

Ю.А. Штирц

СИММЕТРИЧНЫЕ И АСИММЕТРИЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ *POPULUS NIGRA* L. S.L. В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКИХ ЭКОСИСТЕМ

Государственное учреждение «Донецкий ботанический сад»

Проведена оценка симметричных и асимметричных изменений как составляющих варьирования формы листовой пластинки *Populus nigra* L. s.l. в условиях городских экосистем. В вариабельность формы верхушки и срединной трети листовой пластинки асимметричные изменения вносят больший вклад, чем симметричные. Асимметричные изменения характеризуются проявлением флуктуирующей асимметрии, статистически значимая направленная асимметрия не выявлена. Максимальная степень изменчивости листовой пластинки, связанная с флуктуирующей асимметрией, приходится на верхушку листовой пластинки.

Ключевые слова: *Populus nigra*, листовая пластинка, морфогометрические индексы, флуктуирующая асимметрия, направленная асимметрия

Введение

Проблема симметрии (асимметрии) биологических объектов является одной из фундаментальных в современной биологии [5]. Симметрия морфологической структуры представляет собой повторение ее частей в различных положениях и конфигурациях [30]. Проверить равенство объектов или частей системы можно с помощью некоторого преобразования, которое совмещает равные объекты или части одного и того же объекта. Это означает, что объекты либо инвариантны относительно некоторых преобразований пространства, либо нет [5]. Симметрия объекта может быть охарактеризована совокупностью всех его преобразований симметрии, то есть таких преобразований, которые оставляют объект без изменения [30]. Возникновение билатеральной симметрии является важным эволюционным достижением, раскрывающим большие возможности для дифференцировки организма [7].

Изучению асимметрии из года в год посвящаются все больше работ. Интерес к этому феномену проявляется и как к общебиологическому явлению и как к мощному аппарату, имеющему широкое применение в прикладной биологии и, в част-

ности, в прикладной экологии [19]. Растения с билатерально-симметричными листьями могут выступать в роли объекта биоиндикации с использованием показателя флуктуирующей асимметрии [8, 10, 16 и др.]. Вместе с тем, вопрос о целесообразности применения флуктуирующей асимметрии для оценки стабильности развития растений и биоиндикации состояния окружающей среды является дискуссионным и требует детальных разработок. Ряд исследователей ставят под сомнение достаточную степень информативности данного показателя [9, 11, 15, 22, 36, 38–40].

Исследования симметричных структур сделали существенные вклады в эволюционную биологию, в частности, для изучения механизмов морфологической интеграции [23–29, 32, 34, 37].

Согласно описанию K.V. Mardia et al. [35] типов билатеральной симметрии, листовая пластинка большинства древесных растений представляет собой пример объектной билатеральной симметрии, так как ось симметрии проходит непосредственно через анализируемый объект. При данном типе симметрии относительное располо-

жение двух половин является составным аспектом симметрии целой структуры [30].

Populus nigra L. s.l. встречается в разнообразных биотопах, включая техногенные экосистемы различных типов, что дает возможность исследовать морфологическую изменчивость его листовой пластинки в зависимости от влияния тех или иных экологических факторов.

Данный вид проявляет высокую степень устойчивости в условиях города [14].

Цель и задачи исследований

Целью исследований являлось установление закономерностей изменчивости морфологических параметров листовой пластинки *P. nigra* и последующая оценка возможности их использования для биоиндикации состояния окружающей среды. Основной задачей данного этапа исследований являлся анализ симметричных и асимметричных изменений как составляющих варьирования формы листовой пластинки *P. nigra* в условиях городских экосистем.

Объекты и методики исследований

Материал собран в периоды листопада с 2012 по 2018 гг. на территории г. Донецка. Местами сбора листьев послужили территория городского парка, придорожные насаждения автомагистралей города с различной интенсивностью движения автотранспорта, придомовые территории многоквартирных домов. Периоды листопада выбраны с целью рандомизации выборки. Сбор листьев осуществлялся с древесных растений зрелой стадии генеративного периода. Определение возрастного состояния деревьев проводилось по системе О.В. Смирновой и др. [18]. Объем выборки составил 210 листьев. Исследование асимметричных и симметричных изменений формы листовой пластинки *P. nigra* проведено методом геометрической морфометрии.

