Методологія науки

Концепція морфометрії у сучасній ботаніці

Юліан Андрійович Злобін
Вікторія Григорівна Скляр
Людмила Миколаївна Бондарєва
Катерина Сергіївна Кирильчук

Злобін Ю.А., Скляр В.Г, Бондарєва Л.М., Кирильчук К.С., 2009: **Концепція морфометрії у сучасній ботаніці.** *Чорноморськ. бот. ж.,* т. 5, N1: 5-22.

Розглянуто основні напрямки розвитку морфометрії рослин (фітоморфометрії) як галузі ботаніки, що займається кількісним описом закономірностей будови й розвитку особин рослин та їх структурних частин. Основна увага приділяється напрямкам, які є новими і перспективними: алометрії, кореляційній адаптометрії, флюктуюючій асиметрії та процесам росту й формоутворення рослин. Дано критичну оцінку низки методів морфометрії.

Ключові слова: морфометрія рослин, ріст, формоутворення, алометрія, кореляції, асиметрія.

Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Bondareva L.M., Kyrylchuk K.S., 2009: **The morphometric concept in modern botany.** *Chornomors'k. bot. z.*, vol. 5, N1: 5-22.

The basic directions of plant morphometrics (phytomorphometrics) development, as a branch of botany, engaged in the quantitative description of appropriateness of a structure and development of plant individuals and their structural parts are considered. The main attention is given to the new and promising directions: allometry, correlation adaptometry, fluctuating asymmetry and to processes of growth and formbuilding in plants. The critical estimation of some morphometrics methods is given.

Key words: plant morphometrics, growth, formbuilding, allometry, fluctuating asymmetry, correlation

Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Бондарева Л.Н., Кирильчук К.С., 2009: **Концепция морфометрии в современной ботанике.** *Черноморск.бот.ж.,* т. 5, №1: 5-22.

Рассмотрены основные направлекния развития морфометрии (фитометрии) как отрасли ботаники, которая занимается количественным описанием закономерностей строения развития особей растений, а также их структурных частей. Основное внимание уделяется новым и перспективным направлениям: алометрии, кореляцыонной адаптометрии, флюктуационной асимметрии и процессам роста и формообразования у рестений. Дана критическая оценка ряду методов морфометрии.

Ключевые слова: морфометрия растений, рост, формообразование, алометрия, корреляции, асимметрия

Форма та розмір рослинних організмів є їх сутнісними базовими характеристиками. Саме ці ознаки протягом багатьох століть використовуються дослідниками при прийнятті таксономічних рішень та оцінці онтогенетичного й життєвого стану особин рослин. Традиційно форма розглядалась як суто якісна, візуальна характеристика рослини і її частин, тоді як розмірні характеристики завжди мали чисельне вираження. Наприкінці XX і на початку XXI ст. положення змінилось у зв'язку з появою можливості оцифровування форми рослин та їхніх частин як на площині (2D), так і у тривимірному просторі (3D). Кількісний

© Ю.А. Злобін, В.Г. Скляр, Л.М. Бондарєва, К.С. Кирильчук
Чорноморськ. бот. ж., 2009, т. 5, N1: 5-22.

підхід, таким чином, охопив всі прояви формоутворення, розміру й росту рослин. З'явилась нова наукова галузь ботаніки – *фітоморфометрія.*

Фітоморфометрію або, як звичайно її називають, морфометрію визначають як розділ ботаніки, що вивчає форму й розмір рослин кількісними методами. Відносно об'єктів, до яких застосовується морфометричний підхід, розрізняють субклітинну, клітинну й організмову морфометрію. В даній роботі вивчається рослина в цілому та її структурні частини. Залежно від аналізу об'єктів на площині або в об'ємі, розрізняють відповідно 2D-морфометрію й 3D-морфометрію.

Можна говорити про такі основні розділи морфометрії: *традиційна морфометрія* – аналіз розміру рослини її частин у статиці й динаміці з відповідним підрозділом на статичну та динамічну морфометрію, та *геометричну морфометрію* – аналіз форми кількісними методами. На базі цих основних напрямків стали складатися такі області дослідження як *алометрія* – аналіз співвідношень між різними частинами рослини, вивчення симетричності й асиметричності у формоутворенні рослин, функціональний аналіз росту, тощо. До нашого часу морфометричні підходи й методи набагато ширше використовуються у зоології та палеонтології й невиправдано мало в ботаніці.

У запропонованій роботі не ставиться завдання розглянути технічні прийоми проведення дослідницької роботи в області морфометрії рослин і поетапного викладу ходу математично-статистичної обробки матеріалу. Метою даної публікації є аналіз основних досягнень морфометрії й можливості їх використання для рішення конкретних завдань ботанічної науки.

Структурна морфометрія

Розвиток морфометрії не випадковий – він пов'язаний із загальними тенденціям наукового пізнання. До кінця XX ст. аналіз морфологічної структури рослин залишався засобом опису їх різноманітності, головним чином, в еволюційному й онтогенетичному аспектах [KAPLAN, 2001; BERTHÉLÉMY, CARAGLIO, 2007]. Навіть найсучасніші системи життєвих форм рослин залишаються візуально-описовими [БЕЗДЕЛОВА, БЕЗДЕЛОВА, 2006]. Але в останні два десятиріччя морфологія рослин стала набувати нового змісту. Виявлено, що морфологічна структура живих організмів (і рослин, в першу чергу, у зв'язку з нерухомістю) відбиває загальну функціональну інтегрованість організму не тільки в якісних, але і в кількісних оцінках, а при впливі різного роду стресових факторів змінюється не лише рівень життєдіяльності організму, але і його структурна організація. Такі трансформації структури, завдяки їх точній кількісній оцінці, стало можливим використовувати як індикатор стану рослини, а морфометричні дані рослин – як індикатор якості природного середовища [ЗАХАРОВ та ін., 2000].

Базове поняття структурної морфометрії – розмір. Однозначного визначення розміру рослини не існує, хоча з розміром особини тісно пов'язано багато властивостей рослини: тривалість життя, місце у біоценозі, що займає вид, роль у харчових ланцюгах екосистеми й інші важливі структурні та функціональні особливості [MARBA et al., 2007]. Точніше за все характеризує розмір рослини його загальна фітомаса, але нерідко використовуються й інші оцінки: величина надземної фітомаси, висота, площа листкової поверхні, тощо.

При застосуванні морфометричного підходу будь-яка ознака у її кількісному вираженні виступає як параметр, а рослина у цілому або її окрема частина характеризується набором таких параметрів. Морфометричні параметри підрозділяються на дві групи: меристичні – рахункові, коли одиницею виміру є штука, і метричні – вимірюються одиницями маси, довжини, поверхні, обсягу й ін. У деяких випадках до них додаються ознаки, що характеризують просторове положення рослини або його частин. Листок, наприклад, може бути охарактеризований довжиною, шириною, товщиною, кількістю жилок та ін. параметрами. Враховуючи природне варіювання, кожен морфометричний параметр

характеризується середньою величиною, дисперсією й іншими математико-статистичними оцінками.

Встановлення набору морфометричних параметрів є найбільш відповідальним і критичним етапом у будь-якому ботанічному дослідженні у галузі морфометрії. Цей набір повинен відповідати життєвій формі рослини й включати найбільш важливі ознаки, які визначають її структуру і функціонування.

Перелік основних меристичних і метричних ознак наведений у таблиці 1. Він може бути доповнений або скорочений залежно від характеру життєвої форми рослини й мети дослідження. У таксономічних і мікроеволюційних роботах до нього додають морфометричні параметри генеративних органів рослин.

Навіть сам по собі структурний морфометричний аналіз інформативний. Так, наприклад, була зроблена вибірка генеративних рослин *Alopecurus pratensis* L. на трьох ділянках луки: контрольній (КД), в умовах помірного випасання (ПВ) і на вигоні у стадії збою (ВИГ). Враховувалося 8 кількісних параметрів. Такий облік дозволив установити (рис. 1) середні значення цих параметрів, їх дисперсію, амплітуду варіювання, характерні для особин даного виду рослини у цілому і для різних змін ділянок досліджуваного градієнта, і виявити розходження у ступені зміщення різних морфопараметрів під дією наростання пасовищного навантаження.

Таблиця 1.

Основні морфометричні параметри рослин (за ЗЛОБІН, 1989)

Table 1.

The main morphometric parameters of a plant (after ZLOBIN, 1989)

Параметр	Найбільш поширене умовне позначення	Розмірність
Метричні		
Загальна фітомаса	WT	г
Фітомаса надземної частини	W	г
Фітомаса коренів	WRd	г
Фітомаса листків	WL	г
Фітомаса генеративних органів	WG	г
Фітомаса стебла	WS	г
Фітомаса плодів	WFr	г
Листкова поверхня	A	$см^2$
Площа поверхні коренів	ARd	$см^2$
Висота рослини	H	см (м)
Діаметр стебла	D	см
Меристичні		
Кількість листків	NL	шт.
Кількість бічних пагонів	NB	шт.
Кількість суцвіть	NIn	шт.
Кількість квіток	NFl	шт.
Кількість плодів	NFr	шт.

