

В. В. АЛЕКСАНДРОВ

КОМПЛЕКС КЛЮЧЕВЫХ МОРФОПАРАМЕТРОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ОСОБЕЙ МОРСКОЙ ТРАВЫ *ZOSTERA MARINA* L.

В 1999 г. исследовали морфоструктуру особей *Zostera marina* L. в 11 бухтах вблизи Севастополя. Определяли 29 количественных показателей особей *Z. marina*. С использованием факторного анализа выделен комплекс ключевых морфометрических параметров, детерминирующих жизненное состояние особей *Z. marina*: высота и количество междоузлий дочернего побега 1-го порядка, высота и количество междоузлий дочернего побега 2-го порядка, вес листьев, площадь листа, длина корневища и вклад подземных органов в массу побега.

При исследовании состояния популяций, кроме таких обобщенных характеристик, как численность и биомасса, следует учитывать также и состояние особей. Оценить его возможно с использованием размера или веса растения. Однако особи растений характеризуются большим количеством морфологических признаков, которые могут реагировать на одни и те же условия среды по-разному [1, 4]. Поэтому определение состояния растений по комплексу параметров предпочтительнее, чем по одному – двум. Не все параметры обладают высокой информативной ценностью. Необходим обоснованный отбор наиболее важных, «ключевых» [4] морфопараметров, интегрирующих информацию о структуре целого растения и тесно связанных с остальными.

Особь – это целостная система, все признаки которой взаимосвязаны. Существуют группы тесно коррелирующих между собой признаков, взаимосвязь же параметров из разных групп гораздо слабее [7]. Можно выделить «структурный скелет» [8], «индикаторы» [5, 7], «ключевые морфопараметры» [4], корреляции которых с остальными членами группы особенно велики. Их реакция на изменение условий отражает реакцию всей группы признаков. Оценка целостности особей, взаимообусловленности признаков, выявление комплекса ключевых параметров осуществляется путем анализа корреляций между признаками с помощью методов многомерной статистики. Чаще всего используется факторный анализ, R-техника [4]. В этом случае факторы характеризуют функциональные группы признаков, а признаки, имеющие наибольшие факторные нагрузки, являются ключевыми. Целью нашей работы является исследование морфоструктуры особей морской травы *Zostera marina* L. для выявления комплекса признаков, детерминирующих их жизненное состояние.

Материал и методы. Изучение жизненного состояния особей *Zostera marina* проводили в июне – августе (период пика биомассы) 1999 г. в районе г. Севастополя в бухтах Ласпи, Балаклавская, Казачья (левый и правый рукав), Камышовая, Круглая, Стрелецкая, Карантинная, Мартынова, Матюшенко, Голландия и эстуарии р. Черная. Всего обследовано 14 станций. Пробы собраны на глубине 1,5 – 8 м в монодоминантных фитоценозах *Z. marina* на илистых, песчаных и илисто-песчаных грунтах, в условиях различной антропогенной нагрузки. На каждой станции случайным образом закладывали 4 площадки 25 x 25 см, для исследования отбирали все целые особи зостеры. Объем выборки из каждой популяции составлял 40–80 растений. Особи зостеры из всех популяций были объединены в одну выборку, общее количество растений, включенных в анализ, составило 709 экземпляров. Особью считали материнский побег с системой дочерних побегов 1-го и 2-го порядка. Определяли 27 метрических и 2 аллометрических параметра особи (табл. 1), для каждого из них рассчитывали среднее арифметическое, коэффициенты вариации и асимметрии. Вес растений измеряли в воздушно-сухом состоянии. Для оценки взаимообусловленности признаков были вычислены коэффициенты корреляции Пирсона между парами морфометрических параметров (R-техника, [2, 4]). Полученную корреляционную матрицу анализировали с помощью факторного анализа методом главных осей [2]. Для интерпретации факторов использовали вращение «варимакс» [2].

Результаты и обсуждение. Статистический анализ показал, что изменчивость и характер распределения признаков материнского побега *Zostera marina* L. неодинаковы.

