

Ю.А. ЗЛОБІН, К.С. КИРИЛЬЧУК,
О.М. ТИХОНОВА

Сумський національний аграрний університет
вул. Кірова, 160, м. Суми, 40021, Україна
zlobin@sau.sumy.ua

ФОРМОУТВОРЕННЯ У ТРАВ'ЯНИХ РОСЛИН: АЛОМЕТРІЯ І АЛОКАЦІЯ

*К л ю ч о в і с л о в а: алометрія, алокація, лучні трави,
бур'яни, формоутворення, вартість репродукції*

Вступ

Загальний розмір рослини і співвідношення величин її структурних частин — важливі властивості живого організму, які вивчає особлива наука — алометрія. Теорію алометрії у 1936 р. заснували англійський учений Д. Гекслі і французький зоолог Ж. Тейсьє. Алометрію активно розвивають як зоологи, так і ботаніки [6, 7, 23, 31]. Алометричні дослідження дають змогу відстежувати зміни пропорцій у формуванні структурних частин організмів у ході їх еволюції, онтогенезу або під впливом стресових чинників. Головним результатом досліджень у галузі алометрії є доказ того, що алокація речовин у різні органи рослин, як і ріст рослин, — нерівномірні процеси і підкоряються досить складним закономірностям.

Нині основними напрямками досліджень в алометрії є: а) онтогенетичний [30, 33], б) еволюційний [21, 24], в) екологічний [14] та г) популяційно-фітоценотичний [5, 37]. У першому випадку алометричні зв'язки аналізуються у масштабі онтогенетичного часу, у другому — еволюційного процесу, а в третьому і четвертому — досліджують зміни алометричних зв'язків в організмі в умовах внутрішньовидової і міжвидової конкуренції, а також дії на них простих або комплексних екологічних і ценотичних чинників.

Алометричні характеристики не лише дають змогу виявити базові закономірності формоутворення у рослин і траєкторії алокації ресурсів, вони корисні і для розробки прогностичних моделей, коли за розміром одного органа оцінюється розмір іншого. Найбільш опрацьована і ширше застосовується на практиці алометрія деревних форм, де її використовують для неруйнівної оцінки запасів деревини, аналізу структуроутворення і розміру обнасінення [10, 26, 34].

Праць, присвячених вивченню дії екологічних і ценотичних чинників на алометричні взаємозв'язки у рослин, небагато [14, 37]. Мало відомостей щодо реальних алометричних зв'язків між різними органами рослин, стійкості коефіцієнтів алометрії і амплітуд їх варіювання. У теорії алометрії поки що питань більше, ніж відповідей.

© Ю.А. ЗЛОБІН, К.С. КИРИЛЬЧУК, О.М. ТИХОНОВА, 2008

Метою нашої роботи є аналіз двовимірної і багатовимірної алометрії рослин, її придатності для встановлення закономірностей росту і формоутворення трав'яних рослин, які перебувають у різних еколого-ценотичних умовах.

Теоретичні основи

В онтогенезі формується рослина та її структурні частини. Рісткові процеси описуються так званими кривими росту [3]. Вони можуть будуватись як для організму в цілому, так і для його окремих частин. Ріст цілісної рослини і розвиток її органів нерівномірні, і виявити ці нерівномірності безпосередньо через криві росту нелегко. Тому нерівномірність росту рослини та її органів прийнято оцінювати за їхнім розміром на певному етапі онтогенезу.

Розмір — одне з базових понять алометрії, яке охоплює чотири основні складові: 1 — загальну фітомасу рослини (г, кг); 2 — площу листової поверхні та інших фотосинтезуючих частин (cm^2 , m^2); 3 — висоту рослини і довжину окремих пагонів (см, м); 4 — кількість окремих частин (пагонів, квіток або плодів, шт.). До цих параметрів, залежно від життєвої форми рослини, додається ряд інших (розгалуженість, куцистість і т.п.) і загальне число кількісних показників досягає 25—35. Вони наводяться у низці спеціальних праць [1, 16, 17]. У тварин найважливіші алометричні зв'язки полягають у співвідношенні об'єму і поверхні тіла [13], а у рослин — у співвідношенні загальної фітомаси або фітомаси структурних частин організму і розміру асимілюючої листової поверхні.

Усі форми прояву алометрії ґрунтуються на одному механізмі — доступності ресурсів для росту і можливості їх транспорту в ту чи ту частину рослини. Головним напрямом алокації є послідовне забезпечення матеріально-енергетичними ресурсами спочатку вегетативних, а потім — репродуктивних структур [2], внаслідок чого розподіл ресурсів у часі є асиметричним. Топологічні відносини також нерівномірні, ще складніші і менш вивчені. Алокація речовин в окремі структурні частини рослин зумовлена багатьма факторами, починаючи від їх життєвої форми до умов росту, і ключем до її розуміння слугує аналіз алометрії.

Формування двох структурних частин рослин x і y у часі виражається як dx/dt і dy/dt , а їх співвідношення — рівнянням:

$$\frac{dy/dt}{y} = \alpha \frac{dx/dt}{x},$$

де α — коефіцієнт пропорційності, що вирівнює різницю у швидкості формування органів x і y .