Дисперсійний аналіз показав, що з високою статистичною вірогідністю ($p < 0,0001$) всі 8 параметрів мали різні значення на кожній з досліджуваних ділянок луки. При порівнянні різних параметрів рослин видно, що вони неоднаково реагують на випасання. У *A. pratensis* на трьох ділянках луки величина фітомаси знижувалася значно сильніше, ніж кількість генеративних пагонів у кущі (рис. 2). Подібний структурний морфометричний аналіз, реалізований уже стосовно значної кількості видів рослин [БОНДАРАЄВА, 2001, КОВАЛЕНКО, 2001, КИРИЛЬЧУК, 2005 та ін.], веде до необхідності розрізняти в рослин мінливість, як вираження вільного варіювання того або іншого параметра, і пластичність, як закономірну зміну значень параметра за еколого-ценотичним градієнтом. Пластичність забезпечує виживання рослин у несприятливих умовах і більш повне використання ресурсів,

коли рослина перебуває в оптимальному середовищі існування. Інформативна цінність отриманих первинних морфометричних даних істотно підвищується при проведенні алометричного й кореляційного аналізів.

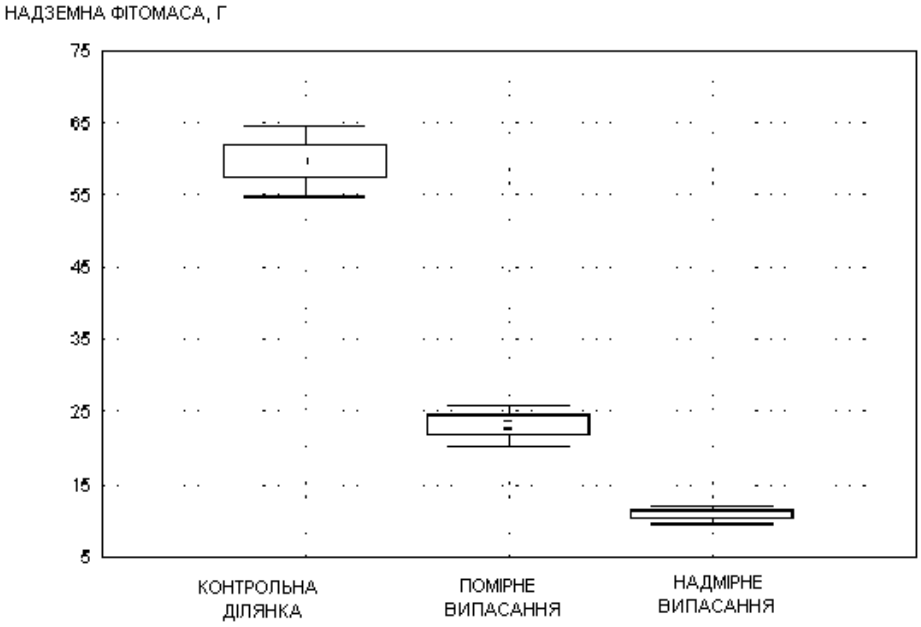


Рис. 1. Розмір надземної фітомаси рослин *Alopecurus pratensis* на різних ділянках пасквального градієнта (позначення у тексті). На рисунку представлені значення середньої арифметичної, стандартної похибки і стандартної похибки, помноженої на 1,96.

Fig. 1. Above-ground phytomass in plants *Alopecurus pratensis* in different parts of the pascual gradients (the symbols are in the text). The meaning of the arithmetical mean, standard error and to multiply standard error by 1,96 are present on the figure.

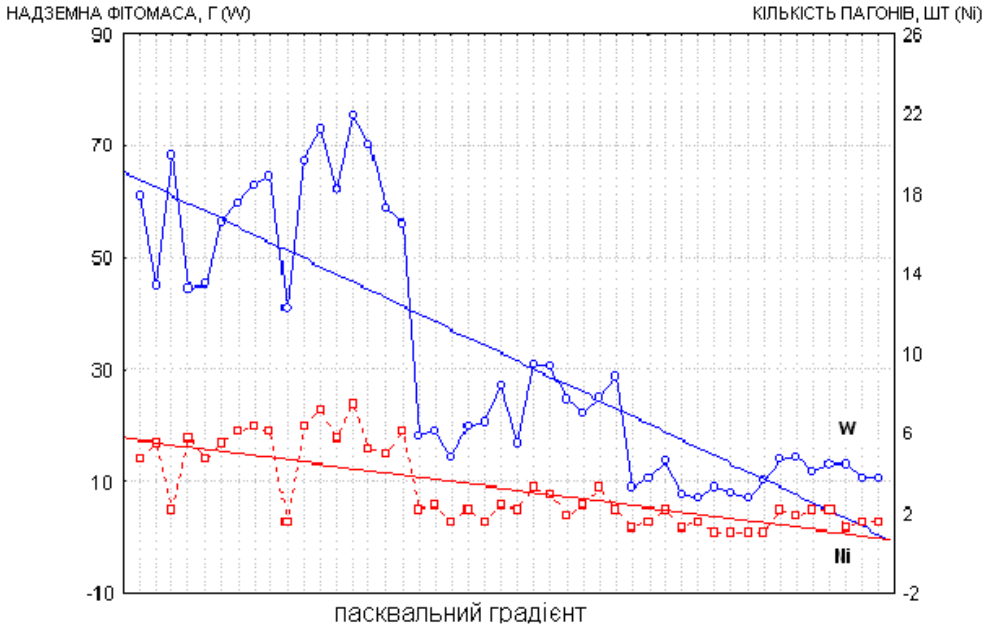


Рис. 2. Динаміка розміру надземної фітомаси (W, г) і числа генеративних пагонів (Ni, шт.) у *Alopecurus pratensis* L. при підвищенні пасовищних навантажень.

Fig. 2. Dynamics of above-ground phytomass (W, г) and the number of generative shoots (Ni, item) in *Alopecurus pratensis* L. with increasing grazing.

Алометричний аналіз

Метою аналізу алометрії й кореляції є встановлення співвідношень у формоутворенні окремих частин рослини. За всіма формами прояву алометрії є один механізм – доступність ресурсів для росту й можливість їх транспортування у відповідну частину рослини з послідовним забезпеченням матеріально-енергетичними ресурсами спочатку вегетативних органів, а потім репродуктивних структур [Злобин, 2000б]. Аналіз алометричних співвідношень дозволяє вирішувати ряд еволюційних, онтогенетичних, екологічних і популяційно-фітоценотичних проблем.

Основне рівняння алометрії має вигляд:

$$y = bx^{\alpha},$$

де x та y – це кількісні оцінки величини організму і (або) його окремих структурних частин, b – константа, α – коефіцієнт алометрії. При $\alpha = 1$ відносини оцінюються як ізометричні, при $\alpha > 1$ має місце позитивна алометрія, а при $\alpha < 1$ негативна алометрія.

Використовується два способи встановлення алометричних відносин. При першому обчислюється співвідношення вигляду x/y. Для реалізації цієї мети запропоновано багато емпіричних коефіцієнтів, основні з яких наведено у таблиці 2. Звичайно використовуються ті з них, які найбільш адекватно характеризують особливості досліджуваної життєвої форми рослини. Особливо багато варіантів для обчислення репродуктивного зусилля [Злобин, 2000а].

При другому способі метою є визначення коефіцієнта α. Для обчислення коефіцієнта алометрії вихідне рівняння використають у логарифмічній формі:

$$\lg_{10} y = \alpha \lg_{10} x + \lg_{10} b$$

Багатомірній алометрії відповідає рівняння:

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

Коефіцієнти α_1 - α_n можуть бути обчислені за методикою Джолікера [Jolicoeur, 1963] з використанням аналізу головних компонент.

Таблиця 2.

Основні алометричні морфометричні параметри (за Злобін, 1989)

Table 2.

The main allometric morphometric parameters (after Zlobin, 1989)

Найменування	Розрахункова формула	Розмірність
1. Відношення площі листків до загальної фітомаси рослини	LAR = A/W	$см^2/г$
2. Відношення площі листків до їх фітомаси	SLA = A\WL	$см^2/г$
3. Фотосинтетичне зусилля	LWR = WL/W	г/г
4. Репродуктивне зусилля	RE = WG/W·100	%

Коефіцієнти α відображають важливі властивості рослин. Вони відрізняються у рослин різних таксономічних груп, істотно змінюються за еколого-ценотичним градієнтом і тому дають багато цінної біологічної інформації [Суле, 1984; Broad, 1998; Kollmann et al., 2004; Weiner, 2004 та ін.]. Мінливість коефіцієнтів алометрії є свідченням високої пластичності формоутворювального процесу рослин, коли гнучка зміна напрямку алокації забезпечує цілісність рослини та її життєздатність у несприятливому середовищі. Наявний у літературі матеріал показує, що на особливостях алокації в першу чергу позначається характер стрес-факторів. Одні з них викликають компенсаторну адаптацію зі збільшенням значень коефіцієнтів алометрії, інші – загальне пригнічення й тоді коефіцієнти алометрії стають менше 1.

Дані структурної морфометрії й алометрії у сукупності дозволяють досить точно характеризувати особливості рослин [Скляр, Бондарева, 1999]. За широтним градієнтом від

Поліської підпровінції Європейської широколистяно-лісової геоботанічної області до Середньоросійської підпровінції Європейсько-Сибірської лісостепової геоботанічної області України було зроблено вибірки одновікового підросту *Acer platanoides* L. з обліком семи структурних й алометричних параметрів. При проведенні кластерного аналізу (рис. 3) встановлено, що вибірки сформували два основних кластери: один для Поліської та Середньоросійської підпровінцій Європейської широколистяно-лісової області, й другий – для Європейсько-Сибірської лісостепової області. Виявилися також характерні риси підросту при його зростанні в різних типах лісу в межах однієї геоботанічної підпровінції.

