

Ю.А. ЗЛОБІН, К.С. КИРИЛЬЧУК,
О.М. ТИХОНОВА, Т.І. МЕЛЬНИК

Сумський національний аграрний університет
вул. Кірова, 160, Суми, 40021, Україна

ВЗАЄМОЗУМОВЛЕНІСТЬ ФОРМУВАННЯ ВЕГЕТАТИВНОЇ ТА ГЕНЕРАТИВНОЇ СФЕР РОСЛИН: МЕТОД КАНОНІЧНИХ КОРЕЛЯЦІЙ

Ключові слова: вегетативні та генеративні органи рослин, морфологічна цілісність, коефіцієнт канонічної кореляції, критичний розмір особин

Особини рослин — багатоознакові біотичні системи. В загальній біології «ознакою» вважається будь-яка особливість живого організму, що піддається обліку. Зазвичай ознаки у рослин поділяють на «власне ознаки» якісного характеру (зокрема, забарвлення пелюсток) і кількісні «морфологічні параметри» (наприклад, число листків на пагоні).

Відомо, що між кількісними ознаками рослин існують виражені взаємозалежності, коли формування одного структурного елемента тіла рослини зумовлене іншими, що забезпечує морфоструктурну інтеграцію організму [17]. Для вивчення взаємозумовленості формування структурних частин рослин зазвичай використовують парні коефіцієнти кореляції: в матриці вихідних даних попарно порівнюються всі включені до неї ознаки. Вже за 15—20 ознак у напівматриці коефіцієнтів кореляції їх виявляється 112—200, що істотно ускладнює інтерпретацію результатів. Застосування аналізу головних компонент або кореляційних плеяд для редукції матриці не вирішує проблеми. Вдається змістовно інтерпретувати лише деякі кореляції.

Дехто з дослідників обмежується констатацією наявності певних парних кореляцій. Так, В. Абрахамсон [14] встановив кореляції між окремими ознаками будови 50 видів рослин. В.Д. Осетров [10] показав, що між 13-ма ознаками структури *Polygonum scabrum* переважають позитивні кореляції. Д. Чарлзворт і М. Морган [15] виявили негативну кореляцію між біомасою тичинкових і маточкових структур. П. Еліас [18] показав позитивну кореляцію між висотою рослин і масою насіння. Неодноразово виявлялася негативна кореляція між кількістю і масою насіння [19]. Показано, що парні коефіцієнти кореляції є нестійкими, змінюються залежно від віку рослин, року і місцезростання [9, 21, 32]. Цей рівень досліджень узагальнений у монографічних працях Х. Марезгуелла [27] і Н.С. Ростової [11].

Взаємозумовленість розвитку і росту органів вегетативної та генеративної сфер рослин, що оцінюються інтегрально, практично не досліджували. Для виявлення рівня взаємозумовленості комплексів морфологічних ознак

© Ю.А. ЗЛОБІН, К.С. КИРИЛЬЧУК, О.М. ТИХОНОВА, Т.І. МЕЛЬНИК, 2007

рослин потрібний новий підхід, можливий на основі багатомірних методів статистики та сучасних комп'ютерних технологій. Нашою метою було на прикладі 12-ти видів трав'яних рослин виявити загальну взаємозумовленість формування і статусу вегетативних та генеративних структур рослин з використанням прийомів канонічного аналізу.

Об'єкти і методи досліджень

Об'єктом досліджень були 12 видів дводольних рослин різних життєвих форм і стратегій: 1 — *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande — як правило, однорічна, рідше — дворічна рослина тінистих, вологих місцезростань або бур'ян на городах; 2 — *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn. — однорічний бур'ян зернових і гречки; 3 — *Hypericum perforatum* L. — багаторічний короткочореновищний вид лісів та лук, бур'ян у посівах; 4 — *Lotus corniculatus* L. — багаторічний стрижневокореневий трав'янистий лучний вид; 5 — *Medicago falcata* L. — багаторічний стрижневокореневий лучний вид; 6 — *M. sativa* L. — багаторічний стрижневокореневий культивований вид; 7 — *Plantago lanceolata* L. — багаторічник з мичкуватою кореневою системою лук, полів і рудеральних місцезростань; 8 — *P. major* L. — багаторічник з мичкуватою кореневою системою лук, полів і рудеральних місцезростань; 9 — *Persicaria scabra* (Moench.) Moldenke — однорічний бур'ян; 10 — *Thlaspi arvense* L. — однорічний бур'ян у посівах зернових; 11 — *Trifolium pratense* L. — багаторічний лучний вид; 12 — *T. repens* L. — багаторічний лучний і бур'янистий вид, рахункова одиниця — рамет.

Аналізували рослини з типових місцезростань. Обсяг вибірки становив 60—120 генеративних особин. Морфометричні параметри рослин оцінювали за загальноприйнятими у кількісній морфометрії методами [20, 26]. Для кожної особини (з урахуванням її життєвої форми) реєстрували 20—26 кількісних морфопараметрів.

Математичні основи методу канонічних кореляцій ще у 1936 р. сформулював Г. Хотеллінг [22], але через великий обсяг обчислень у практиці прикладних досліджень його використовували незначний час. Метод канонічних кореляцій реалізовано у ряді сучасних комп'ютерних програм, зокрема Statistica фірми StatSoft Inc. і Statgraphics фірми Statistical Graphics Corp. Ми скористалися пакетом Statistica версії 6.0, модуль якого — канонічний аналіз — має комплексний характер, що дає змогу для кожного масиву даних одержувати не тільки канонічні величини — канонічні коефіцієнти і канонічну вагу, а й звичайну матрицю парних коефіцієнтів кореляції та інші статистичні показники, необхідні для аналізу.