Листовые пластинки были отсканированы при помощи сканера Epson Perfection V33. Листовую пластинку при сканировании размещали таким образом, чтобы линия, соединяющая место прикрепления черешка и верхушку листовой пластинки, располагалась вертикально. Оценка асимметрии листовой пластинки проводилась методом прокрустового анализа, являющегося аналогом двухфакторного дисперсионного анализа (образец \times сторона), с использованием програм-

мы SAGE (Symmetry and Asymmetry in Geometric Data) Version 1.21, специально разработанной для определения видов асимметрии морфогометрическим методом. Проведена оценка асимметрии с учетом двух ее видов: направленной и флуктуирующей.

Предварительно на оцифрованных изображениях с помощью компьютерной программы TPSDig 2.10 нанесены 38 меток по часовой стрелке. Первая метка была нанесена в месте прикрепления черешка, двадцатая – на верхушке листовой пластинки. Остальные метки (2–19, 21–38) были расположены по краю листовой пластинки таким образом, что образованные отрезки 2–38, 3–37, 4–36, 5–35, ..., 19–21 оказались параллельными и расположенными на равном расстоянии от соседних отрезков, а также были перпендикулярны линии, соединяющей место прикрепления черешка и верхушку листа. При такой расстановке метки 1 и 20 оказываются непарными и определяют расположение оси симметрии, преимущественно совпадающей со средней жилкой листовой пластинки. Остальные метки (2–19 и 21–38) являются парными билатерально-симметричными точками. Для более точного нанесения меток оцифрованные изображения визуальнo совмещали с «сеткой» при помощи программы Vitrite 1.1.1.

Создавалось два экземпляра оцифрованного изображения каждой листовой пластинки с целью дигитализации гомологичных точек в двукратной повторности, что является необходимым условием работы программы SAGE и позволяет оценить степень ошибки измерений.

Расположение меток на оцифрованном изображении листовой пластинки *P. nigra* отражено на рис. 1.

Морфогометрический метод предполагает трансформацию формы листовой пластинки и дальнейший статистический анализ с использованием данных Евклидова пространства в двухмерной системе координат. Суть данного метода заключается в использовании различий координат левых и правых гомологичных структур [4]. Одним из составляющих данного подхода является метод прокрустового выравнивания. При использовании этого метода сначала выстраивается зеркальное отображение каждой половины относительно оси симметрии, затем на основе метода наименьших квадратов – симметричная фигура.

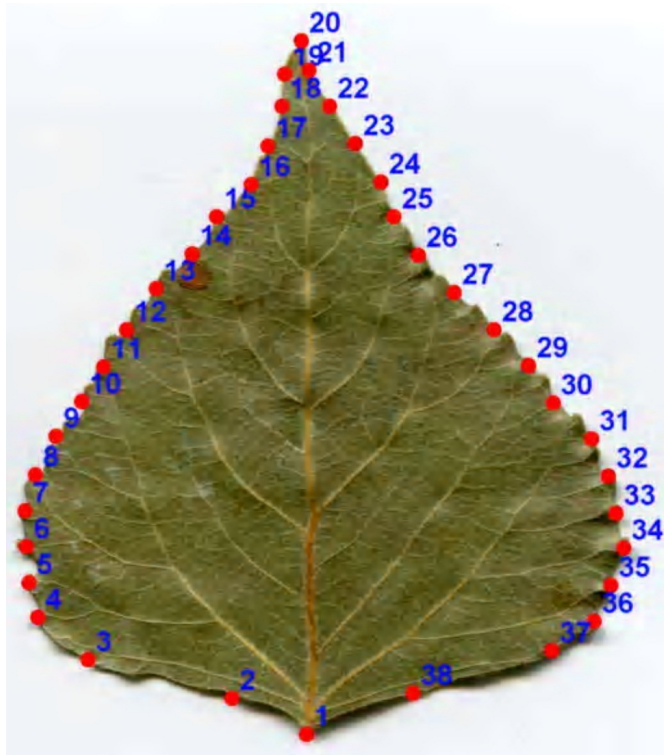


Рис. 1. Расположение меток (1–38) на оцифрованном изображении листовой пластинки *Populus nigra* L. s.l.
Fig. 1. The location of the marks (1–38) on the digitized image of *Populus nigra* L. s.l. leaf blade

Морфогеометрические индексы асимметрии рассчитываются на основании прокрустовых остатков – величин отклонения координат выбранных билатерально-симметричных точек исходного образца от симметричной усредненной конфигурации (консенсуса) [1, 2, 4, 31]. Построение усредненной конфигурации производится с использованием метода наименьших квадратов таким образом, чтобы ее суммарные отличия от всех экземпляров в выборке были минимальны с учетом положения всех меток [12, 13].