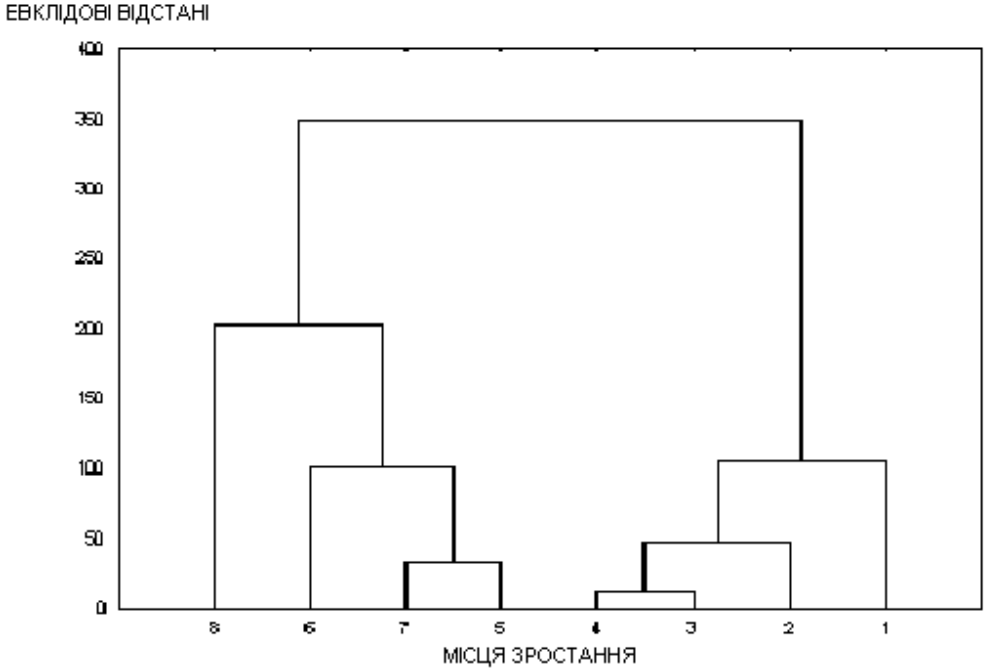


Рис. 3. Стан особин підросту *Acer platanoides* L. із різних геоботанічних підпровінцій за комплексом морфометричних параметрів на основі кластерного аналізу. 1, 2 – Поліська підпровінція Європейської широколистяно-лісової геоботанічної області; 3, 4 і 5 – Середньоросійська підпровінція Європейської широколистяно-лісової геоботанічної області; 6, 7 і 8 – Середньоросійська підпровінція Європейсько-Сибірської лісостепової геоботанічної області.

Fig. 3. The state of young growth of *Acer platanoides* L. from different geobotanical subprovinces by the complex of the morphometric parameters on the base of claster analysis. 1, 2 – Polissya subprovinces of the European broad-leaved-forest geobotanical region; 3, 4 and 5 – Central-Russian subprovinces of the European broad-leaved-forest geobotanical region; 6, 7 and 8 – Central-Russian subprovinces of the European-Siberian forest-steppe geobotanical region.

Один з аспектів алометрії пов'язаний з так званим золотим перетином. Золотим перетином називають таке співвідношення, при якому ціле (c) так відноситься до більшої його частини (b), як більша частина відноситься до меншої (a), тобто c:b = b:a. Співвідношення таких відрізків виражається дробом 0,618..., що у свою чергу веде до так званої послідовності Фібоначчі. Формально ряд Фібоначчі становить послідовність чисел, у якій кожен член, починаючи із третього, дорівнює сумі двох попередніх. Відношення двох сусідніх чисел у ряду Фібоначчі приблизно дорівнює 0,618. Виявилося, що цілий ряд співвідношень у морфологічній структурі рослин відповідають золотому перетину [Блохина та ін., 2005; Джан, 2006; Лаврус, 2007]. Імовірно, в основі цих закономірностей лежать біомеханічні передумови. Було показано, що побудова спіралей у квітках багатьох видів рослин, яка відповідає числам Фібоначчі, пов'язана з асиметрією поділу клітин [Klar, 2002].

Кореляційний аналіз

Одним із показників співвідношень між структурними частинами рослин є їх взаємна кореляція, яка оцінюється парним коефіцієнтом кореляції *r*. Кореляційний аналіз досить популярний у ботанічних дослідженнях [РОСТОВА, 2002]. Він дає інформацію не тільки про взаємозумовленість різних частин рослин, але може певною мірою вказувати на умови, в яких протікає онтогенез рослини. Слід мати на увазі, що парні коефіцієнти кореляції є нестійкими, змінюючись залежно від віку рослин, місць існування й у часі.

Основна сфера застосування парних коефіцієнтів кореляції – це встановлення відповідності у статусі різних частин рослин. Обчислення парних коефіцієнтів кореляції з одержанням матриці цих коефіцієнтів для досить великого числа морфопараметрів дозволяє зробити висновок про залежність коефіцієнтів і тим самим оцінювати загальну інтегрованість особин рослин. Одним із перших методів, запропонованих з цією метою, був метод кореляційних плеяд А.П. Терентьєва. Кореляційні плеяди дають можливість оцінювати рівень цілісності організму [ТИХОНОВА, ШЕМБЕРГ, 2004], але більш точно оцінити інтегрованість рослини та її цілісність дають можливість спеціальні індекси.

Найбільш ефективним є індекс морфологічної інтеграції, запропонований Ю.А. ЗЛОБІНИМ [2007]:

$$IP = \frac{B}{(n^2 - n)/2},$$

де B - число статистично достовірних коефіцієнтів кореляції у матриці, n - число параметрів.

Знаходить застосування й інший індекс, що оцінює загальну залежність кореляційної матриці:

$$G = (\sum_{|r|=>\alpha} |r|)/n$$

Під впливом стресу ступінь зкорельованості структур рослини змінюється. На цій основі був запропонований метод оцінки стану особини рослини – кореляційна адаптометрія [РАЗЖЕВАЙКИН, ШПИТОНКОВ, 2007].

Більшість літературних даних вказує, що інколи в стресових умовах у рослин підвищується ступінь залежності кореляційної матриці і, відповідно, інтегрованість морфологічної структури. За більш жорстких умов зростання залежність матриці зменшується [ТИХОНОВА, ШЕМБЕРГ, 2004]. Особливого аналізу вимагають випадки, коли у рослин за градієнтом наростання стресу мінливість ознак зростає, а їх скорельованість збільшується. Із суто математичної точки зору збільшення варіювання ознак повинне призводити до зниження коефіцієнта кореляції між ними, а значить вказувати на загальну дезінтеграцію організму. Була спроба (на основі математичного моделювання) пояснити цей парадокс різним реагуванням рослин на однофакторні й поліфакторні стреси [ГОРБАНЬ та ін., 1997]. Можливо й інше пояснення. Фактично будь-які стресові реакції рослини являють собою єдиний комплекс, у якому одночасно проявляються стресові й адаптаційні компоненти. Тому під впливом стресу можна спостерігати загальну мініатюризацію особин, непропорційну зміну окремих частин рослин як убік зменшення, так і збільшення [ЗЛОБИН, 2008]. За рахунок адаптаційних резервів у багатьох видів рослин легкі стреси підвищують рівень кореляційних зв'язків, а важкі стресові умови призводять до розпаду цілісності рослини, більшої самостійності її модулів та, як наслідок, зниження зкорельованості основних структурних частин. Доки не отримано достатню кількість фактичних даних, однозначного вирішення проблеми морфологічної інтеграції не має. Ця проблема потребує подальших досліджень.

Незважаючи на широке застосування кореляційного аналізу для вивчення формоутворення рослин, він не позбавлений серйозних недоліків. Рослини – організми багатоознакові й облік тільки 20 – 25 морфопараметрів призводить до одержання матриці

коефіцієнтів кореляції, що містить 400 і більше окремих коефіцієнтів. Для обробки інформації доводиться вдаватися до факторного аналізу або аналізу головних компонент, але і цей прийом не завжди допомагає при біологічній інтерпретації отриманого вихідного матеріалу. У багатьох випадках більш інформативним є метод канонічних кореляцій.

Канонічні кореляції

Математичні основи методу канонічних кореляцій були сформульовані ще в середині XX століття, але він довго не міг використовуватися у практиці прикладних досліджень у зв'язку з дуже великим обсягом обчислювальних робіт. В наш час метод канонічних кореляцій реалізований у ряді сучасних комп'ютерних програм.

На відміну від методу парних кореляцій, канонічні кореляції дозволяють обчислити кореляцію й рівень її статистичної вірогідності між двома групами морфологічних параметрів (списками змінних), зокрема, між параметрами вегетативної сфери рослин і параметрами, що характеризують стан генеративної сфери. Канонічний аналіз дозволяє також знайти канонічні ваги, що показують які зі змінних одного й іншого списків вносять найбільший внесок у загальний коефіцієнт канонічної кореляції. Перспективність цього методу продемонстрована у роботі Ю.А. Злобіна зі співавторами [2007].