Размерные характеристики материнского побега L , s , L_{in} , D_{in} и параметр w_{bg}/w отличаются невысоким коэффициентом вариации (22 – 35 %) и распределением, близким к равномерному (табл. 1). Выше изменчивость листовой поверхности и веса (параметры w_l , w_{rh} , w_r , W ; $Cv=58$ – 92%); распределение этих параметров характеризуется положительной асимметрией. Максимальные коэффициенты вариации (свыше 140 %) и асимметрии отмечены для признаков вегетативного размножения (w_{ls}/W , N_1 , N_2 , W_{ls}). Эти данные свидетельствуют о количественном преобладании в большинстве изученных популяций *Zostera marina* L. особей невысокой массы, слабо размножающихся вегетативным путем. Действительно, дочерние побеги 1-го порядка присутствовали у 35,2 % обследованных особей, дочерние побеги 2-го порядка – только у 2,1%. Обнаружено, что изменчивость дочерних побегов выше, чем материнских (табл. 1). Для дочерних побегов также характерна положительная асимметрия и повышенная вариабельность веса листьев и корневищ. Слабее выражена изменчивость N_{11} , N_{12} , H_1 , H_2 , N_{in1} , N_{in2} , L_{in1} , L_{in2} . Сильное варьирование и правосторонняя асимметрия распределения особей по весу и длине корневища, и, особенно, по параметрам вегетативного размножения характерны также для наземных трав [3, 6].

Таблица 1. Основные статистические показатели морфопараметров особей *Zostera marina* L.
Table 1. Basic statistics of morphoparameters of *Zostera marina* L. plants

Морфопараметры		Среднее	Cv, %	Асимм.
L	Средняя длина листа материнского побега, см	37,905	33,70	0,284
s	Средняя ширина листа материнского побега, см	0,469	21,69	0,815
A	Листовая поверхность материнского побега, см ²	101,733	54,12	1,097
w_l	Вес листьев материнского побега, г	0,438	58,02	1,179
w_{rh}	Вес корневища материнского побега, г	0,204	71,49	1,797
w_r	Вес корней материнского побега, г	0,049	92,30	2,034
W	Вес растения, г	0,790	75,32	2,573
L_{in}	Средняя длина междоузлия материнского побега, см	1,263	35,20	0,633
L_{rh}	Длина корневища материнского побега, см	13,338	44,84	0,948
D_{in}	Средний диаметр междоузлий материнского побега, см	0,286	22,44	0,819
w_{bg}/w	Вклад подземных органов в вес материнского побега	0,367	32,71	0,515
w_{ls}/W	Вклад дочерних побегов в вес растения	0,062	187,34	2,248
N_1	Количество дочерних побегов 1 порядка	0,866	141,04	1,815
N_2	Количество дочерних побегов 2 порядка	0,063	627,51	7,408
w_{l1}	Средний вес листьев доч. побега 1 порядка, г	0,090	95,67	1,759
w_{rh1}	Средний вес корневища доч. побега 1 порядка, г	0,021	116,56	2,323
w_{l2}	Средний вес листьев доч. побега 2 порядка, г	0,041	103,27	1,538
w_{rh2}	Средний вес корневища доч. побега 2 порядка, г	0,006	160,96	2,468
N_{11}	Среднее количество листьев доч. побега 1 порядка	3,194	34,45	-0,735
H_1	Средняя высота доч. побега 1 порядка, см	27,424	52,19	0,313
N_{in1}	Среднее количество междоузлий доч. побега 1 порядка	3,470	50,90	0,741
L_{rh1}	Средняя длина корневища доч. побега 1 порядка, см	1,943	79,71	1,464
L_{in1}	Средняя длина междоузлия доч. побега 1 порядка, см	0,473	53,06	0,780
N_{12}	Среднее количество листьев доч. побега 2 порядка	2,742	34,84	0,506
H_2	Средняя высота дочернего побега 2 порядка, см	16,551	59,87	0,546
N_{in2}	Среднее количество междоузлий доч. побега 2 порядка	1,631	62,13	0,670
L_{rh2}	Средняя длина корневища доч. побега 2 порядка, см	0,715	116,28	1,998
L_{in2}	Средняя длина междоузлия доч. побега 2 порядка, см	0,316	78,23	0,624
W_{ls}	Вес дочерних побегов растения, г	0,099	287,95	5,369

Таблица 2. Факторные нагрузки параметров морфоструктуры особей *Zostera marina* L.
Table 2. Factor loadings of morphometric parameters of *Zostera marina* L.