Послідовно виключаючи із диференціального рівняння dt та інтегруючи його, виводять основне рівняння алометрії:

$$y = bx^\alpha,$$

де x і y — кількісні оцінки величини організму та/або його окремих структурних частин, α — коефіцієнт алометрії. Коефіцієнт b неодноразово намагалися

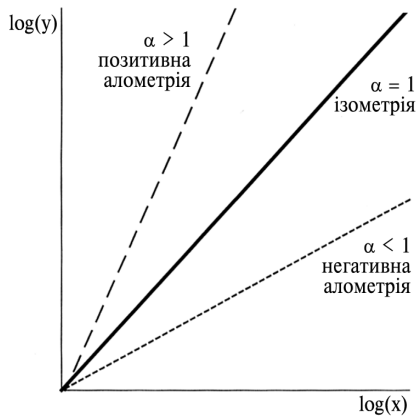


Рис. 1. Графічне зображення основних типів алометричних співвідношень
 Fig 1. Graphic image of basic types of allometric correlations

біологічно інтерпретувати, але поки що не вдалося його однозначно пояснити. Доводиться розглядати його як експериментальну константу, яка переважно залежить від розміру аналізованих структур рослини.

Змістовна інтерпретація здійснюється щодо коефіцієнта алометрії. В разі $\alpha = 1$ відносини оцінюються як ізометричні, якщо $\alpha > 1$ існує позитивна, $\alpha < 1$ — негативна алометрия (рис. 1).

У разі ізометрії наведене рівняння зводиться до вигляду $y = bx$. Уявлення про ізометрію може дати послідовне збільшення початкового негативу у фотографії: видимі розміри кожної частини об'єкта збільшуватимуться, але співвідношення між ними буде постійним, тобто ці частини є ізометричними. За позитивної алометрії одна структура формується швидше, ніж пов'язана з нею інша, а за негативної — повільніше.

Для спрощення розрахунків і кращої геометричної інтерпретації основне рівняння алометрії використовують у логарифмічній формі:

$$\text{Lg}_{10} y = \alpha \text{Lg}_{10} x + \text{Lg}_{10} b.$$

Таке перетворення має подвійний сенс: по-перше, воно зручне для складання таблиць і графіків (вони прямолінійні), що використовуються для прогнозування значень y за величиною x , а по-друге, при цьому прямо визначається величина коефіцієнта алометрії α . Ефективність логарифмічного перетворення ілюструє рис. 2.

Деякі дослідники винайшли, що коефіцієнт алометрії є кратним 4 [24—26, 28, 29, 38]. Так, справді, коефіцієнт алометрії для загальної маси дерева і його поверхні близький до 3/4, швидкості росту і висоти — 1/4 тощо. Однак вважати ці факти за універсальний закон сьогодні навряд чи можна, оскільки є дані, які суперечать такому спрощеному уявленню про формування живих організмів. Багатьма авторами показано, що коефіцієнт алометрії в ряду видів деревних порід для діаметра стовбура на висоті 1,5 м і його фітомаси дорівнює

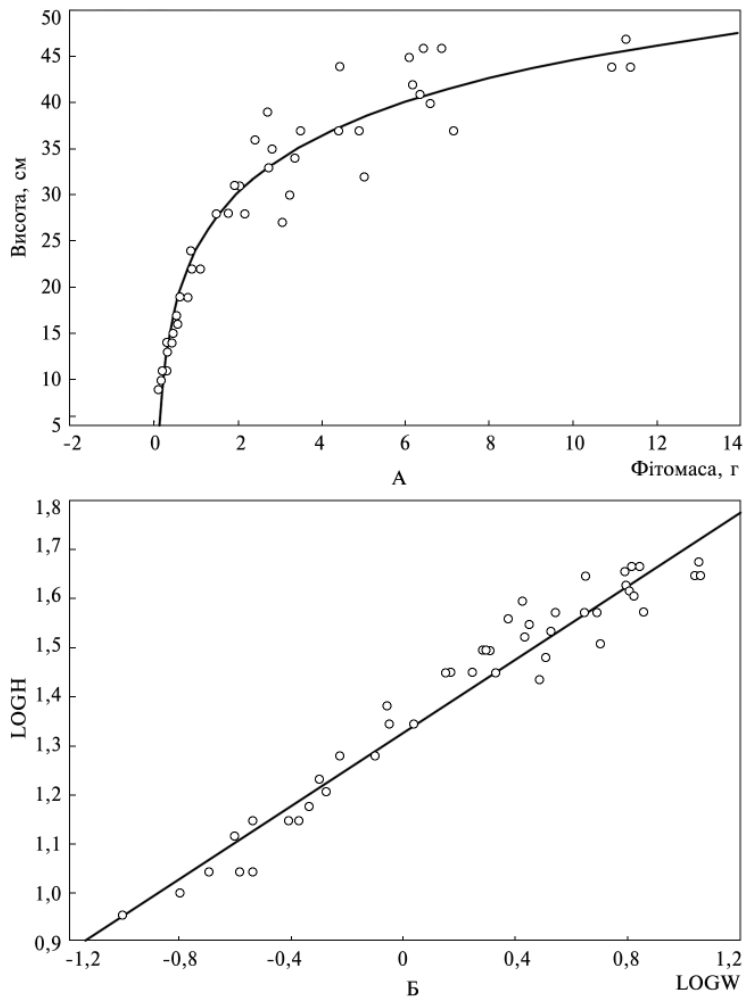


Рис. 2. Залежність висоти рослин *Persicaria scabra* від величини надземної фітомаси. А — вихідні дані, Б — логарифмічне перетворення

Fig 2. Dependence of height of plants of *Persicaria scabra* on the size of above-ground fitomass. A — basic data, Б — logarithmic transformation

2,39, діаметра стовбура і фітомаси гілок — 2,55, діаметра стовбура і загальної надземної фітомаси — 2,38. У модринах коефіцієнт алометрії для діаметра стовбура і висоти дерева дорівнює 0,53 і 0,47, тобто змінюється залежно від умов росту [4]. У цій сфері конче потрібні додаткові дослідження, передусім — накопичення фактичних даних.