У цілому, структурна морфометрія, в сполученні з алометрією і кореляційним аналізом, дозволяє найбільш повно підійти до розуміння закономірностей архітектури рослин у їх онтогенетичній динаміці та в еволюції.

Морфометричний аналіз форми рослин. Геометрична морфометрія

Одним з найбільш розпливчастих понять морфології рослин є поняття форми. Оцінка форм рослин, наприклад, листків, практично завжди визначається за суб'єктивним візуальним уявленням. Наприклад, навіть у вузьких фахівців немає однозначного визначення щодо відмінностей листків круглих, округлих, овальних. Основною задачею геометричної морфометрії є об’єктивізація такої оцінки органів рослин і розробка методів, що встановлюють розходження між різними формами. При цьому кожна виділена форма повинна бути інваріантна за відношенням до розміру, обертання й зміні просторового положення.

Завданням геометричної морфометрії є оцифровування форм об’єктів (у рослин це звичайно листки) з наступним об’єктивним аналізом, спрямованим на об’єднання подібних і відділення відмінних форм. Кінцевою змістовною метою є встановлення розходжень у формі як результаті еволюційного процесу, як специфічній ознаці таксона, як прояву різного онтогенетичного стану рослин або як наслідок суто біомеханічних причин.

В останні два десятиріччя геометрична морфометрія розвивається досить швидко, видано кілька монографій і безліч статей. Їх перелік можна знайти на сайті *http://www.public.asu.edu/~jmlinch-geomorph-index.html.* Геометрична морфометрія є досить специфічною галуззю морфології й у ній склалася власна система понять, термінів, пояснення яких наводиться у спеціальному тлумачному словнику [Slice et al.].

Початковим моментом при проведенні геометричної морфометрії є розміщення на попередньо відсканованому об’єкті міток (landmark) у певних точках об’єкта (рис. 4). Це дуже важливий момент. Він дотепер залежить від професіоналізму дослідника й, певною мірою, суб’єктивний. Мала кількість міток, розташованих у місцях, що не дають правильного уявлення про форму, спотворює й змінює форму об’єкта, а велика кількість міток створює шум, який перешкоджає при статистичній обробці точно диференціювати об’єкти. Хоча певні правила тут вироблено. Мітки варто розставляти в основних крайових точках, у точках перелому контуру форми й у біологічно суттєвих точках. Звичайно, у групі порівнюваних об’єктів (наприклад, листків), кількість міток та їх позицій повинні бути однозначно однаковими. Щоб уникнути суб’єктивності у положеннях міток, їх іноді рівномірно розставляють по контуру. Обсяг вибірок при проведенні порівняння форм методами геометричної морфометрії повинен бути досить великим. Фахівці рекомендують

використовувати вибірки обсягом у 4 рази більше, ніж кількість міток на одному об'єкті [ПАВЛИНОВ, МИКЕШИНА, 2002]. Сукупність всіх міток, що визначають форму частини рослини, іноді називають орбітою.

Для подальшого аналізу можуть використовуватися: а) координати міток у 2D або 3D просторі, б) кути між ними та в) відстані між ними. Результати представляють у вигляді матриці, у якій кожен рядок відповідає окремій мітці, а стовпчики – її значенням.

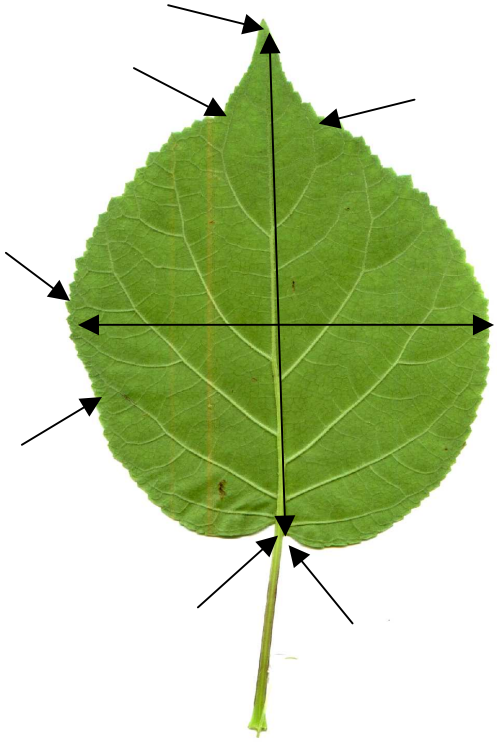


Рис. 4. Основні точки і відстань, яка оцінюється при морфометрії листків.

Fig. 4. The main points and distances evaluated by the leaf morphometry.

Технологія комп'ютерної обробки отриманих даних вимагає наявності еталонної форми для аналізованої групи об'єктів. Як такий еталон, звичайно, використовують середню конфігурацію. Процедура комп'ютерного аналізу форми об'єктів описана в спеціальних роботах по геометричній морфометрії [ROLHLF, MARCUS, 1993; ПАВЛИНОВ, 2001; ПАВЛИНОВ, МИКЕШИНА, 2002 та ін.]. Основними прийомами аналізу орбіт (матриць) міток є: метод моментів, генералізований прокрустовий простір і метод максимальної правдоподібності. Розглядаючи їх недоліки й переваги, J. RICHTSMEIER зі співавторами [2002] на модельному прикладі показали, що при наявності розходження у формі кожний із методів його виявляє, але у окремих методів кінцеві результати складніше зробити наочними й інтерпретувати. У принципі подібні результати дають і такі методи обробки як метод тонких пластин, деформації, тощо.

Для обробки вихідних даних використовуються комп'ютерні програми. З некомерційних програм можна рекомендувати комплекс програм TPS, розроблений у 2003 році F. ROHLF [*http://life.bio.sanysb.edu/morph/soft-tps.html*] (перша з них TPSDig дозволяє оцифровувати будь-які форми на площині як зі сканера, так і з комп'ютерного зображення у форматі JPG, а TPSRelv і ряд інших призначені для встановлення розходжень у формі об'єктів) і сучасну програму MORPHOMETRIKA версія 2.5, складену P.O'HIGGINS і доступну за адресою: *http://hyms.fme.googlepages.com/downloadmorphologica*. Всі ці програми мають гарний довідковий апарат.

Останні два десятиріччя розвитку геометричної морфометрії варто оцінювати як «саморозвиток»: пошук й удосконалення методів аналізу матриць координат міток. Роботи зі змістовного рішення суто ботанічних завдань за допомогою геометричної морфометрії поки що поодинокі. Так, П.А. Волкова та ін. [2003] на підставі оцифровування форми поперечного зрізу черешка листка одержали чітке розходження різних видів роду *Drosera*. Інформативним було використання методів геометричної морфометрії для встановлення розходжень у формі листків різних видів роду *Alnus* [Ильинский, Шипунов, 2005].

Варто мати на увазі, що метод геометричної морфометрії «лише встановлює розходження у формі, але не може пояснити походження цих відмінностей» [Richtsmeier et al., 2002:87]. Можливості і перспективність методів геометричної морфометрії в об'єктивізації форми, яка тривалий час оцінювалась дослідниками тільки суб'єктивно й візуально, незаперечні. Це один з напрямків морфометрії рослин, який активно розвиваються. Певною мірою цей напрямок доповнює аналіз топографічних відносин структурних частин рослин, аналізований за допомогою системи Ліденмайера (L-system) [Grubert, 2007].

Симетрія у формоутворенні рослин

Всім живим організмам, і рослинам у тому числі, властива тенденція формоутворення на основі радіальної або білатеральної симетрії. Вона є наслідком суто фізіологічних відносин: розташування метаболічно підлеглих структур при цьому виявляється рівноправним по відношенню до потоку органічних речовин, води й мінеральних речовин. Симетрія може розглядатися як ознака оптимального стабільного формоутворення, а відхилення від неї – як індикатор впливу на рослину стресових факторів.

Розрізняють наступні види асиметрії: а) флюктуююча асиметрія - випадкові незначні відхилення типово білатеральної структури від чіткої симетричності, б) антисиметрія – різний розвиток лівої й правої частини білатеральної структури при випадковому характері переваги або правої, або лівої частини, в) спрямована асиметрія, коли у всіх організмів даного виду в білатеральній структурі переважає завжди один тип асиметричності: лівий чи правий. Статистичні параметри, властиві цим видам асиметрії, представлені на рис. 5.

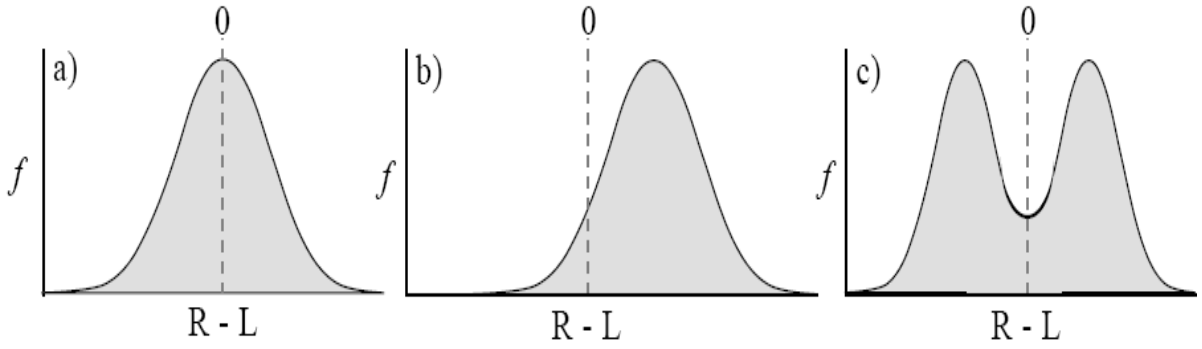


Рис. 5. Типи симетричної організації білатеральних структур (за Palmer, 2005).
L –лівий бік симетричної структури, R – правий бік симетричної структури. f – частоти; a – флюктуююча асиметрія: L –R = 0, нормальний статистичний розподіл, b - напрямок асиметрії: L – R ≠ 0, нормальний статистичний розподіл, c – антисиметрія: L – R = 0, рівномірний або бімодальний статистичний розподіл.