Канонічні кореляції дозволяють обчислити кореляцію та рівень її статистичної вірогідності між двома групами морфологічних параметрів (списками змінних) — у нашій роботі це група параметрів вегетативної сфери рослин і тих, що характеризують стан генеративної сфери. Канонічний аналіз дає можливість також знайти канонічну вагу, котра показує, внесок яких

змінних одного та іншого списків є найбільшим у загальний коефіцієнт канонічної кореляції. У математичному відношенні канонічний кореляційний аналіз протилежний дискримінантному. У дискримінантному аналізі виявляються розбіжності між групами змінних величин, а в канонічному встановлюється рівень максимального зв'язку між ними.

Результати досліджень та їх обговорення

Кожний досліджуваний вид рослин мав свої специфічні значення морфометричних параметрів (табл. 1). Дані таблиці засвідчують, що розміри особин, кількість листків на особину і розвиток генеративних структур індивідуальні для кожного виду і змінюються у досить широких межах.

Репродуктивна алокація, яку оцінювали за величиною репродуктивного зусилля, варіює від 4 до 54 %. У цілому репродуктивна алокація трав'янистих рослин може змінюватися з амплітудою від декількох відсотків до 80 % [5, 30]. Широку мінливість цього показника 16 видів трав у Карпатах раніше відзначав Г.Г. Жилієв [1, 3]. Помітно змінюється у різних видів рослин кількість листків на особину, а ще більше — кількість квіток або суцвіть в окремих видів, відбиваючи своєрідність біоморфи та систематичне положення. Кількість суцвіть і квіток, що формується, зумовлена розміром репродуктивної алокації — отже, розміром і віталітетом особин, тоді як кількість і маса плодів та насіння залежать від умов запилення. Цю думку підтверджують багато дослідників [1, 2], в цілому вона відображає індивідуальність життєвих стратегій трав'янистих рослин.

Канонічний аналіз показав (табл. 2), що коефіцієнти канонічної кореляції між вегетативними і генеративними структурами досліджених видів змінюються від 0,792 (*Plantago lanceolata*) до 0,999 (*Alliaria petiolata*, *Fagopyrum*

Таблиця 1. Основні показники морфологічної структури рослин

Вид	Надземна фітомаса, г	Маса листків, г	Кількість листків, шт.	Кількість суцвіть або квіток, шт.	Репродуктивне зусилля, %
<i>Alliaria petiolata</i>	10,1±1,0	4,5±0,5	24,1±1,7	37,9±3,8	8,7±0,9
<i>Fagopyrum tataricum</i>	10,3±1,0	6,1±0,6	7,2±0,6	4,1±0,5	54,2±4,1
<i>Hypericum perforatum</i>	2,3±0,2	0,4±0,04	117,4±8,1	29,6±2,0	31,8±1,5
<i>Lotus corniculatus</i>	5,8±0,5	2,1±0,2	282,9±21,4	57,5±7,5	13,0±0,9
<i>Medicago falcata</i>	10,5±1,2	2,8±0,3	352,7±12,0	35,9±2,5	17,5±1,7
<i>M. sativa</i>	17,4±2,4	5,5±0,8	155,9±19,7	11,7±3,1	4,1±0,8
<i>Plantago lanceolata</i>	4,9±1,0	3,4±0,7	7,0±0,6	1,9±0,3	18,6±2,4
<i>P. major</i>	12,3±1,6	8,5±1,5	6,2±0,2	3,9±0,5	47,5±16,6
<i>Persicaria scabra</i>	11,7±3,1	5,1±1,3	31,3±5,6	5,9±1,1	6,3±1,1
<i>Thlaspi arvense</i>	4,2±0,9	0,5±0,1	12,4±2,1	46,5±9,6	43,6±2,9
<i>Trifolium pratense</i>	5,1±0,8	1,9±0,3	34,2±2,5	7,2±0,4	29,1±1,5
<i>T. repens</i>	0,2±0,02	0,04±0,0	1,0±0,0	1,0±0,0	38,1±3,1

tataricum). Їх статистична вірогідність перевищує 99,9% ($p = 0,000$). Еліпси розсіювання у площині величин першої канонічної ваги між параметрами вегетативної і генеративної сфер рослин (рис. 1) розташовані вздовж головної діагоналі. Для 12-ти розглянутих видів результати канонічного аналізу однозначні: генеративні структури пропорційні вегетативним. Коефіцієнти канонічної кореляції і характер еліпсів розсіювання загалом свідчать про високу взаємозумовленість у формуванні вегетативної і генеративної сфер і наявність загального для кожної рослини фонду матеріальних та енергетичних ресурсів, який витрачається інтегрально.

Тактика формування вегетативних і генеративних структур не антагоністична, а послідовно змінює одна одну: спочатку ресурси рослини спрямовані на формування вегетативних структур, а потім — генеративних. Отримані результати цілком спростовують думку С. Діаз і М. Каболо [16] про слабку взаємозумовленість вегетативних і генеративних структур рослин. Справді, їх окремі параметри можуть пов'язуватися слабкими та статистично недостовірними парними корелятивними зв'язками, але як цілісні структури вегетативні й генеративні органи базуються на спільному фонді ресурсів рослин і тому є тісно скорельованими. Це вже передбачали Клінкхамер зі співавторами [25] на підставі комп'ютерного моделювання.