Традиційна алометрія розвивається переважно як двовимірна, тобто досліджується зв'язок двох ростових параметрів. Але можливий й інший підхід: аналіз формування певної структурної частини рослини, обумовленої двома, трьома або більшим числом інших структур. Це дає право розділити теорію алометрії на дві основні форми — двовимірну і багатовимірну алометрію. На доцільності

доповнення традиційної двовимірної алометрії багатовимірними оцінками на полягах Шиплі [32]. Багатовимірній алометрії відповідає рівняння

$$\lg_{10}y = \alpha_1 \lg_{10}x_1 + \alpha_2 \lg_{10}x_2 + \dots + \alpha_n \lg_{10}x_n + \lg_{10}b.$$

Коефіцієнти $\alpha_1 - \alpha_n$ можна обчислити за методикою Джолікера [18] з використанням аналізу головних компонент. При цьому головна вісь простору головних компонент розглядається як певна узагальнююча оцінка розміру кожної особини, стосовно якої індивідуальні коефіцієнти алометрії обчислюються шляхом розподілу навантаження для даного параметра на середнє навантаження для всіх аналізованих морфопараметрів.

У випадках двовимірної і багатовимірної алометрії результуючий параметр має найтісніше пов'язуватися з тим, який прямо враховується та є інваріантним стосовно інших параметрів. Тому алгоритми обчислення коефіцієнтів алометрії виявляються дуже важливими, оскільки від їхньої ефективності залежить виділення справді вагомих і статистично достовірних алометричних зв'язків й вилучення з розгляду інваріантних змінних.

Об'єкти і методика досліджень

Повний морфометричний аналіз усіх обраних об'єктів проведено за загальноприйнятою методикою [1, 16]. Для кожного об'єкта у віковому стані g_2 враховували 14—26 морфометричних ознак. Обсяг вибірок становив 12—46 особин. Алометричному аналізу піддано шість основних параметрів: W — надземна фітомаса особини, г; A — площа листової поверхні, cm^2 ; H — висота, см; B — число бічних пагонів (у злаків — загальна кущистість), шт.; WG — маса репродуктивних структур, г; NG — число репродуктивних структур (квіток і плодів), шт. У даній роботі аналізували алометрію трьох основних параметрів: W — WG , W — A і A — WG .

На основі морфометричного аналізу для кожної вибірки між аналізованими параметрами обчислювали парний коефіцієнт кореляції r , коефіцієнт алометрії α (після логарифмічного перетворення параметрів і знаходження парної лінійної регресії) і особливий стандартизований параметр β , який на підставі техніки регресійного аналізу оцінює (у частках одиниці) внесок даного параметра в загальну модель простої чи множинної регресії. Перевіряли статистичну достовірність одержаних результатів на рівні $p < 0,05$.

Об'єктами дослідження були вісім видів трав'яних рослин: три види лучних дикорослих бобових трав (*Lotus corniculatus* L., *Medicago falcata* L. aggr., *Trifolium pratense* L.) за градієнтом пасовищної дигресії від контрольної ділянки (без випасання) за ступенями дигресії ПД1, ПД2, ПД3 і ПД4 (вигін) та п'ять видів бур'янів (*Chenopodium album* L., *Persicaria scabra* (Moench) Moldenke, *Fallopia convolvulus* L. A. Löve, *Setaria viridis* (L.) P. Beauv. і *Stachys annua* (L.) L.) у посівах різних культур (яра і озима пшениця, жито, ячмінь, кукурудза, горох, гречка). Така розбіжність варіантів дозволила оцінити: а) як впливає на алометрію в одного і того самого виду рослин зміна загального еколого-цено-

тичного середовища; б) як один стресовий фактор впливає на алометрію різних видів рослин.

Обчислення проведені з використанням комп'ютерної техніки, багатовимірну алометрію оцінювали за допомогою пакета PAST 1.6, який люб'язно надав проф. Øyvind Hammer (Норвегія) [15].

Результати досліджень та їх обговорення

Для взаємозв'язків $W - A$, $W - WG$ і $A - WG$ отримано 126 коефіцієнтів алометрії, значення яких змінюються у досить значних межах — від 0,046 до 2,327, тобто у восьми видів трав'яних рослин залежно від умов екоотопів відзначені негативна і позитивна алометрія та ізометрія. Цей факт підтверджує високу індивідуальність і пластичність процесів алокації і формоутворення у рослин.

На користь широкого варіювання коефіцієнта алометрії як показника змін у напрямках алокації речовин, свідчать і спостереження McLachlan et al. [22] за *Amaranthus retroflexus* у посівах кукурудзи різної щільності. З'ясувалося, що алокація речовин у репродуктивні структури і відповідні коефіцієнти алометрії змінювалися у посівах різної щільності за роками. Аналогічно Cherlick [11] виявив зміни коефіцієнтів алометрії у *Amaranthus albus* залежно від родючості ґрунту.

Перевірка коефіцієнтів алометрії на їх кратність чотирьом показала, що така кратність здебільшого не спостерігається. За даними рис. 3 скупчення значень коефіцієнтів алометрії на лініях 0,25, 0,5, 0,75 (тобто кратних 1/4, 2/4, 3/4 та ін.) відсутнє. Коефіцієнти, кратні чотирьом, трапляються так часто, як і інші. Зауважимо, що кратність чотирьом частіше властива коефіцієнтам алометрії для параметрів $W - A$ і це доводить простоту залежності параметрів маса (об'єм) — площа поверхні. Гіпотеза про те, що алометричне співвідношення типу $y = bx^{3/4}$ є достатньо універсальним, «канонічним» правилом [27], не підтверджується для дослідженої нами групи рослин. Гармонія ростових процесів і формоутворення, безумовно, існує, але вона явно не зводиться до одного магічного числа 4, а є суттєво багатшою і різноманітнішою.