Одно из преимуществ описываемого метода состоит в большом количестве степеней свободы, что связано с суммированием квадратов отклонений всех координат меток от соответствующих координат меток консенсуса вместо единственной суммы квадратов отклонений переменных от средней, используемой при проведении традиционного двухфакторного дисперсионного анализа [33]. Критерий Фишера, чувствительный к числу степеней свободы, повышает значимость уровня вероятности при проверке нулевой гипотезы [4].

Индекс флуктуирующей асимметрии оценивается по величине среднего квадрата взаимо-

действия факторов «образец» и «сторона», вычисляемой со степенями свободы $df = (n - 1) \times (2k + L - 2)$, где n – число образцов в выборке, k – количество пар билатерально-симметричных меток, L – количество меток на оси симметрии. Направленной асимметрии соответствует значение среднего квадрата фактора «сторона» с числом степеней свободы $df = (2k + L - 2)$. Средний квадрат фактора «образец» отражает индивидуальную изменчивость, число степеней свободы вычисляется, как и в случае флуктуирующей асимметрии, по формуле $df = (n - 1) \times (2k + L - 2)$. Ошибка измерения включает погрешность изображения и нанесения меток. Число степеней свободы ошибки измерения составляет $df = (r - 1) \times n \times [2 \times (2k + L) - 4]$, где r – количество повторных измерений [3, 31]. Для более точной оценки значений показателей флуктуирующей асимметрии, направленной асимметрии, индивидуальной изменчивости следует делать корректировку значений средних квадратов соответствующих факторов прибавлением (или вычитанием) значения ошибки измерения. Применительно к интерпретации результатов прокрустова дисперсионного анализа вариабельности листовой пластинки под индивидуальной изменчивостью следует понимать симметричные изменения ее формы.

При постановке прокрустова дисперсионного анализа использовался пермутационный тест с числом итераций 1000.

Чтобы проследить визуальную локализацию симметричных и асимметричных изменений листовой пластинки, с использованием программы SAGE проведен анализ составляющих изменчивости листовой пластинки методом главных компонент с воспроизведением тонких деформационных пластин в двухмерном пространстве. По мнению С.Г. Баранова [2], прокрустов анализ является мощным инструментом в феногенетическом анализе популяций древесных растений.

Исследование асимметрии живых организмов методами геометрической морфометрии в последнее время приобретает значительную популярность [30]. Методологический подход к выполнению исследований асимметрии морфогеметрическим методом детально описан в работах С.Р. Klingenberg [30], С.Р. Klingenberg et al. [31], С.Р. Klingenberg, G.S. McIntyre [33], Y. Savriama, С.Р. Klingenberg [37], С.Г. Баранова [1–3], С.Г. Баранова, Н.Е. Бурдаковой [4].

Результаты исследований и их обсуждение

Визуализация прокрустова совмещения меток исходных образцов и их зеркальных отражений изображена на рис. 2.