Корисною особливістю канонічного аналізу є можливість знаходити коефіцієнти канонічної кореляції між однією змінною та їх групою, тобто

Таблиця 2. Канонічні коефіцієнти кореляції вегетативних і генеративних структур рослин та морфологічні параметри з найбільшою канонічною вагою

Вид	Канонічний коефіцієнт кореляції	Вегетативні структури з найбільшою канонічною вагою	Генеративні структури з найбільшою канонічною вагою
<i>Alliaria petiolata</i>	0,999	A, LWR	RE
<i>Fagopyrum tataricum</i>	0,999	WV	WG
<i>Hypericum perforatum</i>	0,909	WV	WG, RE
<i>Lotus corniculatus</i>	0,964	WL	WG, RE
<i>Medicago falcata</i>	0,966	A, WV	RE
<i>M. sativa</i>	0,919	WL, WV	WG
<i>Plantago lanceolata</i>	0,906	W, WL	WG
<i>P. major</i>	0,959	A, WV	WG
<i>Persicaria scabra</i>	0,971	WV, A	NI, WG
<i>Thlaspi arvense</i>	0,984	WV, A	NFR
<i>Trifolium pratense</i>	0,968	WL, WV	WG
<i>T. repens</i>	0,974	WV, LP	LFL, RE

Примітки. А — листкова поверхня, WV — маса вегетативних структур, WL — маса листків, LP — довжина черешка листка, WG — маса генеративних структур, RE — репродуктивне зусилля, NI — кількість суцвіть, NFR — кількість плодів, LFL — довжина генеративного пагона; LWR = WL/W.

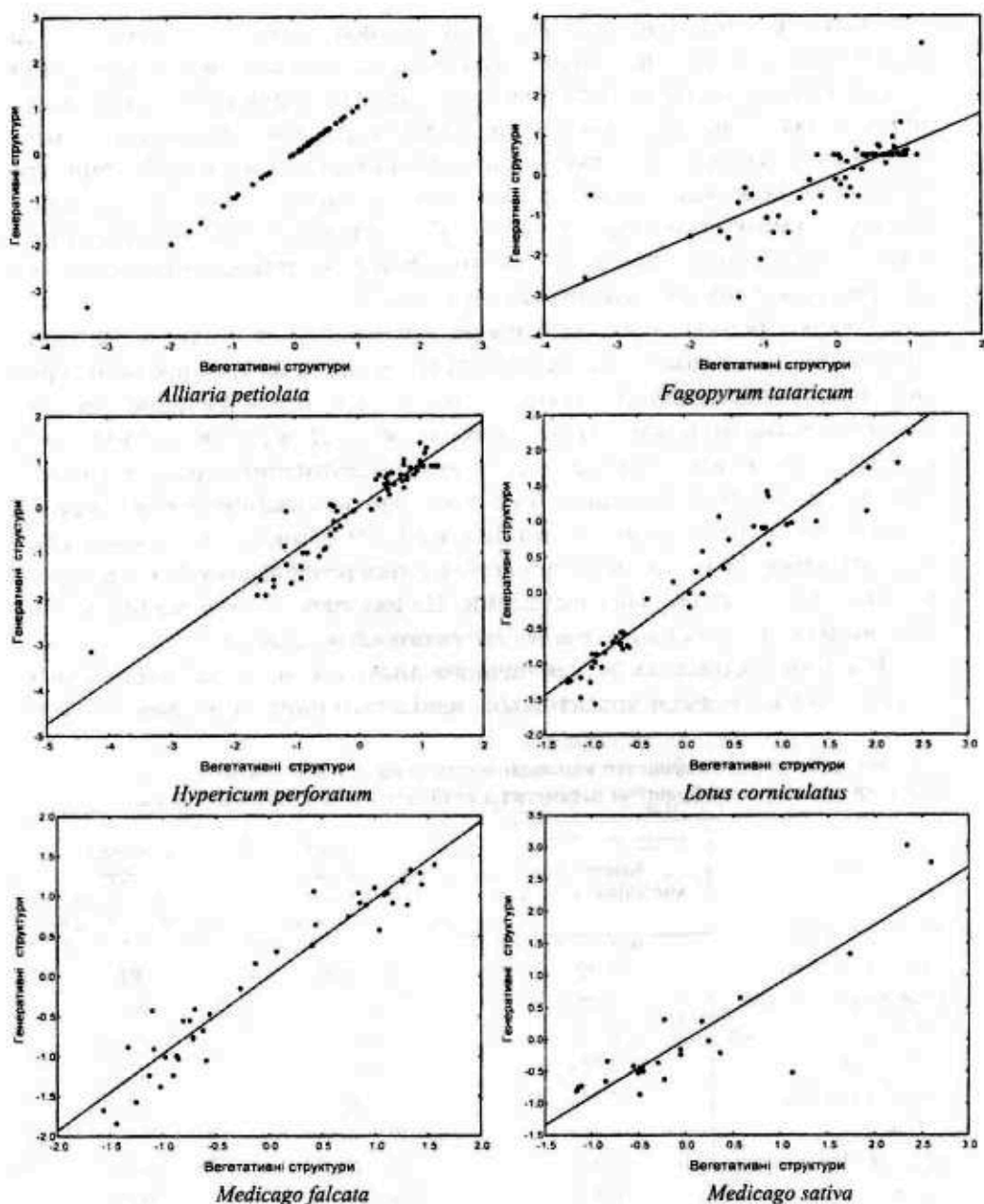
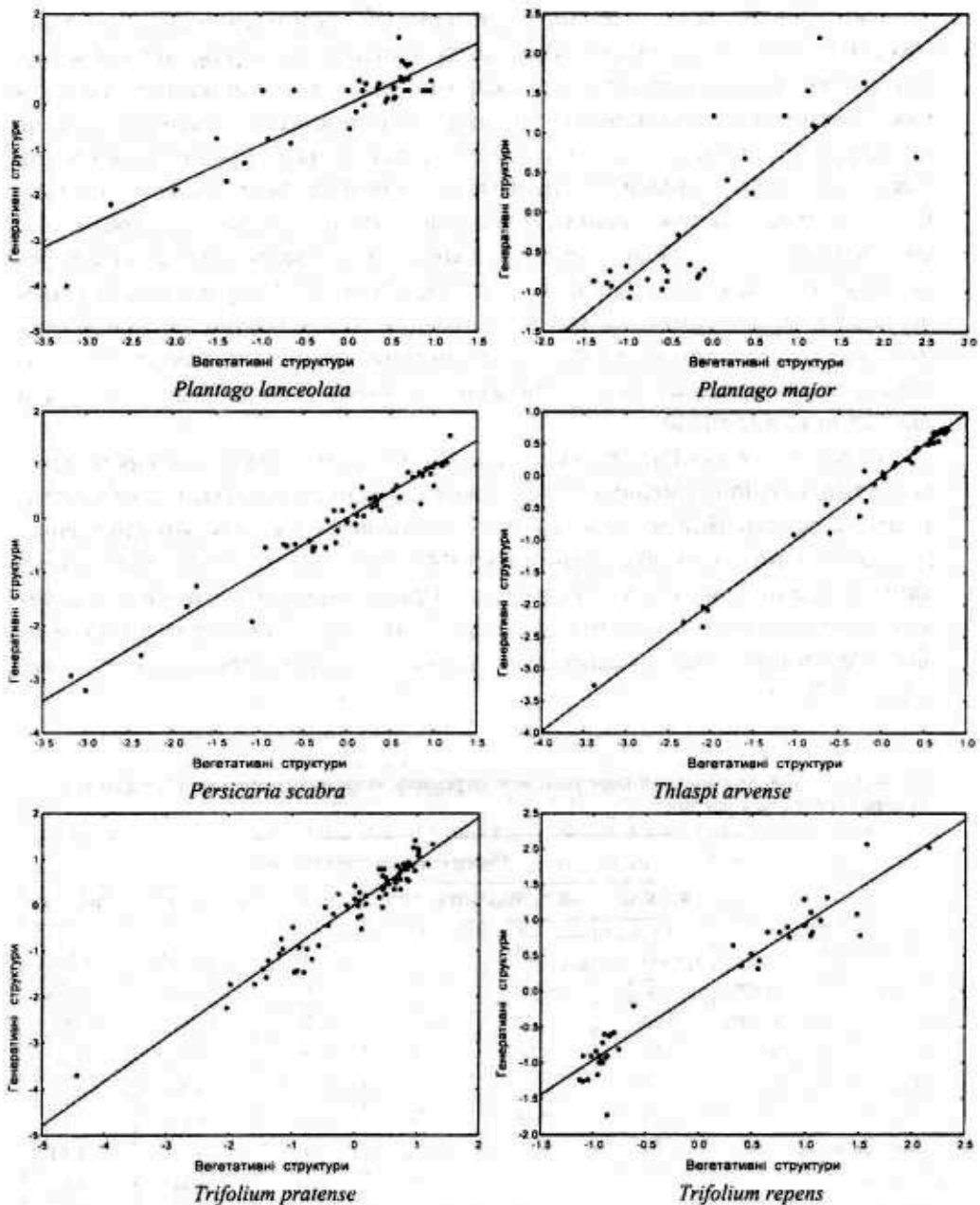