Параметры	Факторы			
	1	2	3	4
L	0,036	-0,016	0,683	-0,083
s	0,390	0,186	0,748	0,193
A	0,233	0,085	0,919	0,061
w _l	0,219	0,083	0,927	0,045
w _{rh}	0,391	0,235	0,543	0,645
w _r	0,202	0,236	0,169	0,499
W	0,474	0,432	0,668	0,314
L _{in}	0,324	0,116	0,552	0,538
L _{rh}	0,281	0,075	0,274	0,818
D _{in}	0,376	0,149	0,694	0,221
w _{bg} /w	0,158	0,075	-0,405	0,802
w _{ls} /W	0,817	0,384	0,170	0,146
N ₁	0,698	0,279	0,214	0,248
N ₂	0,231	0,729	0,059	0,089
w _{l1}	0,757	0,366	0,332	0,142
w _{rh1}	0,730	0,441	0,164	0,223
w _{l2}	0,137	0,911	0,096	0,082
w _{rh2}	0,100	0,845	0,063	0,079
N ₁₁	0,860	0,074	0,233	0,088
H ₁	0,869	0,154	0,305	0,133
N _{in1}	0,889	0,023	0,084	0,134
L _{rh1}	0,854	0,244	0,140	0,225
L _{in1}	0,846	0,165	0,245	0,197
N _{l2}	0,221	0,896	0,088	0,079
H ₂	0,195	0,938	0,094	0,093
N _{in2}	0,181	0,921	0,076	0,088
L _{rh2}	0,124	0,925	0,071	0,090
L _{in2}	0,172	0,930	0,090	0,112
W _{ls}	0,567	0,666	0,255	0,185
Вклад фактора	26,1%	27,0%	17,5%	9,8%

наибольший вклад вносят параметры листьев материнского побега w_l, A, s, L, а также w_{rh}, W и D_{in}. Следовательно, его можно рассматривать как фактор мощности развития листового аппарата и растения в целом. У большинства наземных растений с указанными признаками связан первый фактор, который интерпретируется как фотосинтетическое усилие особи (для однолетних трав), или фактор роста [4]. Четвертый фактор в наибольшей степени связан с признаками подземной сферы и параметрами, характеризующие возможности резервирования запасных питательных веществ (L_{rh}, w_{bg}/w, w_{rh}, w_r, L_{in}).

Основываясь на анализе факторной структуры матрицы корреляций между параметрами (табл. 2, рис. 1), все морфометрические признаки растения можно разделить на 3 функциональные группы: параметры мощности развития растения, параметры подземной сферы, параметры дочерних побегов и вегетативного размножения. Согласно значениям факторных нагрузок, признаки каждой группы можно ранжировать по их значимости и выбрать ключевые параметры. Для первой группы это – w_l и A, для второй – L_{rh} и w_{bg}/w, для третьей – H₁, N_{in1}, H₂, L_{in2}.

Взаимосвязь между парами морфопараметров характеризуется положительными статистически значимыми корреляциями, величина которых зависит от функциональной группы, к которой принадлежит признак. Наиболее высокие корреляции между признаками материнского побега, между параметрами дочерних побегов 1-го, между параметрами побегов 2-го порядков. Факторное решение матрицы корреляций позволило уточнить и дополнить результаты корреляционного анализа. Было выделено 4 фактора, объясняющих 81,1% общей изменчивости исследуемых признаков (табл. 2), при этом вклад 1-го фактора невелик (26,1%) и сопоставим с вкладом остальных (27,0; 17,5 и 9,8%). Это свидетельствует о высокой изменчивости признаков и низкой морфологической целостности особей *Z. marina* L. [3, 4], что характерно для вегетативно размножающихся малолетников [3, 6].