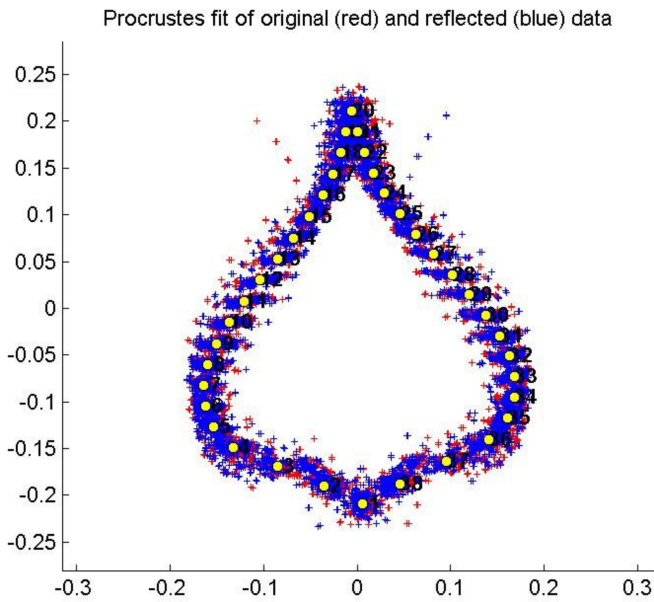


Рис. 2. Визуализация прокрустова совмещения меток исходных образцов листовой пластинки и их зеркальных отражений: прозрачные точки – точки консенсуса листовой пластинки *Populus nigra* L. s.l. в условиях городских экосистем; «+» – обозначение исходных и отраженных меток

Fig. 2. Visualization of prokrust alignment of the labels of the initial samples of leaf blade and their specular reflections: transparent points – points of consensus of *Populus nigra* L. s.l. leaf blade in urban ecosystems; «+» – designation of the original and reflected labels

Результаты прокрустова дисперсионного анализа составляющих изменчивости формы листовой пластинки *P. nigra* в условиях городских экосистем приведены в табл. 1.

Согласно данным табл. 1, значения морфогео-метрических индексов флуктуирующей асим-

метрии листовой пластинки *P. nigra* и ее симметричных изменений статистически значимы для анализируемой выборки. Значение морфогео-метрического индекса направленной асимметрии статистически значимым не является.

Составляющие варьирования положения каждой в отдельности из анализируемых меток листовой пластинки *P. nigra* в условиях городских экосистем отражены в табл. 2.

В вариабельность положения двадцать одной метки листовой пластинки *P. nigra* из тридцати восьми анализируемых симметричные изменения вносят больший вклад, чем асимметричные (табл. 2). Из числа парных билатерально-симметричных меток для меток верхушки (18, 19, 21, 22) и срединной трети листовой пластинки (6–11, 29–34) (рис. 1) отмечено преобладание асимметричных изменений (флуктуирующая асимметрия) над симметричными.

Исходя из методических подходов, изложенных в работе С.Р. Klingenberg, G.S. McIntyre [33], данные табл. 2 не могут быть интерпретированы как вклад отдельных меток в общую вариацию.

Согласно результатам ранее проведенных исследований, вариабельность положения подавляющей части билатерально-симметричных меток листовой пластинки *P. nigra*, произрастающих в условиях отвалов вскрышных пород Докучаевского флюсо-доломитного комбината, определялась в большей степени симметричными изменениями формы листовой пластинки, чем асимметричными. Исключением в этом случае являлись метки, соответствующие верхушке листовой пластинки (19 и 21), суммарный вклад двух видов асимметрии (флуктуирующей и направленной) в вариабельность положения этих меток превышал симметричные изменения [21]. На наш взгляд, большее число меток, изменчивость поло-

Таблица 1. Результаты прокрустова дисперсионного анализа составляющих изменчивости формы листовой пластинки *Populus nigra* L. s.l. в условиях городских экосистем

Источник вариации	SS	dF	MS	F	p
Образец	0,38516736	7524	0,00084864	4,2968	0,000001
Сторона	0,0051818	36	0,00014394	0,72879	0,883080
Образец × сторона	1,48606524	7524	0,00019751	167,6598	0,000001
Ошибка	0,0178416	15120	0,00000118	–	–

Примечание: SS – сумма квадратов, dF – число степеней свободы, MS – средний квадрат, F – значение критерия Фишера, p – уровень значимости

Таблица 2. Составляющие варьирования положения анализируемых меток листовой пластинки *Populus nigra* L. s.l. в условиях городских экосистем