Рис. 1. Еліпси розсіювання для вегетативних та генеративних структур 12-ти видів трав
 Fig. 1. The ellipse of dispersion for the vegetative and reproductive structures of the 12 herb species

якийсь список може включати лише одну змінну. На основі цієї техніки обчислено коефіцієнти канонічної кореляції між масою надземної частини особин рослин, що в літературі з популяційної біології звичайно розуміють як «розмір особини», і групою морфопараметрів, котрі характеризують ге-



Прожовження рис. 1

неративну сферу рослин. З'ясувалося, що в цьому разі коефіцієнти канонічної кореляції усіх 12-ти видів рослин були нижчими за абсолютною величиною, хоча й залишалися статистично достовірними на рівні понад 99,9 %. Так, середнє значення для коефіцієнтів канонічної кореляції, наведених у табл. 2,

становить 0,959, а для канонічної кореляції «загальна маса / маса генеративних структур» — тільки 0,893. Можна дійти висновку, що кореляції між групою ознак структури рослин є стійкішими, ніж однієї ознаки із групою ознак. Взаємозумовленість вегетативних і генеративних структур рослин, що оцінюється в цілому, — висока, тоді як через природну мінливість кожної морфоструктурної ознаки та їхнього різного реагування на еколого-фітоценотичні стреси система парних кореляцій виявляється дуже рухливою. Наочним прикладом є *Plantago major*, у якого число коробочок і кількість насінин у них залежать від вікового стану особини [7]. Тому й у нашому дослідженні кореляція цих показників із загальною масою рослин виявилася дуже низькою (відповідно, 0,18 і 0,24) і статистично недостовірною, тоді як загальна взаємозумовленість вегетативних і генеративних органів висока й статистично достовірна.

Результати канонічного аналізу дають змогу краще зрозуміти окремі парні кореляції як осібні прояви загальної скорельованості вегетативних і генеративних структур. Для досліджуваної групи рослин за підсумками канонічного аналізу одночасно обчислено більше 4,5 тис. парних коефіцієнтів кореляції, що дало змогу проаналізувати співвідношення у взаємозв'язках окремих вегетативних і генеративних ознак. Деякі парні коефіцієнти кореляції для біологічно найважливіших вегетативних і генеративних структур наведено в табл. 3.