Графіки рис. 4, які відображають зміну величини коефіцієнтів алометрії за еколого-ценотичними градієнтами, засвідчують, що у різних видів рослин реакція алокації і алометрії на зміни умов росту видоспецифічна. Так, у трьох видів лучних бобових трав пасквальна трансформація лучної екосистеми явно спричинює неідентичні відповіді формотворчого процесу. Для найстійкішого до випасання виду *L. corniculatus* за відсутності пасовищного навантаження $\alpha < 1$, що свідчить про переважну алокацію речовин у формування загальної фітомаси рослин і листової поверхні. Зокрема, у міру посилення пасовищного впливу коефіцієнт алометрії набуває значень, близьких до 1, а в умовах вигону α для $W - WG$ більше за 1, що можна розглядати як компенсаторну адаптацію зі спрямуванням більшої частини ресурсів на формування репродуктивних органів. У менш стійкого до випасання *T. pratense* коефіцієнти алометрії за пасовищним градієнтом змінюються подібним чином. Але, хоча підтримувалася загальна

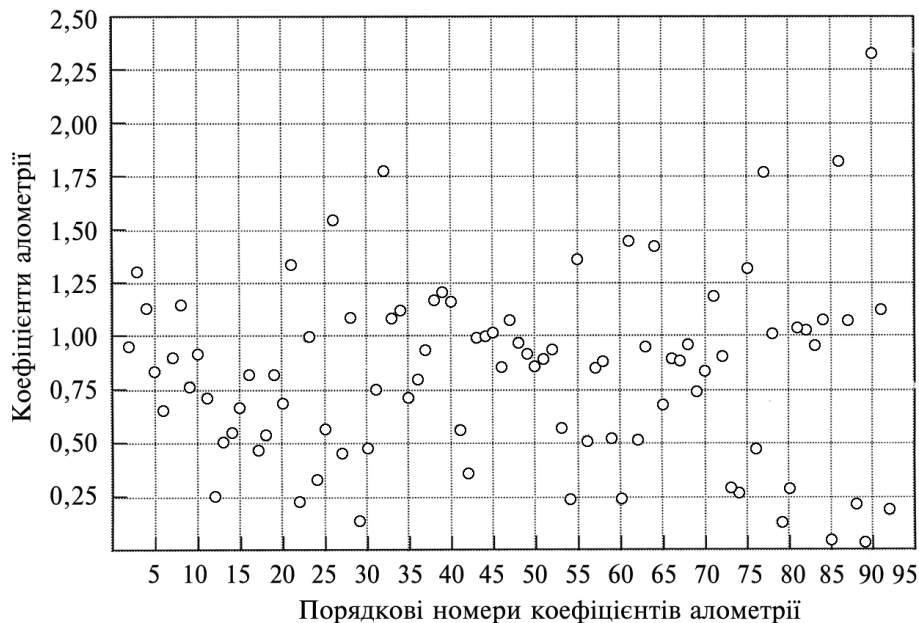


Рис. 3. Перевірка коефіцієнтів алометрії $W-A$, $W-WG$ і $A-WG$ на кратність чотирьом для трьох видів лучних бобових трав (*Lotus corniculatus*, *Medicago falcata*, *Trifolium pretense*) і трьох видів бур'янів (*Chenopodium album*, *Persicaria scabra*, *Fallopia convolvulus*)

Fig. 3. Verification of the allometric coefficients $W-A$, $W-WG$ and $A-WG$ on multiple four for three types of leguminous plants (*Lotus corniculatus*, *Medicago falcata*, *Trifolium pretense*) and three types of weeds (*Chenopodium album*, *Persicaria scabra*, *Fallopia convolvulus*)

тенденція до зростання алокації в генеративні структури, α не перевищує 1. За будь-яких умов листя *T. pratense* зберігає пріоритет в алокації ресурсів. У *M. falcata*, стійкішого до пасквальних навантажень, знижувалися коефіцієнти алокації за пасовищним градієнтом з 1,4–1,5 до 0,2–0,4, тобто генеративна сфера втрачає пріоритет отримання матеріально-енергетичних ресурсів, а стійкість до стресу досягається за рахунок підвищеної алокації речовин у вегетативні структури.

Встановлено закономірну зміну коефіцієнтів алометрії у бур'янів залежно від того, серед якої сільськогосподарської культури вони ростуть. Загальна тенденція для всіх п'яти видів бур'янів виявилася однаковою: є умови, за яких $\alpha > 1$ з переважанням алокації ресурсів у генеративні структури, умови, що створюють паритет у розподілі ресурсів з $\alpha = 1$, і умови, коли алометрія негативна ($\alpha < 1$) і основні ресурси рослини спрямовані на формування вегетативної маси, зокрема листової поверхні. Якоїсь залежності того чи того типу алокації у бур'янів сільськогосподарської культури не виявлено. Біологія і екологія кожного виду бур'янів специфічна, і реакція на еколого-фітоценотичне середовище є індивідуальною, але загалом вона — один із проявів пластичності рослин, яка забезпечує їм крашу пристосовність до умов існування [20]. Так, зміну ко-