Номер метки	Образец, $\times 10^{-6}$	Сторона, $\times 10^{-6}$	Образец \times сторона, $\times 10^{-6}$	Ошибка, $\times 10^{-6}$
1	0,0000	0,0441	6,5265	0,0237
2	19,8143	0,0694	2,6960	0,0469
3	24,9439	0,0000	5,0323	0,0859
4	9,2800	0,0000	2,6542	0,0407
5	3,0298	0,0000	1,1261	0,0275
6	1,1697	0,0000	1,3808	0,0211
7	0,9525	0,0006	1,4982	0,0226
8	1,3316	0,0000	1,9022	0,0229
9	1,6400	0,0007	2,3243	0,0296
10	1,6744	0,0000	2,3944	0,0265
11	2,8008	0,0000	2,3120	0,0438
12	2,8609	0,0000	2,3288	0,0267
13	2,9571	0,0012	1,6476	0,0374
14	3,4201	0,0143	0,9951	0,0278
15	2,8904	0,0150	0,8370	0,0263
16	2,2111	0,0000	0,7730	0,0211
17	1,4865	0,0000	1,4607	0,0210
18	0,7494	0,0000	3,0247	0,0159
19	0,0000	0,0000	5,5795	0,0184
20	0,0000	0,0000	11,7040	0,0303
21	0,0000	0,0000	5,5795	0,0184
22	0,7494	0,0000	3,0247	0,0159
23	1,4865	0,0000	1,4607	0,0210
24	2,2111	0,0000	0,7730	0,0211
25	2,8904	0,0150	0,8370	0,0263
26	3,4201	0,0143	0,9951	0,0278
27	2,9571	0,0012	1,6476	0,0374
28	2,8609	0,0000	2,3288	0,0267
29	2,8008	0,0000	2,3120	0,0438
30	1,6744	0,0000	2,3944	0,0265
31	1,6400	0,0007	2,3243	0,0296
32	1,3316	0,0000	1,9022	0,0229
33	0,9525	0,0006	1,4982	0,0226
34	1,1697	0,0000	1,3808	0,0211
35	3,0298	0,0000	1,1261	0,0275
36	9,2800	0,0000	2,6542	0,0407
37	24,9439	0,0000	5,0323	0,0859
38	19,8143	0,0694	2,6960	0,0469

жения которых определяется преимущественно симметричными изменениями, связана с возрастанием разнообразия формы листовой пластинки как проявлением онтогенетической тактики в менее благоприятных для вида условиях отвалов Докучаевского флюсо-доломитного комбината.

Возрастание общей изменчивости признака при ухудшении экологических условий является случаем проявления дивергентной онтогенетической тактики. Также возрастание общей измен-

чивости признака в менее благоприятных условиях можно трактовать как поиск путей морфологической адаптации [17]. Следует учитывать, что отвалы Докучаевского флюсо-доломитного комбината характеризуются щелочной реакцией эдафотопы [6]. Согласно литературным данным [20], почвами, наиболее пригодными для *P. nigra*, считаются почвы с pH = 6–7.

Симметричные изменения листовой пластинки *P. nigra* могут быть описаны двадцатью главными компонентами ковариационной матрицы. Первая компонента описывает 55,51 % изменения формы, вторая – 30,07 %. Суммарно первая и вторая компоненты отражают 85,58 % симметричных изменений формы листовой пластинки. Вклад каждой из остальных 18 компонент не превышает 10,00 %.

Визуализация локализации симметричных изменений листовой пластинки *P. nigra* в условиях городских экосистем, полученная в результате проведения анализа главных компонент с воспроизведением тонких деформационных пластин в двухмерном пространстве, отражена на рис. 3 и 4.

По первой и второй компоненте ковариационной матрицы (рис. 3) максимальная степень симметричных изменений приходится на метки базальной части, по второй – также на метки срединной трети листовой пластинки *P. nigra*, но в меньшей степени, чем на метки базальной части (рис. 4).

Изменчивость, связанная с проявлением флуктуирующей асимметрии, также может быть описана двадцатью главными компонентами ковариационной матрицы. Первая компонента описывает 56,30 % изменения формы, вторая – 15,45 %. Суммарно первые две компоненты описывают 71,75 % изменения формы листовой пластинки, связанного с проявлением флуктуирующей асимметрии. Вклад каждой из остальных 18 компонент не превышает 10,00 %.

Визуализация локализации флуктуирующей асимметрии листовой пластинки *P. nigra* отражена на рис. 5–6.

По первой компоненте ковариационной матрицы (рис. 5) максимальная степень изменчивости листовой пластинки, связанная с флуктуирующей асимметрией, приходится на верхушку листовой пластинки; по второй компоненте – на ряд меток основания листовой пластинки (рис. 6).