Fig. 5. Types of bilateral structure symmetry organization (after Palmer, 2005).
L –left side of the symmetry structure, R – right side of the symmetry structure. f – frequencies; a – asymmetry fluctuation: L – R = 0, the normal statistical distribution, c – anti-symmetry: L – R = 0, steady or bimodal statistical distribution.

Аналіз симетрії й асиметрії, починаючи із класичних робіт М.С. Гілярова [1944] й Van Valen [1962], широко використовується у роботах із зоології й палеонтології [Захаров, 1987 та ін.] і, частково, ботаніки. Аналіз сучасного рівня вивченості антисиметрії й спрямованої асиметрії виконаний A.R. Palmer [2005].

Основна увага при вивченні асиметрії приділяється аналізу флюктуюючої асиметрії: якщо значення коефіцієнта флюктуюючої асиметрії статистично достовірно відрізняється від величини його нормального варіювання, це вказує на появу несиметричності у будові звичайно симетричної структури. Показано, що це спостерігається при несприятливих умовах зростання рослини [PALMER, STROBECK, 2001]. Коефіцієнт флюктуюючої асиметрії зростає при зниженні життєвості рослин під впливом різних стресових факторів [KOZLOV et al., 1996; RAO et al., 2002; LLORENS, 2003; КИРИЛОВА та ін., 2006; СОЛДАТОВА, 2006; ЗОРИНА, 2008 та ін.]. На цій підставі вважається, що дані з флюктуюючої асиметрії придатні для біоіндикації якості середовища існування [ЗАХАРОВ та ін., 2000; LEUNG et al., 2000].

Але є й інші дані. Є.А. ВЛАСОВОЮ та ін. [2006] показано, що у *Potamogeton perfoliatus* L., навпаки, за умов зростання у забруднених водоймах симетричність листків ставала більше вираженою, тобто коефіцієнт асиметрії зменшувався. Це не ставить під сумнів сам по собі аналіз флюктуюючої асиметрії як індикатора формоутворення в рослин, але підкреслює, що відхилення від середньої норми, викликані різними типами стресових факторів, можуть бути спрямованими як убік збільшення асиметричності структури, так й убік її зниження.

Інтерпретація виявленого зсуву коефіцієнта флюктуюючої асиметрії не є простою. Було встановлено, що крім дії стресових факторів, асиметрія білатеральних і радіальних структур може виникати як наслідок епістаза генів, коли дія однієї алельної пари генів блокується іншою неалельною парою, що може спостерігатися внаслідок гібридизації та при деяких мікроеволюційних процесах [LEAMY, KLINGENBERG, 2005]. Ускладнює інтерпретацію й те, що у різних структурних частин живих організмів той самий стрес викликає неоднакові зсуви у вихідній симетричності [BADYAEV et al., 2005]. Морфометричний аналіз флюктуюючої асиметрії тільки виявляє факт її виходу за середню норму, але однозначно не встановлює його причину.

У нечисленних поки що в цьому напрямку ботанічних дослідженнях, основним об'єктом є листки рослин з їх вираженою білатеральною симетрією й рідше - пагони [KOZLOV, 2001]. При оцінці білатеральної асиметрії обліку підлягає дві групи параметрів: а) ті, що характеризують форму й б) ті, що характеризують розмір відповідно до лівої та правої частин білатерального органа. Це досягається за рахунок того, що відповідні виміри робляться в одиницях довжини, а кути вимірюються у радіанах. Явища симетрії й асиметрії радіальних структур (стебло) залишаються ще мало дослідженими.

Техніка обчислення величини коефіцієнта флюктуюючої асиметрії може бути різною. Вона базується на відстанях міток від центральної осі, на їх координатах або на кутах між ними. A.R. PALMER [1994] описав цілий ряд методів для обчислення коефіцієнта флюктуюючої асиметрії. Звичайно використовується коефіцієнт, що обчислюється за формулою:

$$FA = \sum(|L - R|/(L + R)/2),$$

де L й R абсолютні значення ознак, що враховують, відповідно для лівої й правої частини органа.

Популяційна оцінка виражається як середня арифметична FA для репрезентативної вибірки. Для встановлення наявності й вірогідності розходжень правої й лівої структури при флюктуюючій асиметрії застосовуються різноманітні методи багатомірної математичної статистики. Таких алгоритмів відомо вже більше 18 [PALMER, 1994, ГЕЛАШВИЛИ та ін., 2004]. Обчислення зручніше робити за спеціальним EXEL-бланком, розробленим A.R. PALMER і доступному для скачування за адресою: *http://www.biology.ualberta.ca/palmer/asym/FA/FA-Refs.htm*. Для зняття ефекту розміру найчастіше використовують логарифмічне перетворення первинних даних. Необхідна перевірка на тип статистичного розподілу, установлення наявності або відсутності спрямованої асиметрії й знаходження рівня статистичної вірогідності виявлених ефектів.

Динамічна морфометрія. Ріст

Морфометричні показники стану рослин можуть розглядатися за шкалою часу. Це призводить до нагромадження даних про ріст і формоутворення рослин як динамічних процесів, що охоплюють практично весь онтогенез. Традиційна описова морфологія рослин не включала аналіз ростових процесів рослин. Але з вивченням механізмів формоутворення й з'ясування їх істотних змін у процесі онтогенезу рослин, стало очевидним, що без оцінки особливостей росту рослин неможливо дати достовірну картину морфогенезу рослин у його динаміці. Ріст - інтегральне явище, що відображає рівень і співвідношення всіх фізіологічних і біохімічних процесів, які протікають у рослин, і одночасно ріст - кращий індикатор рівня життєздатності особин.

Ріст у загальному вигляді може бути визначений як збільшення розміру рослини і (або) його структурних частин. Основними параметрами, які характеризують ріст, є розмір фітомаси рослин, а також величина листкової поверхні, яка відображає рівень фотосинтетичного процесу.

Огляд основних методів аналізу росту рослин наведений у роботах J. KVET із співавторами [1971], G.C. EVANS [1972], R. HUNT [1978]. Аналіз ростових і формоутворювальних процесів проводиться у фазу активного росту (ділянка «лог-фази» у кривій росту). Необхідно від 3 до 5 – 7 обліків, які проводять із інтервалом в 5 – 7 днів.

Для одержання узагальнюючих показників росту рослин за різних умов використовуються наступні основні розрахункові формули:

$$AGR = (W_2 - W_1) / \Delta T,$$

де AGR – абсолютна швидкість росту, W_2 й W_1 - розмір фітомаси рослини відповідно у другий і перший терміни реєстрації, ΔT - інтервал часу в днях між першим і другим термінами реєстрації (розмірність параметра - г/доба). AGR використовується для аналізу росту рослин одного виду, що існують за різних умов, але він не придатний для широких міжвидових порівнянь. У цих випадках використовують інший параметр - відносну швидкість росту:

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / \Delta T,$$

де ln – натуральний логарифм.

Оскільки в рослин продукційний процес обумовлений листковою поверхнею, то як універсальний показник часто використовується «нетто-асиміляція», або «чиста продуктивність фотосинтезу», що обчислюється за формулою:

$$NAR = \frac{W_2 - W_1}{\Delta T} \cdot \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1},$$

де A – розмір листкової поверхні. Замість позначення NAR часто використовують позначення ULR, оскільки ріст оцінюється на одиницю ($см^2$, $м^2$) листкової поверхні рослини.

Природно, що ці три динамічних морфопараметри, зазвичай, тісно скорельовані між собою й рядом алометричних параметрів [POORTER, REMKES, 1990]. Як і при роботі із статичними морфопараметрами, при аналізі необхідно оцінювати їх середні значення, дисперсію, рівень варіювання [CAUSTON, 1994, POORTER, GARNIER, 1996]. За пропозицією D.R. CAUSTON й J.C. VENUS [1981] оцінка росту рослин за наведеними вище узагальнюючими параметрами, називається *класичним* підходом до аналізу росту.

Крім того, ріст рослини може бути охарактеризований кривими росту, у яких послідовно протягом онтогенезу відображений стан того або іншого метричного чи меристичного морфопараметра. Цей підхід запропоновано виділяти як *функціональний* аналіз росту, який завершують апроксимацією кривої росту логістичною функцією, експоненціальними поліномами I, II або III порядків (чи іншими математичними функціями) з метою одержання можливостей для прогнозування ростового процесу. Співвідношення метрик класичного й функціонального підходу представлені на рис. 6.