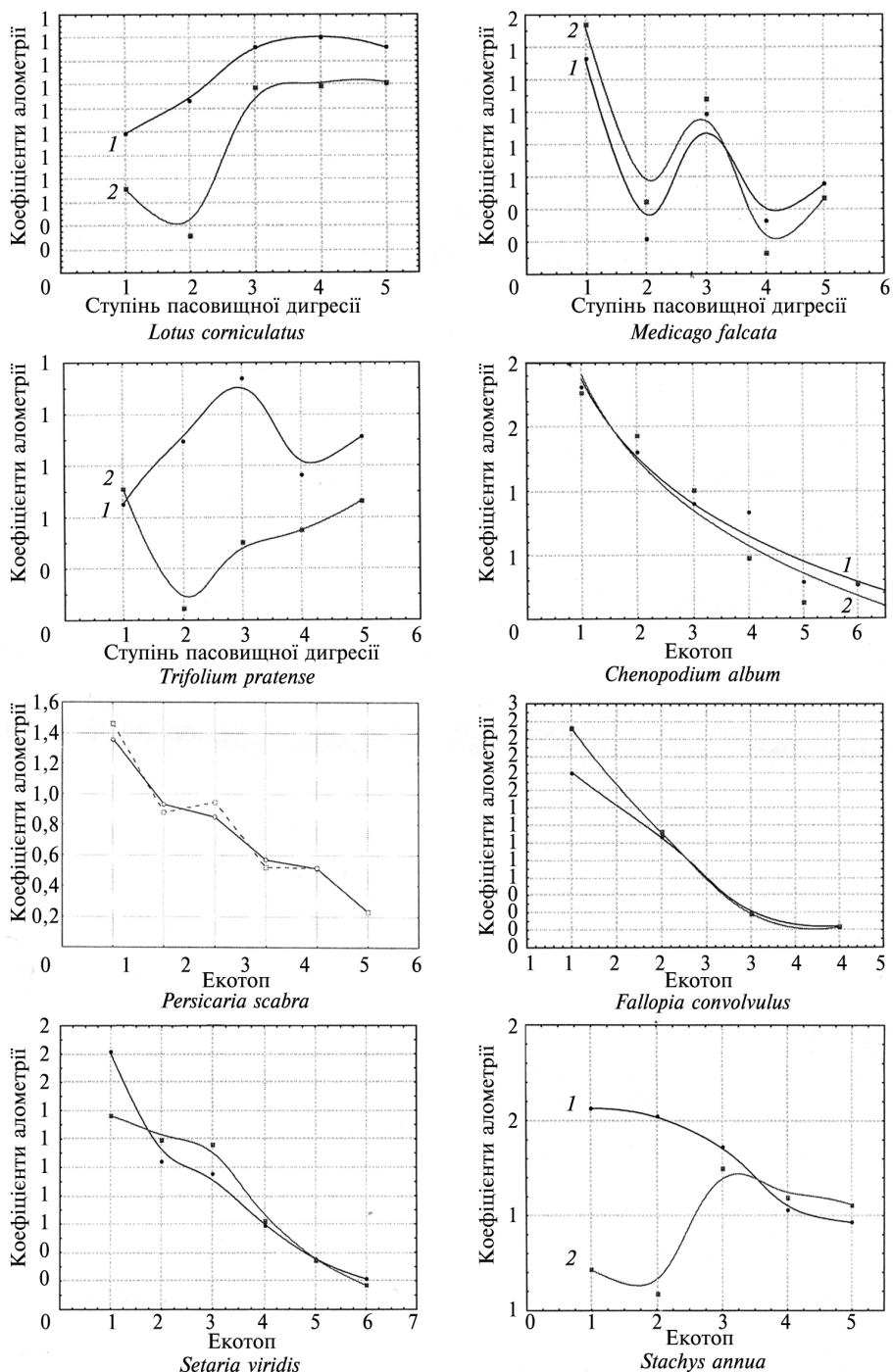


Рис. 4. Зміни значень коефіцієнтів алометрії $W-WG$ і $A-WG$ за еколого-фітоценотичними градієнтами. Пояснення ступенів градієнтів — у тексті

Fig. 4. Change of values of the allometric coefficients $W-WG$ and $A-WG$ on ekologo-fitocenotics gradients. Explanation of stages of gradients in text