Таблиця 3. Парні коефіцієнти кореляції між окремими морфопараметрами вегетативної і генеративної сфер рослин

Вид	Парні коефіцієнти кореляції					
	W / WG	WV / WG	WL / WG	W / NG	W/RE	WV/RE
<i>Alliaria petiolata</i>	0,51	0,41	0,35	0,87	-0,01*	0,15*
<i>Fagopyrum tataricum</i>	0,12 *	-0,98	0,11*	0,62	0,11*	-0,98
<i>Hypericum perforatum</i>	0,85	0,70	0,38	0,83	0,00*	0,00*
<i>Lotus corniculatus</i>	0,68	0,64	0,70	0,88	-0,53	-0,57
<i>Medicago falcata</i>	0,45	0,64	0,49	-0,07 *	-0,88	-0,57
<i>M. sativa</i>	0,74	0,68	0,70	0,80	0,43	0,37
<i>Plantago lanceolata</i>	0,51	0,47	0,24	0,49	-0,49	-0,51
<i>P. major</i>	0,56	-0,21	0,57	0,46	-0,04*	-0,60
<i>Persicaria scabra</i>	0,84	0,83	0,84	0,93	-0,24	-0,24
<i>Thlaspi arvense</i>	0,84	0,58	0,37	0,98	-0,59	-0,56
<i>Trifolium pratense</i>	0,82	0,78	0,82	0,46	-0,54	-0,55
<i>T. repens</i>	0,94	0,54	0,62	—	-0,67	-0,76

Примітки. W — загальна надземна фітомаса рослин, WV — маса вегетативних структур, WL — маса листків, WG — маса генеративних структур, NG — кількість генеративних структур, RE — репродуктивне зусилля. Зірочкою (*) позначено парні коефіцієнти кореляції із статистичною достовірністю не менше 95 %.

Аналізуючи такі дані, слід враховувати, що морфометричні ознаки відрізняються за своєю природою. Одні з них мають комплексний характер, інші — простий. Так, наприклад, надземна фітомаса рослини — комплексна ознака, що складається з маси листків, стебел і генеративних структур, а маса листків є простою ознакою. Ця обставина часто ігнорується в літературі, хоча обчислення парного коефіцієнта кореляції між двома простими ознаками дає однозначний результат, а парний коефіцієнт кореляції між комплексною і простою ознаками слід інтерпретувати як кореляцію цілого з його часткою, що з біологічного погляду має інший зміст, ніж кореляції двох незалежних частин. У межах дослідженої групи рослин (табл. 3) середні значення коефіцієнтів кореляції W/WG , WV/WG та WL/WG дорівнюють, відповідно, 0,66, 0,62 і 0,52, тобто кореляція комплексної ознаки як цілого (W) з його часткою (WG) найбільша, двох комплексних ознак (WV і WG) між собою нижча, а комплексної ознаки з простою — ще менша. У конкретних видів рослин ця закономірність простежується тією чи іншою мірою залежно від їх життєвої форми. У *Alliaria petiolata* вона формує ряд 0,51 — 0,41 — 0,35. Можна висловити загальну гіпотезу, що комплексні структурні ознаки як відображення біологічної інтеграції рослин переважно більшою мірою скорельовані між собою, ніж окремі елементи структури рослин, кореляції між якими часто мають індивідуальний і лише зрідка — випадковий характер.

У геоботанічній літературі велика увага приділялася і приділяється аналізу ролі розміру рослин у їхньому переході до цвітіння і плодоношення. В нашому дослідженні, як видно з табл. 3, всі парні коефіцієнти кореляції загальної маси особин з масою та числом генеративних структур позитивні і змінюються від 0,45 до 0,98 (за винятком двох випадків статистично недостовірної кореляції), що цілком узгоджується з результатами канонічного аналізу і концепцією інтегрального та послідовного використання ресурсів на формування вегетативних і генеративних органів.

Для аналізу стратегії видів рослин важливе значення має оцінка алокації речовин в органи репродукції. У деяких видів між масою особин і величиною репродуктивного зусилля відсутня статистично достовірна кореляція [23,31].

Кореляція загальної маси особин і маси вегетативних структур з репродуктивним зусиллям 4-х видів виявилася статистично недостовірною, а в інших, як правило, є негативною (від $-0,24$ до $-0,98$). Це означає, що чим більша рослина, тим менша частка ресурсів вкладається в генеративні структури. Близький результат ми отримали для 12-ти досліджених видів (рис. 2). Біологічно це інтерпретується легко: репродуктивне зусилля є базовою характеристикою виду, визначаючи його місце в загальному континуумі r - K -стратегії, і тому генетично захищене. Власне кажучи, в абсолютному значенні алокація речовин у генеративні структури досліджуваних видів рослин залишається майже однаковою у дрібних і великих особин, що й створює від'ємність парних коефіцієнтів кореляції. Цікаво, що винятком з цієї за-