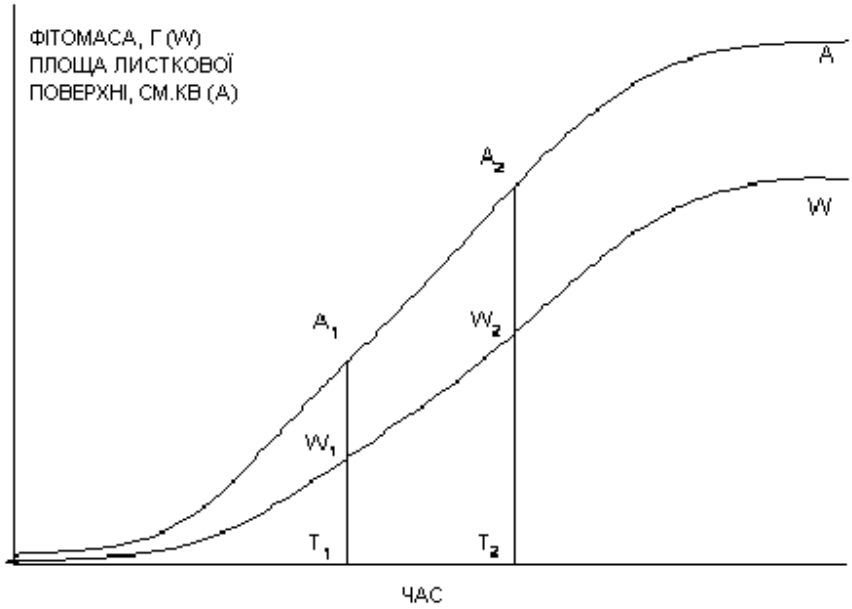


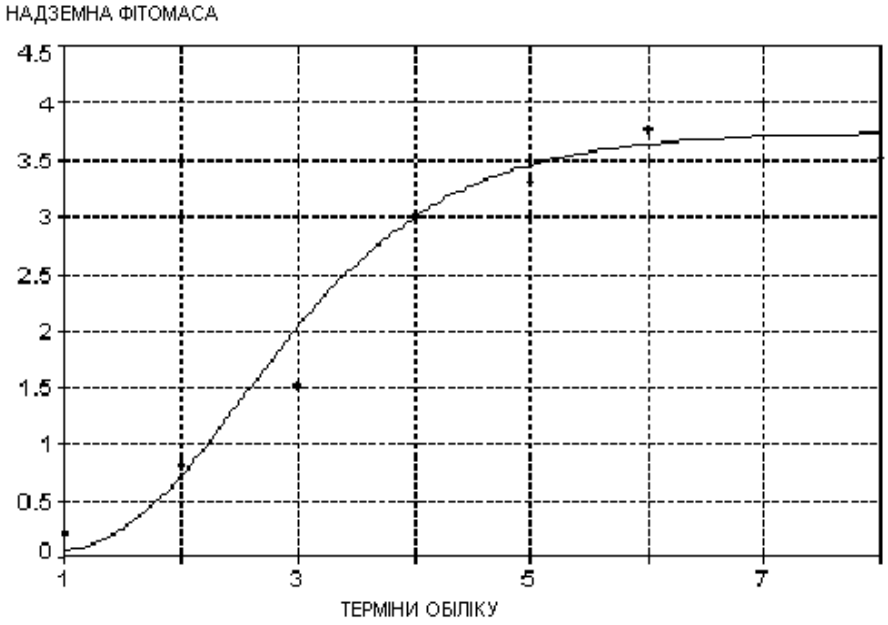
Рис. 6. Криві наростання фітомаси і листкової поверхні рослини і оптимальні точки реєстрації.

Fig. 6. The curves of increasing phytomass and plant leaf side with optimal point of registration.

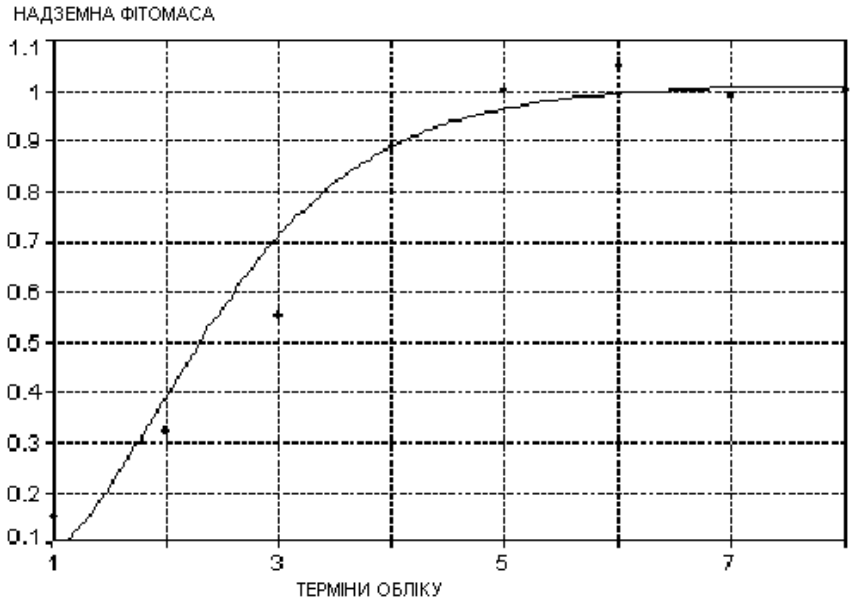
У *Vicia cracca* L., як видно з рисунку 7, криві росту при їх загальній подібності апроксимуються зовсім різними рівняннями: для ділянки без випасання: *log* y = 1,31 + 12,*3*e^{-x}, а для пасовища: log y = 0,01 + 7,13 e^{-x}. Це свідчить про варіабельність ростового процесу як вираження адаптованості рослин до різних умов зростання. Функціональний аналіз росту – проблема загальної морфометрії, яка активно розроблюється.

Хоча характер великої кривої росту рослин давно встановлений [ЗЛОБИН, 2004], з'ясування конкретних закономірностей сезонного й річного росту рослин різних життєвих форм є винятково важким завданням. З цього приводу R. HUNT [1979: 246] відмічав, що ріст – це «процес, що має занадто комплексний характер для його розуміння у деталях або взагалі немає необхідності розуміння цих деталей, але який практично значимий сам по собі як цілісне явище». Повністю із цим погодитися неможливо. Вивчення закономірностей росту в їх конкретному вираженні виправдано насамперед тим, що між ростом і продукційним процесом (а отже, і врожаєм) спостерігається найбільш тісна зкорельованість. Тому в багатьох випадках виявляється важливим установлення закономірностей ростового процесу певних рослин за певних умов із врахуванням генетичної обумовленості, еколого-ценотичного оточення як в цілому, так і його окремих компонентів, із оцінкою широти норми реакції ростових параметрів. Оцінка динамічних ростових параметрів дозволяє точніше визначати стратегії життя рослин [HUNT, CORNELISSEN, 1997, GARSIA-SERRANO et al., 2005].

Для проведення класичного й функціонального аналізу росту розроблені комп'ютерні програми [HUNT, PARSONS, 1974]. Їх огляд та оцінка можливостей подані у роботі R. HUNT зі співавторами [HUNT et al., 2002]. R. Hunt розробив спеціальний плагін для Exel, що дозволяє швидко проводити всі необхідні розрахунки для класичного аналізу росту рослин і доступний для некомерційного використання на сайті *http://aob.oupjournals.org/cgi/content/full/90/4/485/DC1*. Аналогічний текст програми на бейсику наведений у роботі Ю. ЗЛОБІНА [1992]. Функціональний аналіз росту зручніше за все проводити на основі комерційної програми TableCurve 2D фірми Systat.



А



Б

Рис. 7. Апроксимація кривих росту *Vicia cracca* на ділянці луки без випасання (А) и на пасовищі (Б) на основі семи строків обліку.

Fig. 7. Approximation of the growth curves for *Vicia cracca* on the meadow plot without grazing (A) and on the pasture (Б) on the base of seven registration terms.

Протягом онтогенезу рослин за рахунок росту змінюється їх габітус. У прикладних дослідженнях в агрономії здавна прийнято динаміку габітусу рослин реєструвати за особливими шкалами онтогенетичного стану, до етапів яких прив'язують певні технологічні операції щодо догляду за посівами й лучними травостоями. У країнах ЄС та в Україні найпоширеніша шкала ВВСН, використовуються й інші шкали. Їх опис поданий у роботі Ю.А. Злобіна й В.І. Прасола [1993]. У лісовому господарстві рослини в деревостані підрозділяють на класи росту. При вивченні динаміки форм дикоростучих трав'янистих рослин найбільш популярна шкала, основи якої розроблені Т.О. Работновим [1950].

Інструментарій у морфометрії

Робота в області морфометрії потребує від дослідника досить високої кваліфікації й досвіду. D.S. Hik зі співавторами [2003] і пізніше С.Г. Красовський і Р.В. Новицький [2005] навіть присвятили цьому окремі роботи про «ефект рук» у морфометричних дослідженнях. Необхідним є обладнання, що забезпечує точність при вимірах і зважуваннях: ваги, мірні стрічки й лінійки. Точність зважування залежить від розміру частини рослини, що зважується, вона повинна становити не менш 1 г, а для таких органів як листки й квітки іноді до 0,1 та 0,001 г. Ефективність рішень в області аналізу флюктуюючої асиметрії, як і ряду інших вище розглянутих проблем, вимагає особливо високої точності первинних вимірів. Для них необхідно мати спеціальне обладнання, до складу якого повинні входити електронний штангенциркуль із точністю промірів не нижче за 0,01 мм та «електронна рука» для знаходження координат точок у просторі 2D або 3D. Для визначення розміру листкової поверхні (за міжнародною згодою враховується тільки верхня поверхня листків) запропоновано багато прямих і непрямих методик [Алексеенко, 1959; Волков, Селевцев, 1959; Фулга, 1965; Боханова, 1969; Дороничев, 1969 та ін.].