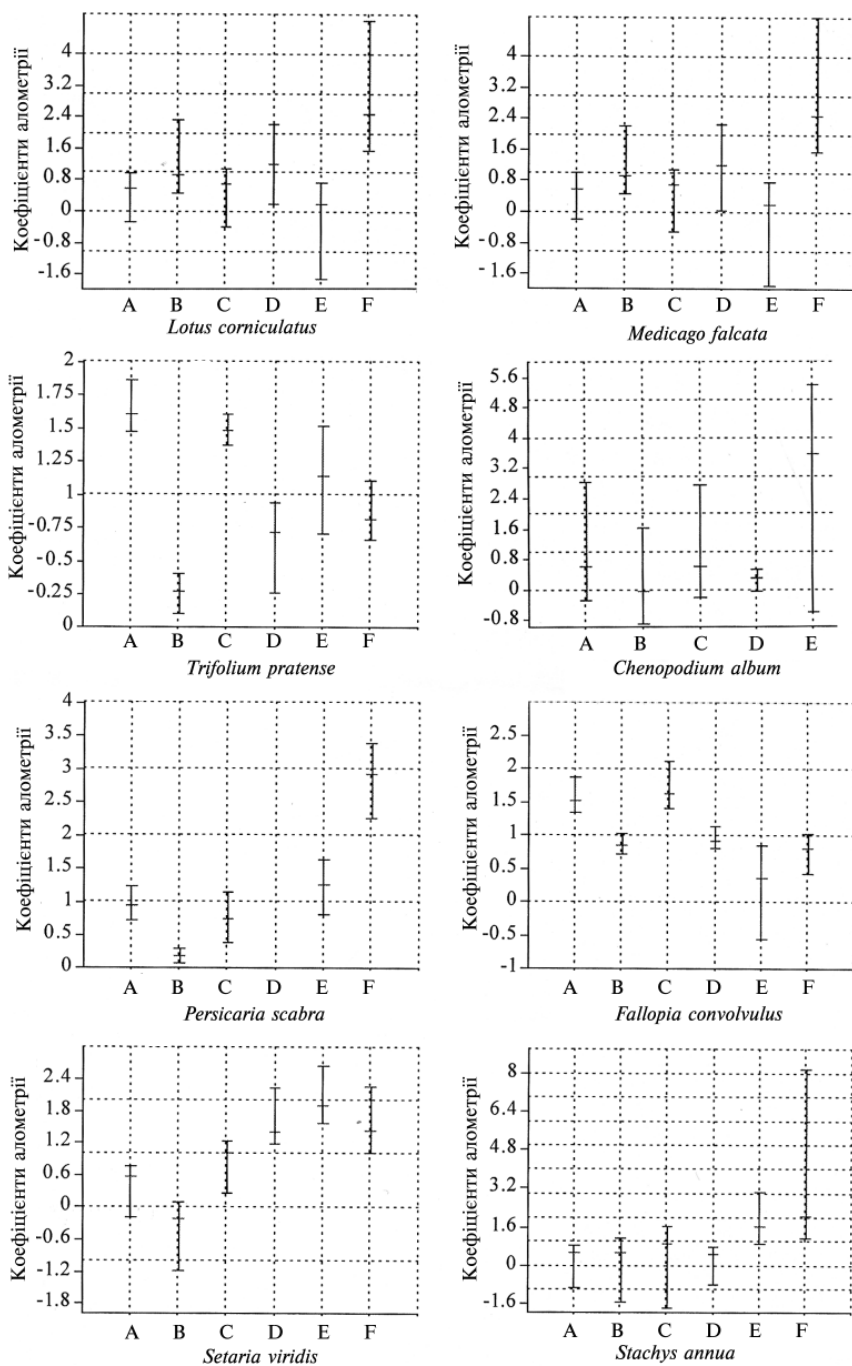


Рис. 5. Коефіцієнти багатовимірної алометрії з 97,5 %-ми довірчими інтервалами: А — надземна фітотаса, В — висота, С — листкова поверхня, D — кількість бічних пагонів, Е — маса генеративних структур, F — кількість генеративних структур

Fig 5. The coefficients of multidimensional allometric with 97,5 % by confidence intervals: A — above-ground fitomassa, B — height, C — the surface of leaves, D — number of lateral branches, E — the mass of generativ structures, F — number of generativ structures

ефіцієнтів алометрії за різної щільності популяцій у посівах *Phleum pratense* і *Dactylis glomerata* встановили Джолліффі із співавторами [19]. Ще Суле [7] відзначав, що стрес підвищує мінливість, а це, своєю чергою, спричинює варіювання і зсув величин коефіцієнтів алометрії. Ми спеціально не розглядали алометрію формування надземної і підземної частин рослин, але, за літературними даними, внаслідок погіршення умов кореневого живлення велика частина речовин надходить у корені, а зниження освітленості — в листя [33].

На величину коефіцієнтів алометрії впливають не лише зовнішні чинники, а й стан особин рослин, зокрема їх загальний розмір. Літературні дані щодо цього суперечливі. Vonser і Aarssen [9] у трьох видів однорічних трав виявили тенденцію до збільшення репродуктивного зусилля в особин більшого розміру. На прикладі дерев тропічного лісу показано, що більші за розміром рослини відзначалися вищими внесками ресурсів у формування стовбура за висотою, товщиною і галуженням порівняно з дрібнішими екземплярами [8]. Алокацію речовин як процес, зумовлений розмірами особин, оцінював і Вайнер [36]. Вайл зі співавторами [35] під час вивчення алокації у 34 видів трав'яних рослин дійшов висновку про те, що розмір алокації залежить від величини фітомаси рослини у передгенеративному стані.

У групи трав'яних рослин, яку ми досліджуємо, статистично достовірної залежності коефіцієнтів алометрії для W — WG і A — WG від фітомаси рослин не виявлено — умови росту впливали на алометрію і алокацію статистично достовірно більшою мірою, ніж зміни параметрів розвитку особин.

Детальнішу інформацію про алометричні взаємозв'язки й алокацію ресурсів дає багатовимірна алометрія. На рис. 5 представлені коефіцієнти алометрії для особин, які ростуть в оптимальних для них умовах. Для вегетативної фітомаси всіх восьми видів значення коефіцієнтів алометрії варіюють з амплітудою від 0,544 до 0,937, тобто вони менші за 1, тоді як для фітомаси генеративних органів реєструється чітка позитивна алометрія — коефіцієнти в цьому випадку мають амплітуди 1,245—3,548, тобто більші за 1. Це засвідчує уявлення, що у генеративних рослин за умов оптимуму переважає алокація речовин до органів репродукції.

У разі зміни еколого-фітоценотичних взаємозв'язків увесь комплекс коефіцієнтів багатовимірної алометрії трансформується. Ці зміни індивідуальні для кожного виду рослин, а також залежать від типу і сили стрес-факторів. Можна припустити, що зміни алометричних взаємозв'язків у трав'яних рослин переважно пов'язані з трьома життєвими формами: це багаторічні трави, однорічні трави з детермінованим ростом і однорічні трави з недетермінованим ростом. На алокації і формоутворенні у трав передусім позначається характер стрес-факторів. Одні з них спричинюють компенсаторну адаптацію зі збільшенням значень коефіцієнтів алометрії, інші — загальне пригнічення, тоді коефіцієнти алометрії знижуються.

Загалом ріст і формоутворення рослин, які оцінюються коефіцієнтами алометрії, є пластичними і дуже мінливими. Коулмен зі співавторами слушно відзна-

чали: «Ми дуже часто ігноруємо той факт, що більшість структурних фенотипічних змін протягом росту та розвитку рослин і сама швидкість росту і розвитку є високомінливими» [12].

