*. — Kungl. Fisiogr. Sällsk. Lund Förhandl., 1942, 12, S. 92—100.
3. *Andersson M.* Zur Kenntnis der Stickstoffquellen von *Ulva* und *Enteromorpha*. — Kungl. Fisiogr. Sällsk. Lund. Förhandl., 1943, 13, S. 78—92.
4. *Kale Sudha R., Krishnamurthy V.* Effect of different media on the germlings of *Ulva lactuca* var. *rigida*. — *Phykos*, 1967, № 1/2, p. 32.
5. *Nasr A. H., Inaam B.* The effect of some organic micronutrients on some marine algae from Alexandria. — *Hydrobiologia*, 1969, 34, № 3/4, p. 295—304.
6. *Ohno Masao, Arasaki Seibin.* Physiological studies on the development on the green algae. *Ulva pertusa*. 1. Effect of temperature and light on the development of early Stage. — *Rec. Oceanogr. Works Jap.*, 1967, 9, № 1, p. 129—138.
7. *Provasoli L.* Effect of plant hormones on *Ulva*. — *Biol. Bull.*, 1958, 114, № 2, p. 375—377.
8. *Steffensen D. A.* The effect of nutrient enrichment and temperature on the growth in culture of *Ulva lactuca* L. — *Aquat. Bot.*, 1976, 2, № 4, p. 337—351.
9. *Waite Th., Mitchell R.* The effect of nutrient fertilization on the benthic algae *Ulva lactuca*. — *Bot. mar.*, 1972, 15, № 2, p. 151—156.
10. Сборник научных программ на ФОРТРАНЕ: Руководство для программиста. / Пер. с англ. под ред. С. Я. Виленкина. — М.: Статистика, 1974. — Вып. 1, 316 с.
11. *Экологическая физиология морских планктонных водорослей.* Киев: Наук. думка, 1971. — 208 с.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию
27. 11. 78

A. A. KALUGINA-GUTNIK, V. I. KHOLODOV,
I. K. IVANOVA

MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF THE *ULVA RIGIDA* AG. GERMS GROWTH IN DIFFERENT SEASONS OF THE NEAR IN THE SEVASTOPOL BAY

Summary

A characteristic is given for the *Ulva rigida* Ag. germs growth as based on the data on changes in the length and width of the germs, the number of cells in the longitudinal and transversal rows as well as in the length of the zone of rhizoidally elongated cells in the plants grown in different seasons and under different experimental conditions. The use of the factor analysis for studying morphometric characters of the *Ulva* germs growing in summer in the sea permitted the main reasons and quantitative contribution of these reasons to the characters variability to be determined.