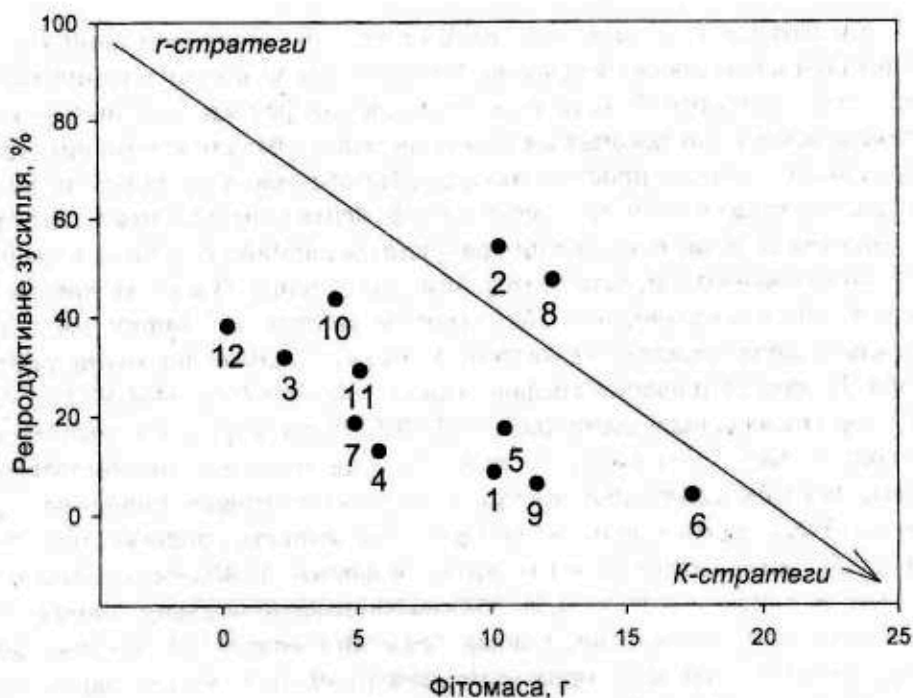


Рис. 2. Залежність величини репродуктивного зусилля від загальної фітомаси у 12 видів трав
 Fig. 2. Dependence of the reproductive effort size from the general phytomass of the 12 herb species

гальної закономірності є культурна рослина *Medicago sativa*, генотип якої змінений у ході тривалої селекційної роботи.

У зв'язку з цим аналіз канонічних кореляцій виявляється корисним для порівняльної оцінки рослин різних життєвих форм і стратегій, тоді як обчислення окремих парних коефіцієнтів кореляції — для розгляду реагування популяцій рослин на зміни умов середовища.

У літературі описано чимало суперечливих фактів щодо зумовленості розміром особин рослин їхнього переходу до цвітіння та плодоношення. У деяких дослідженнях така залежність встановлювалася [20, 33, 34 та ін.], в інших — ні [28, 29, 36,]. Склалася думка, що у деяких рослин певний нижній граничний критичний розмір обмежує цвітіння, а в інших рослин цвітіння відбувається за будь-якого розміру. У нашому дослідженні мінімальний розмір особин аналізованих видів трав у генеративному стані становив (у відсотках від середньої маси): *Alliaria petiolata* — 9,1, *Fagopyrum tataricum* — 0,7, *Hypericum perforatum* — 0,2, *Lotus corniculatus* — 18,9, *Medicago falcata* — 20,0, *M. sativa* — 14,7, *Plantago lanceolata* — 19,2, *P. major* — 22,5, *Persicaria scabra* — 0,9, *Thlaspi arvense* — 3,8, *Trifolium pratense* — 9,8, *T. repens* — 15,0, але це не дає прямої відповіді щодо наявності у них критичного порогу розміру. Для цього необхідні додаткові вегетаційні дослідження. А неузгодженість фізіолого-біохімічних і популяційно-біологічних досліджень не дає змоги встановити механізм, на якому ґрунтується різна залежність можливостей репродукції від розміру

особин. Але є підстави припустити, що цей механізм пов'язаний з нагромадженням фітохромів, необхідних для сприйняття фотоперіоду. Фітохром міститься в рослинах у двох формах — РІ й РІІ, проте тільки друга забезпечує перехід рослини до генеративного стану. Перетворення фітохрому РІ у РІІ можливе тільки за певного співвідношення тривалості дня і ночі й базується на вже синтезованому фітохромі РІ [35]. Цілком логічно припустити, що для нагромадження достатньої кількості фітохрому РІ необхідний деякий критичний розмір рослини. Підставою для такого твердження є результати досліджень П. Клінкхамера зі співавторами [24], згідно з якими сприйняття фотоперіоду *Cirsium vulgare* чітко залежало від розмірів особин: дрібні рослини фотоперіоду не сприймали і не зацвітали. А оскільки є не тільки довго- і короткоденні рослини, а й нейтральні стосовно фотоперіоду, це пояснює, чому в окремих рослин перехід до цвітіння залежить від розміру особини, а в інших — ні.

У вивченні кореляцій чимало нерозв'язаних проблем. Так, існує багато даних, котрі засвідчують підвищення у рослин мінливості більшості ознак у стресових умовах і це підвищення ознакоспецифічне, тобто змінюється в різних ознак [8, 12, 13]. З суто математичної точки зору це має призвести до зниження коефіцієнта кореляції між такими ознаками, тобто вказати на загальну дезінтеграцію організму. Це підтверджується у багатьох випадках, під впливом стресів кореляційні зв'язки послаблюються [4, 6]. Проте, за певними даними, така закономірність не є універсальною і в деяких рослин відзначається посилення корелятивних зв'язків у стресових умовах [11 та ін.]. Ця проблема потребує подальших досліджень.

Висновки

1. Методом канонічного аналізу встановлено, що коефіцієнти канонічної кореляції між вегетативними і генеративними структурами вивчених видів рослин завжди позитивні і змінюються від 0,906 до 0,999, що вказує на пропорційність їх розвитку та інтегральний характер витрати рослинами матеріальних й енергетичних ресурсів.

2. У значення коефіцієнтів канонічної кореляції найбільшим був внесок: у вегетативній сфері рослин — надземної фітомаси вегетативних структур і листової поверхні, у генеративній — фітомаси генеративних структур і величини репродуктивної алокації RE.