Висновки

Продукційний процес, ріст і формування з пріоритетною алокацією речовин до тих чи органів — це фундаментальні властивості всіх рослинних організмів. Достовірною мірою оцінки пріоритету у формуванні основних структурних частин рослин є коефіцієнти алометрії. Підтвердилося уявлення, розглянуте в літературі, щодо алокації речовин і алометрії ростових процесів як механізмів формування у рослин. У вивченої групи трав'яних рослин величини коефіцієнтів як двовимірної, так і багатовимірної алометрії варіюють у широких межах і виявляють для репродуктивних структур позитивну алометрію, ізометрію і негативну алометрію. Мінливість коефіцієнтів алометрії підтверджує високу пластичність формотворчого процесу у рослин, коли гнучка зміна траєкторій алокації забезпечує цілісність рослини та її життєздатність. Гіпотезу Нікласа про універсальну кратність коефіцієнтів алометрії чотирьом на прикладі групи досліджених трав'яних рослин не підтверджено. Характер зміни величини коефіцієнтів алометрії за еколого-ценотичними градієнтами свідчить про те, що у різних видів рослин реакція процесів алокації і алометрії як її кінцевого виразу на зміни умов росту видоспецифічна і тренди змін коефіцієнтів алометрії є різними. У межах групи генеративних рослин не виявлено залежності коефіцієнтів алометрії від розміру особин. Багатовимірною алометрією підтвердила, що у генеративних рослин за умов оптимуму переважає алокація речовин до органів репродукції. Загалом ріст і алокація матеріально-енергетичних ресурсів та формування рослин, які оцінюються коефіцієнтами алометрії, у трав'яних рослин пластичні і дуже мінливі, що відображає процеси їх індивідуальної компенсаторної адаптації. Алометричні показники дають змогу розкривати тонкі механізми пристосування рослин до гетерогенного середовища.

1. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. — Казань: Изд-во КГУ, 1989. — 146 с.
2. Злобин Ю.А. Репродуктивный успех // Эмбриол. цветк. раст. Т. 3. Системы репродукции. — С.-Пб.: Мир и семья, 2000. — С. 251—258.
3. Злобин Ю.А. Курс фізіології і біохімії рослин. — Суми: Унів. книга, 2004. — 464 с.
4. Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Силкин П.П. Использование измерений радиального прироста для оценки годичной продукции древостоев // Вестн. Краснояр. гос. ун-та. — 2005. — № 5. — С. 74—79.
5. Репецкая А.И., Котов С.Ф. Конкуренция и динамика аллометрии у растений в ценопопуляциях *Salicornia europaea* L. // Уч. зап. Таврич. нац. ун-та., 2001. — 12 (51), № 2. — С. 1—5.
6. Синнот Э. Морфогенез растений. — М.: Изд-во иностр. л-ры., 1963. — 603 с.
7. Суле М. Аллометрическая изменчивость — теория и следствие // Журн. общ. биол. — 1984. — 45, № 1. — С. 16—27.

8. *Alves L.F., Santos A.M.* Tree allometry and crown shape four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil // *J. Tropical Ecol.* — 2002. — **18**. — P. 245–260.
9. *Bonser S.P., Aarssen L.W.* Allometry and development in herbaceous plants: functional responses meristem allocation in light and nutrient availability // *Amer. J. Bot.* — 2003. — **90**. — P. 404–412.
10. *Broad L.R.* Allometry and Growth // *Forest Sci.* — 1998. — **44**, N 3. — P. 458–464.
11. *Cheplick G.P.* Quantitative genetics mass allocation and allometry reproduction in *Amaranthus albus*: relation to soil nutrients // *Intern. J. Plant Sci.* — 2001. — **162**. — P. 807–816.
12. *Coleman J.S., McConnaughay K.D., Ackerly D.D.* Interpreting phenotypic variation in plants // *Trends in Ecol. and Evolution.* — 1994. — **9**, N 5. — P. 187–194.
13. *Goldman C.A., Snell R.R., Thomason J.J.* Principles allometry // *Proceedings 12th Workshop.* — Toronto, 1990. — 195 p.
14. *Grantz D.A., Yang S.* Ozone impacts on allometry and root hydraulic conductance are not mediated source limitation nor developmental age // *J. Experim. Botany.* — 2000. — **51**, N 346. — P. 919–927.
15. *Hammer Ø., Harper D.T., Ryan P.D.* PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // *Paleontologia Electronica.* — 2001. — **4**, N 1. — P. 9.
16. *Hunt R.* Plant growth analysis. — L.: Edward Arnold, 1978. — 67 p.
17. *Hunt R., Causton D.R., Shipley B., Askew A.P.* A modern tool for classical plant growth analysis // *Ann. Bot.* — 2002. — **90**, № 4. — P. 485–488.
18. *Jolicoeur P.* Multivariate generalization allometry equation // *Biometeics.* — 1963. — **19**. — P. 497–499.
19. *Jolliffe P.A., Eaton G.W., Potdar M.V.* Plant growth analysis: allometry, growth and interference in orchardgrass and timothy // *Ann. Bot.* — 1988. — **62**, N 1. — P. 31–42.
20. *Kollmann J., Dietz H., Edwards P.J.* Allocation, plasticity and allometry // *Perspectives in Plant Ecol., Evolution and Systematics.* — 2004. — **6**, N 4. — P. 205–206.
21. *Langlade N.B., Feng X., Drasfield T. et al.* Evolution through genetically controlled allometry space // *Proceedings Nat. Acad. Sci. USA.* — 2006. — **103**, N 52. — P. 314–324.
22. *McLachlan S.M., Murphy S.D., Tollenaar M. et al.* Light limitation reproduction and variation in allometric relationship between reproductive and vegetative biomass in *Amaranthus retroflexus* // *J. Appl. Ecol.* — 1995. — **32**, N 1. — P. 157–165.
23. *Niklas K.J.* Plant allometry. — Chicago: Univ. Press, 1994. — 412 p.
24. *Niklas K.J.* Evolution and allometry plant body plans // ASGSB 17th annual meeting. — USA, Alexandria, 2001. — P. 25.
25. *Niklas K.J.* Plant allometry: is there a ground unifying theory? // *Biol. Review.* — 2004. — **79**, N 4. — P. 871–889.
26. *Niklas K.J.* Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and interspecific trend in annual growth rate // *Ann. Bot.* — 2006. — **97**, N 2. — P. 155–163.
27. *Niklas K.J., Enquist B.J.* Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation // *Amer. J. Bot.* — 2002. — **89**. — P. 812–819.
28. *Niklas K.J., Enquist B.J.* An allometric model for seed plant reproduction // *Evolutionary Ecology Research.* — 2003. — **5**. — P. 79–88.
29. *Niklas K.J., Spatze C.* Allometric theory and mechanical stability large trees: proof and conjecture // *Amer. J. Bot.* — 2006. — **93**, N 6. — P. 824–828.
30. *Pigliucci M., Diorio P., Schlichting C.D.* Phenotypic plasticity growth trajectories in two species *Lobelia* to nutrient availability // *J. Ecol.* — 1997. — **85**, N 3. — P. 265–276.
31. *Reiss M.J.* Allometry growth and reproduction. — Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1989. — 182 p.
32. *Shipley B.* Analyzing allometry multiple interacting traits // *Perspectives in plant ecol., evolution and systematics.* — 2004. — **6**, N 4. — P. 235–241.
33. *Shipley B., Meziane D.* Balanced-growth hypothesis and allometry leaf and root biomass allocation // *Functional Ecol.* — 2002. — **16**, N 3. — P. 326–350.
34. *Sutton A., Staniforth R., Tardif J.* Reproduction ecology and allometry red pine (*Pinus resinosa*) at northwestern limit its distribution range in Manitoba, Canada // *Canad. J. Bot.* — 2002. — **82**. — P. 482–493.