Досліджувані рослини або їх частини можуть мати дуже різні розміри або знаходитися у різному онтогенетичному стані. У таких ситуаціях для одержання величин, придатних до порівняння, вихідні дані необхідно нормувати на одиницю розміру рослини або на одиницю терміну життя рослини.

У всіх випадках використання морфометрії вибірки повинні бути випадковими й репрезентативними, що забезпечується методикою добору зразків з оцінкою дисперсії [Василевич, 1974]. Рослини – багатоознакові біологічні об'єкти й для обробки отриманого матеріалу в більшості випадків необхідно вдаватися до багатомірних методів математичної статистики: кластерного аналізу, аналізу головних компонент і дискрімінантного аналізу. Вони корисні як для вирішення завдань таксономії й мікроеволюції [Miller, Venable, 2003], так і екології фітопопуляцій [Злобин, 2008].

Для виконання морфометричних досліджень запропоновано багато комп'ютерних програм. Крім вище згаданих, є інтегровані некомерційні програми для обробки вихідних даних в галузі морфометрії: PAST, розроблена Ø.HAMMER [*http://folk.uio.no/ohammer/past/index.html*], та IMP (інтегрований морфометричний пакет), версія 2002 року [http://www3.canisius.edu] та ін..

Висновки

Використання сучасного арсеналу методів морфометрії відкриває можливості, що дозволяють вирішувати широке коло питань від аналізу структури особин рослин до таксономічних і мікроеволюційних проблем. Фітоморфометрію неможна розглядати як альтернативу класичної описової морфології рослин. Це тільки одна із її граней, одна з активних «точок росту», що доповнює наші знання про ріст, формоутворення та загальну архітектуру будови рослинних організмів. Аналіз тенденцій розвитку морфометрії рослин показує, що цей напрямок вже став важливою й невід'ємною частиною сучасної морфології рослин.

Морфометричні дані дають можливість встановити структуру фітомаси рослин, що формується як результат певних особливостей алокації і є специфічною як для різних видів, так і для особин одного виду рослини за різних умов зростання. Морфометричний аналіз стану рослин виявився винятково корисним для оцінки життєздатності рослин і лежить в основі віталітетного аналізу, що широко використовується у популяційній біології рослин від водоростей до квіткових рослин [Александров, 2003, Панченко, 2006 та ін.]. Морфометричні дослідження дають інформацію, що часто не може бути отримана будь-яким іншим шляхом. Це в першу чергу:

1. Оцінка рівня продукційного процесу й росту рослин у їх морфогенетичних проявах з аналізом динаміки росту й формоутворення протягом онтогенезу.

2. Закономірності формоутворення рослин з кількісною оцінкою співвідношення окремих частин рослини як за розміром, так і за формою.
3. Встановлення масштабів мінливості й пластичності рослин та їх основних структурних частин з виявленням біорізноманіття на рівні особин і фенотипів рослин, тобто морфометричного, або розмірного, біорізноманіття в межах популяції і між різними популяціями.
4. Встановлення рівня стабільності й інтегрованості рослинного організму як вираження загальної життєздатності й адаптованості.
5. Оцінка стрес-стійкості рослин на основі методів морфометричної адаптометрії й флюктуючої асиметрії.
6. Рішення завдань таксономії й мікроеволюції.
7. Морфометричні дані виявляються незамінними при комп'ютерному моделюванні стійкості особин і популяцій рослин.

Список літератури

Александров В.В. Особенности морфоструктуры и комплекс морфометрических параметров жизненного состояния особей морской травы *Zostera nolthi* Hornem. // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 1-6.

Алексеенко Л.Н. К методике определения площади листьев многолетних трав // Докл. ВАСХНИЛ. – 1959. – Вып. 9. – С. 27-28.

Безделова А.Б., Безделова Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 296 с.

Блохина Н., Червячкова Е., Волкова П., Шипунов А. Изучение закономерностей листорасположения у разных видов растений // Матер. Беломорской экспед. Моск. гимназии на юго-западе. – 2005. – Вып. 5. – С. 1-7.

Бондарєва Л.М. Морфометричне дослідження стану *Phleum pratense* L. та *Alopecurus pratensis* L. на заплавних луках р. Сули // Матеріали XI з'їзду УБТ. – Харьків, 2001. – С. 44-45.

Боханова Н.С. Сравнительная оценка методов определения листовой поверхности древесных пород // Лесовед., 1969. – № 4. – С. 58-63.

Василевич В.И. Оценка точности определения биомассы в возможности экстраполяции полученных данных // Растит. Ресурсы. – 1974. – Т. 10. – С. 195-203.

Власова Е.А., Федорова Т.А., Щербаков А.В. Флюктуирующая асимметрия листа рдеста пронзеннолистного как индикационный показатель качества водной среды // Тезисы докл. XIII Международ. конф. студ., аспир. и молодых ученых. – Серия биол. – М.: МГУ, 2006. – С. 46-47.

Волков В.Я., Селевцев В.Ф. Расчет площади ассимиляционной поверхности огурцов // Физ. раст. – 1959. – Т. 6. – № 5. – С. 619-622.

Волкова П.А., Юфряков И.С., Шипунов А.Б. Анализ изменчивости различных видов росянки (Drosera, Droseraceae) методами классической и геометрической морфометрии // Матер. Беломорской экспед. – 2003. – Вып. 3. (http://herba.msu.ru/shipunov/belomor/2003/flora/dr_tps.htm)

Гелашвили Д.Б., Солдатов Е.Н., Чупрунов Е.В. Меры сходства и разнообразия в оценке флюктуирующей асимметрии билатеральных признаков // Поволжский экол. журн. – 2004. – № 2. – С. 132-143.

Гиляров М.С. О функциональном значении симметрии организмов // Зоол. журн. – 1944. – Т. 23, № 5. – С. 213-215.

Горбань А.Н., Смирнова Е.В., Чеусова Е.П. Групповой стресс: динамика корреляций при адаптации и организация систем экологических факторов – Рукоп. Депон. ВИНИТИ, 1997. – № 2434В97. – 54 с.

Джан Р.В. Филлотаксис: системное исследование морфогенеза растений. – М.: РХД, 2006. – 464 с.

Дороничев Н.И. Определение величины поверхности хвои адсорбционным способом // Лесовед. – 1969. – № 5. – С. 93-95.

Захаров В.М. Асимметрия животных. – М.: Наука, 1987. – 216 с.

Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. Здоровье среды: методы оценки. – М.: Центр экол. политики, 2000. – 68 с.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. – Казань: КГУ, 1989. – 146 с.

Злобин Ю.А. Анализ роста растений: агрономический аспект // С.-х. биол. – 1992. – № 3. – С. 36-43.

Злобин Ю.А. Репродуктивное усилие // Эмбриология цветковых растений. Т. 3. Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000а. – С. 247-251.

Злобин Ю.А. Репродуктивный успех // Эмбриология цветковых растений. Т. 3. Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000б. – С. 251-258.

Злобін Ю.А. Курс фізіології і біохімії рослин. – Суми: Унів. книга, 2004. – 464 с.

Злобин Ю.А. Структурная интеграция особей растений // Nauka: teoria i praktika. – Przemyśl. – Tym 4. – 2007. – S. 37-41.

Злобин Ю.А. Индивидуальное и популяционное реагирование растений на стрессовые факторы // Nowocz. Nauk. Osiągnięć. – Nauka i studia. – 2008. – Т. 12. – S. 37-43.

Злобин Ю.А., Прасол В.И. Периодизация онтогенеза культурных и сорных растений. – Сумы: ССХИ, 1993. – 65 с.

Злобін Ю.А., Кирильчук К.С., Тихонова О.М., Мельник Т.І. Взаємозумовленність формування вегетативної та генеративної сфер рослин: метод канонічних кореляцій // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 2. – С. 206-218.

Зорина А.А. Асимметрия березы пушистой островов Кижского архипелага // В сб. «Ломоносов – 2008». – 2008. – С. 9-10.

Ильинский В.В., Шипунов А.Б. Анализ изменчивости различных видов ольхи (Alnus, Betulaceae) методами классической и геометрической морфометрии // Ботан. журн. – 2005. – Т. 90, № 11. – С. 1720-1733.

Кириллова В.И., Логинов Н.В., Михайлов В.В., Соснов Д.А. Оценка качества в г. Чебоксары на основе флюктуирующей асимметрии березы повислой (*Betula pendula*) // В сб. «Совр. проблемы биол., химии и экол.». – Чебоксары, ЧГПУ, 2006. – С. 163-168.

Кирильчук К.С. Изменение жизненной стратегии в популяциях *Trifolium pratense* L. по пасквальному градиенту на пойменных лугах р. Псел //Матер. VIII Міжнар. наук.-практ. конф. "Наука і освіта". – Т. 17. – Екологія. – Дніпропетровськ: Наука і освіта, 2005. – С. 57-60.

Коваленко І.М. Популяції *Vaccinium vitis-idaea* L. в лісах Деснянсько-Старогутського національного парку // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 59. – № 5. – С. 535-541.