3. Коефіцієнти канонічної кореляції стійкіші, ніж парні коефіцієнти кореляції. Взаємозумовленість комплексних морфологічних параметрів більша, ніж простих.

4. Метод канонічного аналізу з обчисленням коефіцієнтів канонічних кореляцій і канонічних ваг виявився ефективним та інформативним інструментом для аналізу формування вегетативних і генеративних структур рослин.

5. Репродуктивне зусилля в особин різного розміру генетично захищене та змінюється меншою мірою, ніж розміри рослин, що зумовлює негативні

значення парних коефіцієнтів кореляції між морфопараметрами вегетативної сфери рослин і репродуктивним зусиллям.

6. Сформульована гіпотеза, що пояснює механізм залежності переходу окремих видів рослин до цвітіння і плодоношення від критичного граничного розміру їхніх особин, відповідно до якої в рослин, чутливих до фотоперіоду, такий перехід залежить від метаболізму фітохромів PI і PII.

1. Жиляев Г.Г. Насіннева продуктивність як ознака життєздатності популяцій трав'яних рослин Карпат // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 6. — С. 705—712.
2. Жиляев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. — Львов, 2005. — 304 с.
3. Жиляев Г.Г. Алокація біомаси як критерій життєвості особин у популяціях трав'яних багаторічників Карпат // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 1. — С. 15—21.
4. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. — 146 с.
5. Злобин Ю.А. Репродуктивное усилие // Эмбриология цветковых растений. Т. 3. Системы репродукции. — С.-Пб., 2000. — С. 247—251.
6. Зыбенко О.В. Варьирование корреляционных связей признаков побега в природных популяциях двух видов рода *Veronica* L. // Акт. пробл. дослідження та збереження фіторізном. — К., 2005. — С. 51—52.
7. Ившин Н.В. Изменчивость числа семязачатков в коробочках в экологически различных популяциях *Plantago major* L. // Экология. — 1998. — № 6. — С. 435—440.
8. Котов С.Ф., Репецкая А.И., Жалдак С.Н. Количественный анализ некоторых диагностических признаков *Salicornia perennans* Willd. // Й.К. Пачоський та сучасна ботаніка. — Херсон: Айлант, 2004. — С. 114—120.
9. Мурын А.М., Рате Л.Я. Динамика корреляции морфологических параметров растений // Моделир. и прогнозир. в экологии. — Рига, 1980. — С. 154—178.
10. Осетров В.Д. Про кореляційну структуру ознак *Polygonum scabrum* Moench. // Укр. ботан. журн. — 1969. — 26, № 6. — С. 55—57.
11. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. — С.-Пб.: Изд-во С.-Пб. ун-та, 2002. — 308 с.
12. Суле М. Аллометрическая изменчивость — теория и практика // Журн. общ. биол. — 1984. — 45, № 1. — С. 16—26.
13. Удовенко Г.В. Эволюционное значение внутривидовой вариативности признака устойчивости в формировании стресс-устойчивых форм растений // Сб. тез. I Всесоюз. конф. по пробл. эволюции. — М., 1985. — С. 59—60.
14. Abrahamson W.G. Patterns of resources allocation in wildflower populations of fields and woods // Amer. J. Bot. — 1979. — 66, № 1. — P. 71—79.
15. Charlesworth D., Morgan M. Allocation of resources to sex functions in flowering plants // Phil. Trans. Roy. Soc. L. — 1991. — 322, № 1262. — P. 91—102.
16. Diaz S., Cabodo M. Plant functional types and ecosystem function in vegetation to global change // J. Veget. Sci. — 1997. — 8, № 4. — P. 463—474.
17. Dostál R. On integration in plants. — Massachusetts: Harvard Univ. Press, 1967. — 218 p.
18. Eliás P. Is the seed weight determined by plant size in *Verbascum speciosum*? // Preslia. — 1988. — 60, № 1. — P. 89—92.
19. Galen C., Weger H.G. Reevaluating the significance of correlations between seed number and size: evidence from a natural population of the lily, *Clintonia borealis* // Amer. J. Bot. — 1986. — 73, № 3. — P. 346—352.
20. Hartnett D.C. Size-dependent allocation to seed and vegetative reproduction in four herbaceous perennial composites // Amer. J. Bot. — 1989. — 76, № 6. — P. 105.
21. Hunt R. Plant growth analysis. — L.: E. Arnold Ltd., 1978. — 67 p.