35. *Vile D., Shipley B., Garnier F.* A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession // *Ecology*. — 2006. — **87**, N 2. — P. 504—517.
36. *Weiner J.* Allocation, plasticity and allometry in plants // *Perspectives in Plant Ecol., Evolution and Systematics*. — 2004. — **6**, N 4. — P. 207—215.
37. *Weiner J., Thomas S.* Competition and allometry in three species annual plants // *Ecology*. — 1992. — **73**, N 2. — P. 648—656.
38. *West G.B., Brown J.H.* Origin allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory biological structure and organization // *J. Exper. Biol.* — 2005. — N 208. — P. 1575—1592.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 13.03.2007

Ю.А. Злобин, Е.С. Кирильчук, Е.М. Тихонова

Сумской национальный аграрный университет

ФОРМООБРАЗОВАНИЕ У ТРАВЯНЫХ РАСТЕНИЙ: АЛЛОМЕТРИЯ И АЛЛОКАЦИЯ

Проведен полный морфометрический анализ у трех видов луговых бобовых трав и пяти видов полевых сорных растений по параметрам: надземная фитомасса, листовая поверхность, степень разветвленности, высота, фитомасса генеративных структур, число цветков и плодов. Получено 126 коэффициентов двумерной аллометрии и 45 — многомерной. Установлено, что коэффициенты аллометрии варьируют в широких пределах и их величины не тяготеют к кратности 4-м, что не подтверждает «каноническое правило» К. Никласа. Характер изменения величины коэффициентов аллометрии по эколого-ценотическим градиентам свидетельствует о том, что у разных видов растений реакция аллокации и аллометрии на изменение условий произрастания видоспецифична. При усилении действия на растения стресс-факторов установлена тенденция перехода положительной аллометрии в изометрию, а затем и в отрицательную аллометрию. В пределах группы генеративных растений не выявлена зависимость коэффициентов аллометрии от размера особей. Многомерная аллометрия подтвердила, что у генеративных растений в условиях оптимума преобладает аллокация веществ в органы репродукции. В целом рост, аллокация материально-энергетических ресурсов и формообразование растений, оцениваемые коэффициентами аллометрии, у травяных растений оказываются пластичными и высоко изменчивыми, отражая процессы их индивидуальной компенсаторной адаптации.

К л ю ч е в ы е с л о в а: аллометрия, аллокация, луговые травы, сорные растения, формообразование, стоимость репродукции.

Yu.A. Zlobin, K.S. Kyrylchuk, E.M. Tikhonova

Sumy National Agrarian University

FORMOGENESIS IN HERBACEOUS PLANTS: ALLOMETRY AND ALLOCATION

At 3 species of meadow herbaceous legumes and 5 species of field weeds, complete morphometric analysis has been carried out. 126 coefficients two-variant allometry and 45 coefficients multivariate allometry have been developed for several parameters (underground phytomass, leaf surface, branching degree, height, phytomass generative structures, number of flowers and fruits). It has been established that allometry coefficients vary over a wide range and their value does not tend towards a multiplicity factor 4, which does not confirm the «canonical rule» of K. Niklas. Character of changes in allometry coefficient values according to ecologo-coenotic gradients testifies that allocation and allometry reactions

in different plant species to changes in growth conditions are species-specific. When stress factors' action is increased, a tendency toward transition from positive allometry to isometry, and then to a negative allometry, has been established. Within the group of generative plants, no dependence of allometry coefficients on the size of an individual plant has been shown. Multivariate allometry has confirmed that at generative plants under optimum conditions the allocation of substances in reproductive structures prevails. In general, herbaceous plant growth, allocation of matter and energy resources, and formogenesis process assessed by allometry coefficients, appear to be flexible and highly variable, thus reflecting processes of their individual compensatory adaptation.

Key words: allometry, allocation, meadow leguminous herbs, weeds, formogenesis, reproductive value.