PCA-implied deformation for individual variation (symmetric)

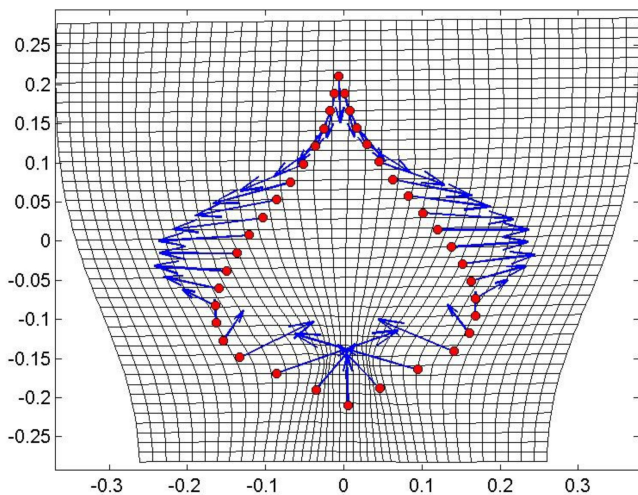


Рис. 3. Деформация тонкой решетки в двухмерном пространстве, отражающая симметричные изменения листовой пластинки *Populus nigra* L. s.l. в условиях городских экосистем. Для построения использована первая компонента ковариационной матрицы, объясняющая 55,51 % дисперсии прокрустовых остатков. Направление векторов соответствует направлению отклонения расположения меток от усредненной конфигурации (консенсуса) листовой пластинки, длины векторов пропорциональны степени отклонения

Fig. 3. The deformation of the thin lattice in two-dimensional space, reflecting the symmetric changes of *Populus nigra* L. s.l. leaf blade in urban ecosystems. For construction, the first component of the covariance matrix was used, explaining 55.51 % of the dispersion of procrust residues. The direction of the vectors corresponds to the direction of deviation of the location of the labels from the averaged configuration (consensus) of leaf blade, the length of the vectors is proportional to the degree of deviation

PCA-implied deformation for individual variation (symmetric)

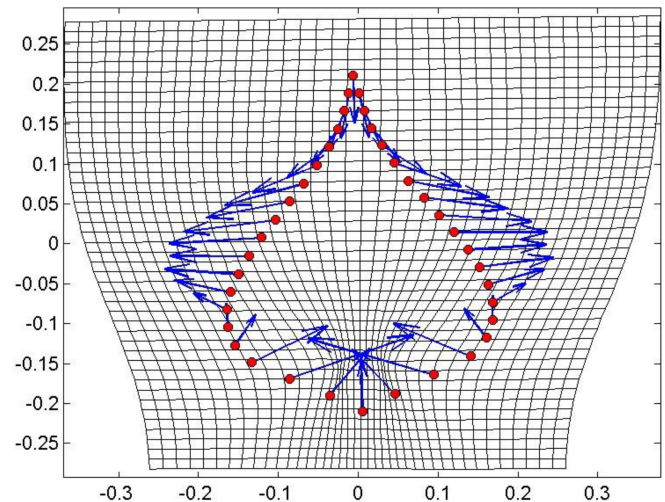


Рис. 4. Деформация тонкой решетки в двухмерном пространстве, отражающая симметричные изменения листовой пластинки *Populus nigra* L. s.l. в условиях городских экосистем. Для построения использована вторая компонента ковариационной матрицы, объясняющая 30,07 % дисперсии прокрустовых остатков. Направление векторов соответствует направлению отклонения расположения меток от усредненной конфигурации (консенсуса) листовой пластинки, длины векторов пропорциональны степени отклонения

Fig. 4. The deformation of the thin lattice in two-dimensional space, reflecting the symmetric changes of *Populus nigra* L. s.l. leaf blade in urban ecosystems. For the construction, the second component of the covariance matrix was used, explaining 30.07 % of the dispersion of procrust residues. The direction of the vectors corresponds to the direction of deviation of the location of the labels from the averaged configuration (consensus) of leaf blade, the length of the vectors is proportional to the degree of deviation

PCA-implied deformation for individual x side interaction (fluctuating asymmetry)