22. *Hotelling H.* Relations between two sets of variates // *Biometrika*. — 1936. — 28. — P. 321—377.
23. *Jong de T., Klinkhamer P.G., Nell Y.W., Troelstra S.R.* Growth and nutrient accumulation of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* under nutrient-rich conditions // *Oikos*. — 1987. — 48, № 1. — P. 62—72.
24. *Klinkhamer P.G., Jong de T., Meelis E.* Delay of flowering in the biennial *Cirsium vulgare*: size effects and devernialization // *Oikos*. — 1987. — 49, № 3. — P. 303—308.
25. *Klinkhamer P.G., Jong de T., Meelis E.* How to test for proportionality in the reproductive effort of plants // *Amer. Natur.* — 1990. — 135, № 2. — P. 291—300.
26. *Kvĕt J., Ondak J.P., Nečas J., Jarvis P.G.* Methods of growth analysis // *Plant photosynthetic production*. — The Hague, 1971. — P. 343—391.
27. *Maresguelle H.J.* Architectonische Morphologie der Höheren Pflanzen als Ausdruck eines Korrelationsnetzes // *Ber. Deutsch. Bot. Gesselsch.* — 1977. — 90, № 1-2. — S. 309—329.
28. *Prati D.* Trade-off between vegetative and sexual reproduction in the clonal plant *Ranunculus reptans* // 6th Congr. Eur. Soc. Evol. Biol. — Heteren: Vageningen, 1997.
29. *Primack R.B., Rittenhouse A.R., August P.V.* Components of reproductive effort and yield in goldenrods // *Amer. J. Bot.* — 1981. — 68, № 6. — P. 855—858.
30. *Ridder N., Seligman N.G., Keulen H.* Analysis of environmental and species effects on the magnitude of biomass investment in reproductive effort of annual pasture plants // *Oekologia*. — 1981. — 49, № 2. — P. 263—271.
31. *Samson D.A., Werk R.S.* Size-dependence effects in the analysis of reproductive effort in plants // *Amer. Natural.* — 1986. — 127, № 5. — P. 667—680.
32. *Schlichting C.D.* Phenotypic plasticity in Phlox. II. Plasticity of character correlation // *Oekologia*. — 1989. — 79, № 3. — P. 496—501.
33. *Thomas S.C., Weiner J.* Growth, death, and size distribution change in an *Impatiens pallida* population // *J. Ecol.* — 1989. — 77, № 2. — P. 524—536.
34. *Weaver S.E., Cavers P.B.* Reproductive effort of two perennial weed species in different habitats // *J. Appl. Ecol.* — 1980. — 17, № 2. — P. 505—513.
35. *Tretyn A.* Hormonalna i środowiskowa regulacja wzrostu i rozwoju roślin // *Fizjologia plonowania roślin*. — Olsztyn: Wydaw. Uniwer. Warmińsko-Mazurskiego, 2002. — P. 355—401.
36. *Wilken D.H.* Vegetative and floral relationships among western North America populations of *Collomia linearis* Nut. // *Amer. J. Bot.* — 1978. — 65, № 8. — P. 896—901.

Рекомендує до друку
Ю.Р. Шеляг-Сосонко

Надійшла 19.06.2006

Ю.А. Злобин, К.С. Кирильчук, Е.М. Тихонова, Т.И. Мельник

Сумский национальный аграрный университет

ВЗАИМОУСЛОВЛЕННОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ ВЕГЕТАТИВНОЙ И ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕР РАСТЕНИЙ: МЕТОД КАНОНИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯЦИЙ

У 12 видов однолетних и многолетних травянистых растений в условиях Лесостепи Украины выявлена индивидуальность морфологической структуры, проявляющаяся в специфичности значений основных количественных морфологических параметров: размера надземной фитомассы, олиственности и развитости генеративных органов. Методом канонического анализа установлено, что коэффициенты канонической корреляции между вегетативными и генеративными структурами изученных видов растений всегда положительны и изменяются с амплитудой 0,792 — 0,999, что свидетельствует о пропорциональности развития этих структур и интегральном характере расходования растениями материальных и энергетических ресурсов. Наиболее значимыми для коэффициентов канони-

ческой корреляции в вегетативной сфере растений являются размер надземной фитомассы и листовой поверхности, а в генеративной — фитомасса генеративных структур и величина репродуктивной аллокации RE. Метод канонического анализа с вычислением коэффициентов канонических корреляций и канонических весов оказался эффективным и информативным инструментом для анализа формирования и статуса вегетативных и генеративных структур растений. Репродуктивное усилие у особей разного размера генетически защищено и меняется меньше, чем сами размеры растений, что обуславливает отрицательные значения парных коэффициентов корреляции между морфопараметрами вегетативной сферы растений и репродуктивным усилием. Обоснована гипотеза восприятия фотопериода чувствительных к нему растений в зависимости от достижения ими необходимого порогового размера, которая объясняет многочисленные и противоречивые факты перехода растений к репродукции при разной величине их фитомассы.

К л ю ч е в ы е с л о в а: вегетативные и генеративные органы растений, морфологическая целостность, коэффициент канонической корреляции, критический размер особей

Yu. A. Zlobin, K.S. Kirilchuk, O.M. Tikhonova, T.I. Melnik

The Sumy National Agrarian University

INTERCONDITIONALITY OF FORMING VEGETATIVE AND GENERATIVE SPHERE OF PLANTS: A METHOD OF CANONICAL CORRELATIONS

In development of these structures and integrated character of an expenditure by plants material and power resources. The In 12 species of annual and perennial herb plants at forest-steppe conditions of Ukraine the individuality of morphological structure shown in specificity of meanings of the basic quantitative morphological parameters is revealed: the size overground phytomass, leaf surface, and weight and number generative organs. By a method of the canonical analysis established, that the factors of initial correlation between vegetative and generative structures of the investigated species of plants always positive and lay in amplitude from 0,792 up to 0,999, that specifies proportionality greatest contribution to importance of canonical correlation brought in vegetative sphere of plants — the overground phytomass size and leaf surface, and in generative sphere — the phytomass of generative structures and size of reproductive allocation. The method of the initial analysis with calculation of canonical correlations and canonical weights has appeared the effective and informed tool for the analysis of forming and status vegetative and generative structures of plants. The reproductive effort at individuals of the different size is generically protected and varies less, than the sizes of plants, that conducts to negative meanings of pair correlation coefficients between morphoparametrns of vegetative sphere of plants and reproductive effort. The hypothesis of perception photoperiod of plants, sensitive to it, is proved depending on achievement by them of the necessary threshold size, which explains the numerous and inconsistent facts of the control of reproduction by the sizes individuals.

K e y w o r d s: vegetative and generative structures, morphological integrity, canonical correlation factor, critical size