Кравсовский С.Г., Новицкий Р.В. «Эффект рук» и анализ морфометрических данных // Тез. Докл. Междунар. Пущинской школы-конф. молодых ученых. – Пущино, 2005.

Лаврус В. Золотое сечение – 2007 – http://n-t.ru/tp/iz/zs.htm.

Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия - новый аналитический подход к сравнению компьютерных образов // В кн.: «Информационные и телекоммуникационные ресурсы в зоологии и ботанике». – СПб, 2001. – С. 65-91.

Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. – 2002. – Т. 63, № 6. – С. 473-493.

Панченко С.М. Вплив зональних та ценотичних чинників на морфометрічни параметри *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank@Mart. // Наук. вісн. Чернівецького унів. – 2006. – Вип. 298. – С. 136-143.

Разжевайкин В.Н., Шпитонков М.И. Оценка уровня адаптации травянистых видов в условиях стресса методом корреляционной адаптометрии. – 2007. – http://adaptometry.narod.ru/tra.pdf.

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. / Сб. «Проблемы ботан.». – М.-Л.: Наука, 1950. – С. 465-483.

Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. – СПб: Изд. СПб унив., 2002. – 308 с.

Скляр В.Г., Бондарева Л.М. Оцінка морфологічної структури та життєздатності популяцій дрібного підросту в різних лісорослинних умовах Сумщини // Зб. наук. праць. – Біол. науки. – Суми, 1999. – С. 50-57.

Солдатова В.Ю. Флюктуирующая асимметрия березы плосколистной (Betula platyphylla Sukacz.) как критерий качества городской среды и территорий, подверженных антропогенному воздействию – Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Якутск, 2006. – 18 с.

Суле М. Аллометрическая изменчивость - теория и следствие // Журн. общ. биол. – 1984. – Т. 45, № 1. – С. 16-27.

Тихонова И.В., Шемберг М.А. Сопряженная изменчивость морфологических признаков сосны обыкновенной на юге Средней Сибири // Лесовед. – 2004. – № 1. – С. 48-55.

Фулга И.Г. Определение площади листьев у плодовых культур // Физ. раст. – 1965. – Т. 12, № 6. – С. 1104-1107.

Adams D.C., Rohlf F.J., Slice D.E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution" // Ital. J. Zool. – 2004. –Vol. 71. – P. 5-16.

Badyaev A.V., Foresman K.R., Young R. Evolution of morphological integration: developmental accommodation of stress-induced variation // Amer. Natur. – 2005. – Vol. 106, № 3. – P. 382-395.

Berthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. – 2007. – Vol. 99, № 3. – P. 375-407.

Broad L.R. Allometry and Growth // Forest Sci. – 1998. – Vol. 44, № 3. – P. 458-464.

Causton D.R. Plant growth analysis: a note on the variability of unit leaf rate (net assimilation rate) within sample // Ann. Bot. – 1994. – Vol. 74. – P. 513-518.

Causton D.R., Venus J.C. The biometry of plant growth. – L.: E.Arnold. – 1981. – 307 p.

Evans G.C. The quantitative analysis of plant growth. – Oxford: Blackwell Sci. Publ. – 1972. – 734 p.

Garsia-Serrano H., Escarré J., Garnier E., Sans F. A comparative growth analysis between alien invader and native Senecio species with distinct distribution ranges // EcoSci. – 2005. – Vol. 12, № 1. – P. 35-43.

Grubert M. Simulating plant growth. 2007. – http://www.acm.org/crossroads/xrds8-2/plantsim.html.

Hik D.S., Brown M., Dabros A., Weir J., Cahill J.F. Prevalence and predictability of handling effects in field studies: results from field experiments and meta-analysis // Amer. J. Bot. – 2003. – Vol. 90, № 2. – P. 270-277.

Hunt R. Plant growth analysis. – L.: E.Arnold Ltd., 1978. – 67 p.

HUNT R. Plant growth analysis: the rationale behind the use of the fitted mathematical function // Ann. Bot. – 1979. – Vol. 43. – P. 245-249.

HUNT R., PARSONS I.T. A computer program for deriving growth-functions analysis // J. Appl. Biol. – 1974. – Vol. 11, №1. – P. 297-307.

Hunt R., Cornelissen J.H. Components of relative growth rate and their interrelation in 59 temperate plant species // New Phytologist. – 1997. – Vol. 135, № 3. – P. 395-417.

HUNT R., CAUSTON D.R., SHIPLEY B., ASKEW A.P. A modern tool for classical plant growth analysis // Ann. Bot. – 2002. – Vol. 90, № 4. – P. 485-488.

JOLICOEUR P. The multivariate generalization of the allometry equation // Biometeics. – 1963. – Vol. 19. – P. 497-499.

KAPLAN D.R. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology // Amer. J. Bot. – 2001. – Vol. 88, № 10. – P. 1711-1741.

KOLLMANN J., DIETZ H., EDWARDS P.J. Allocation, plasticity and allometry // Perspectives in plant ecol., evolution and systematics. – 2004. – Vol. 6, № 4. – P. 205-206.

KLAR A.J.S. Plant mathematics: Fibonacci's flowers // Nature. – 2002. – Vol. 417. – P. 595.

KOZLOV M.V., WILSEY B.J., KORICHEVA I., HAUKIOJA E. Fluctuating asymmetry of Birch leaves increases under pollution impact // J. Appl. Ecol. – 1996. – Vol. 33, № 6. – P. 1489-1495.

KOZLOV M.V., ZVEREVA E.L., Niemelä P. Soot fluctuating asymmetry: a new and objective stress index in Norway spruce (Picea abies) // Can. J. Forest. Res. – 2001. – vol. 31, № 7. – 1289-1291.

KVĚT J., ONDOK J.P., NEČAS J., JARVIS P.C. Methods of growth analysis // In: Plant photosynthetic production. The Hague. – 1971. – P. 343-391.

LEAMY L.J., KLINGENBERG C.P. The genetic and evolution of fluctuating asymmetry // Annual Rev. Ecol. Evol. System. – 2005. – Vol. 36. – P. 1-21.

LEUNG B., FORBES M.R., HAULE D. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analysis involving multiple traits // Amer. Natur. – 2000. – Vol. 155. – № 1. – P. 101-115.

LLORENS L. Plant ecophysiological responses to experimentally drier and warmer conditions in European shrublands . – Bellaterra, 2003. – 242 p.

MARBA N., DUARTE C.M., AGUSTI S. Allometric scaling of plant life history // Proc. Nation. Acad. Sci. USA. – 2007. – Vol. 104. – P. 15777-15780.

MILLER J.S., VENABLE D.L. Floral morphometrics and the evolution of sexual dimorphism in *Licium* (Solanaceae) // Evolution. – 2003. – Vol. 57, № 1. – P. 74-86.

PALMER A.R. Fluctuating asymmetry analysis: a primer // In: T.A.Markov (ed.) "Developmental instability: its origins and evol. implication". – Kluwer, 1994. – P. 335-364.

PALMER A.R. Antisymmetry. – In: B. Hallgrimmson, B.K.Hall (eds.) "Variatio". – L.: Elsevier, 2005. – P. 359-398.

PALMER A.R., STROBECK C. Fluctuating asymmetry analyses revised. – Edmonton (Canada): Univ. Alberta, 2001. – 77 p.

POORTER H., REMKES C. Leaf area ratio and netassimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate // Oecologia. – 1990. – Vol. 83, № 4. – P. 1432-1439.

POORTER H., GARNIER E. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods // J. Exper. Bot. – 1996. – Vol. 47, № 9. – P. 1343-1351.

RAO G.Y., ANDERSSON S., WIDEN B. Developmental stability in Brassica cretica: the effect of crossing distance on fluctuating asymmetry in cotyledon morphology // Heredity. – 2002. – Vol. 88, № 3. – P. 197-202.

RICHTSMEIER J.T., DELEON V.B., LELE S.R. The promise of geometric morphometrics // Yearbook physiol. Anthropology. – 2002. – Vol. 45. – P. 63-91.

ROHLF F.J. TPS program. Ver. 1.39 // N.Y. Dept. Ecol. Evol. State Univ. N.Y., 2003.

ROLHLF F.J., MARCUS L. A revolution in morphometric // Trends in Ecol. Evol. – 1993. – Vol. 8, № 4. – P. 129-132.

SLICE D., BOOKSTEIN F., MARCUS L., ROHLF F. – http://life.bio.sunysb.edu/morph/glossary.

VAN VALEN L. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. – 1962. – Vol. 16, № 2. – P. 125-142.

WEINER J. Allocation, plasticity and allometry in plants // Perspectives in plant ecol., evolution and systematics. – 2004. – Vol. 6, № 4. – P. 207-215.

Рекомендує до друку
В.В. Корженевський

Отримано 13.10.2008 р.

Адреса авторів:
Ю.А. Злобін, В.Г. Скляр,
Л.М. Бондарєва, К.С. Кирильчук
Сумський національний аграрний університет
Кафедра ботаніки
вул. Кірова, 160
Суми, 40000
Україна
e-mail: kafbot_SNAU@mail.ru

Author's address:
Yu.A. Zlobin, V.G/ Sklya
L.M. Bondareva, K.S. Kyrylchuk
Sumy National Agrarian University
Botany Department
160 Kirova Str.
Sumy, 4000
Ukraine
e-mail: kafbot_SNAU@mail.ru