Первый фактор коррелирует с параметрами вегетативного размножения и признаками дочерних побегов 1-го порядка (w_{ls}/W, N₁, w_{l1}, w_{rh1}, N₁₁, H₁, N_{in1}, L_{rh1}, L_{in1}, W_{ls}). Из остальных признаков наибольший вклад вносит W. Второй фактор связан, главным образом, с параметрами дочерних побегов 2-го порядка (w_{l2}, N₂, H₂, N_{in2}, L_{rh2}, L_{in2}, w_{rh2}). Довольно высокие нагрузки также у W_{ls}, W. Это свидетельствует о зависимости параметров дочерних побегов 2-го порядка от степени развития материнского побега и системы дочерних побегов. Таким образом, первый и второй факторы характеризуют вегетативное размножение и степень развития дочерних побегов растения. В третий фактор

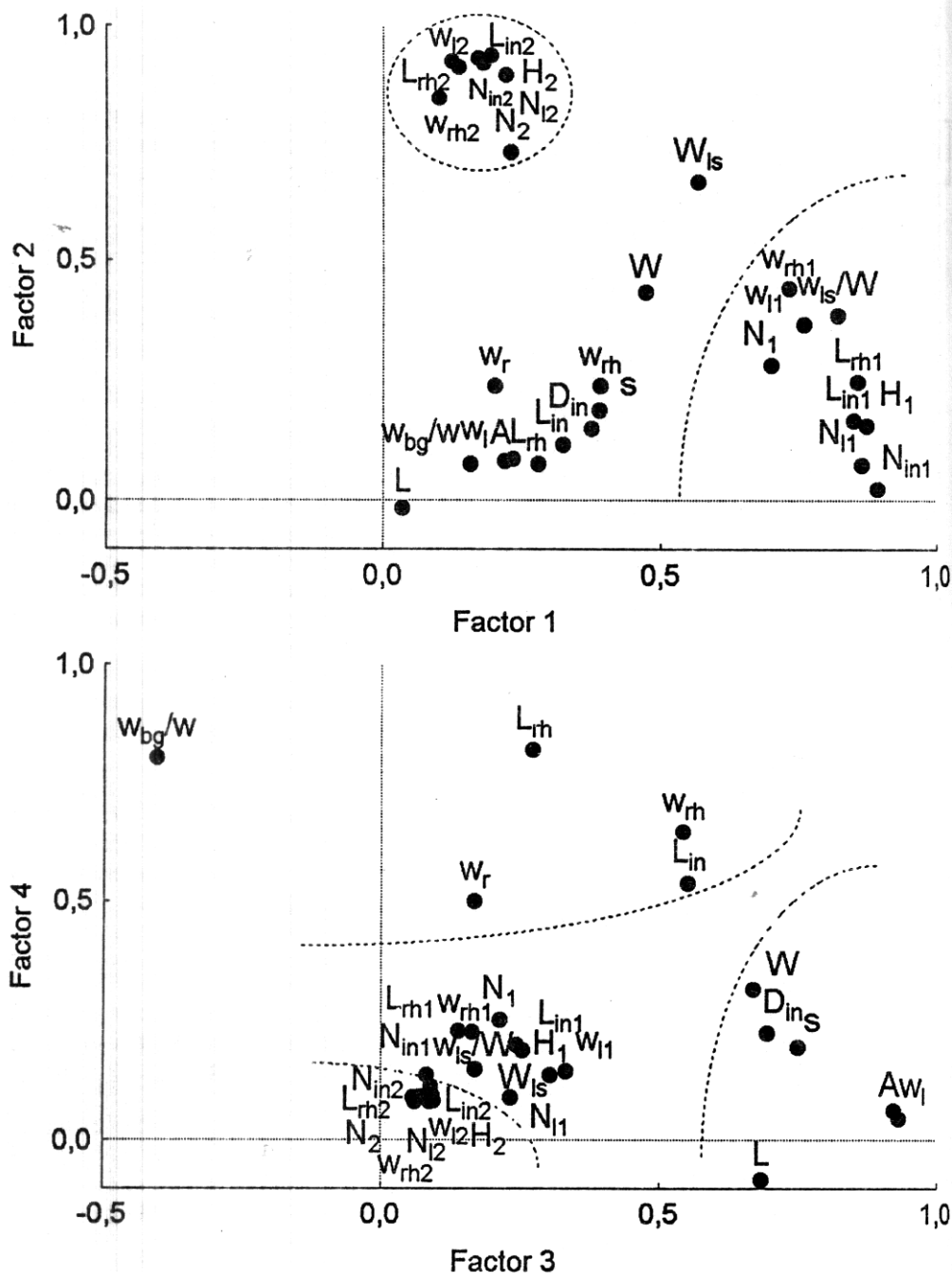


Рисунок 1. Морфопараметры *Zostera marina* L. в факторном пространстве
Figure 1. Morphometric parameters of *Zostera marina* L. in factor space

Сходный вклад факторов в общую дисперсию свидетельствует о низкой морфологической целостности особи и относительной независимости выявленных групп признаков. Исследование влияния гранулометрического состава грунта на морфоструктуру растений *Zostera marina* [1] подтверждает этот вывод. Признаки, относящиеся к различным функциональным группам, неодинаково реагируют на содержание фракций в донных осадках. Поэтому, основываясь на параметрах только одной из групп, нельзя с высокой степенью достоверности судить обо всем растении, подобные оценки состояния будут неточны. Использование выявленного комплекса

ключевых признаков в популяционных исследованиях дает возможность точно охарактеризовать жизненное состояние особей *Zostera marina* и позволит избежать его односторонних оценок.

Выводы. 1. Морфометрические параметры особей *Zostera marina* L. характеризуются правосторонней асимметрией и высоким коэффициентом вариации. 2. Наиболее велики изменчивость и асимметрия для веса корневищ и корней и параметров вегетативного размножения. 3. Изменчивость и асимметрия количественных показателей дочерних побегов выражена сильнее, чем у материнских. 3. Все признаки разделяются на три группы: параметры мощности развития растения, параметры подземной сферы, параметры дочерних побегов и вегетативного размножения. 4. Выделен комплекс ключевых морфопараметров, характеризующий жизненное состояние особей *Z. marina*: w_{11} , A , L_{rh} , w_{bg}/w , H_1 , N_{in1} , H_2 , L_{in2} .

1. Александров В. В. Взаимосвязь морфоструктуры черноморской *Zostera marina* L. и гранулометрического состава донных осадков // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 45 – 50.
2. Благуш П. Факторный анализ с обобщениями. – М.: Финансы и Статистика, 1989. – 248 с.
3. Дідик Н. П. Морфоструктура особин та діагностичний комплекс ключових ознак в ценопопуляціях *Elytrigia repens* (L.) Nevsky // Укр. Бот. Журн. – 1998. – 55, № 6. – С. 614 – 619.
4. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 148 с.
5. Любарский Е. Л. Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций // Структура ценопопуляций. – Казань: Изд-во Казан. Ун-та, 1975. – С. 3 – 16.
6. Любарский Е. Л., Полуянова В. И. Структура ценопопуляций вегетативно подвижных растений. – Казань: Изд-во Казан. Ун-та, 1984. – 139 с.
7. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестник ЛГУ. – 1959. – №9, вып. 2. – С. 137 – 141.
8. Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. – К.: Наук. думка, 1983. – 256 с.

Институт биологии южных морей НАН Украины,
г. Севастополь

Получено 12.04.2002

V. V. ALEXANDROV

COMPLEX OF MORPHOMETRIC PARAMETERS FOR ESTIMATION OF *ZOSTERA MARINA* L. PLANTS VITALITY

Summary

Morphostructure of *Zostera marina* L. individuals was studied in 11 Sevastopol bays in 1999. 29 quantitative traits of *Z. marina* plants were measured. Basing on factor analysis the complex of key morphometric parameters determining vitality of *Z. marina* plants was selected: height and number of internodes of the primary lateral shoots, height and internodes number of the secondary lateral shoots, leaves weight, leaves area, rhizome length and belowground weight / shoot weight ratio of main shoots.