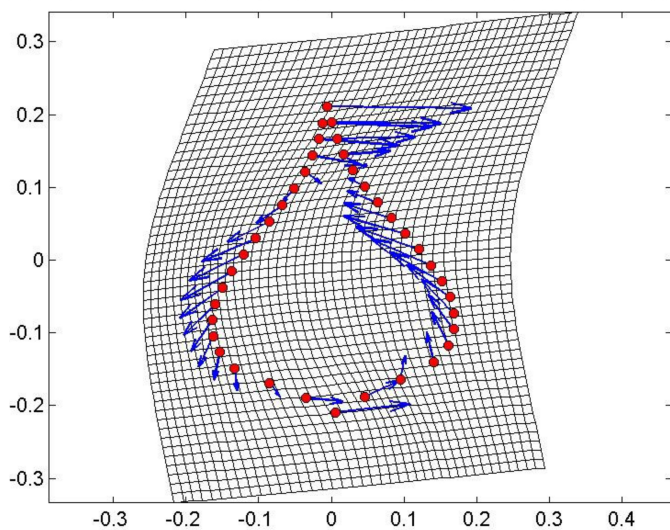


Рис. 5. Деформация тонкой решетки в двухмерном пространстве, отражающая флуктуирующую асимметрию листовой пластинки *Populus nigra* L. s.l. в условиях городских экосистем. Для построения использована первая компонента ковариационной матрицы, объясняющая 56,30 % дисперсии прокрустовых остатков. Направление векторов соответствует направлению отклонения расположения меток от усредненной конфигурации (консенсуса) листовой пластинки, длины векторов пропорциональны степени отклонения

Fig. 5. The deformation of the thin lattice in two-dimensional space, reflecting the fluctuating asymmetry of *Populus nigra* L. s.l. leaf blade in urban ecosystems. For construction, the first component of the covariance matrix was used, explaining 56.30 % of the dispersion of procrust residues. The direction of the vectors corresponds to the direction of deviation of the location of the labels from the averaged configuration (consensus) of leaf blade, the length of the vectors is proportional to the degree of deviation

PCA-implied deformation for individual x side interaction (fluctuating asymmetry)

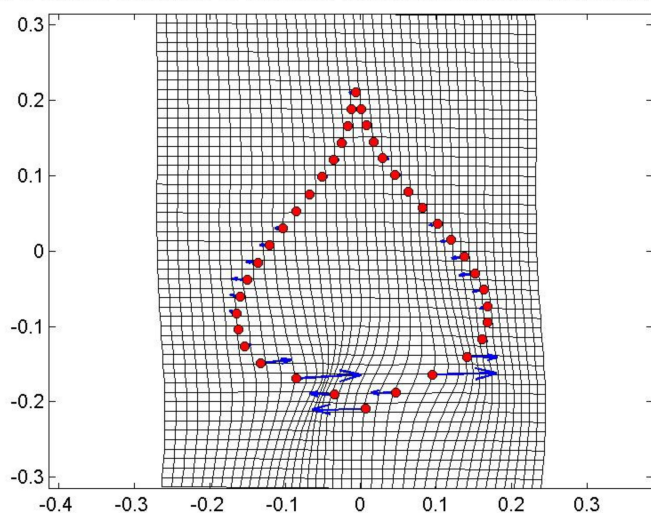


Рис. 6. Деформация тонкой решетки в двухмерном пространстве, отражающая флуктуирующую асимметрию листовой пластинки *Populus nigra* L. s.l. в условиях городских экосистем. Для построения использована вторая компонента ковариационной матрицы, объясняющая 15,45 % дисперсии прокрустовых остатков. Направление векторов соответствует направлению отклонения расположения меток от усредненной конфигурации (консенсуса) листовой пластинки, длины векторов пропорциональны степени отклонения

Fig. 6. The deformation of the thin lattice in a two-dimensional space, reflecting the fluctuating asymmetry of *Populus nigra* L. s.l. leaf blade in urban ecosystems. For the construction, the second component of the covariance matrix was used, explaining 15.45 % of the dispersion of procrustes residues. The direction of the vectors corresponds to the direction of deviation of the location of the labels from the averaged configuration (consensus) of leaf blade, the length of the vectors is proportional to the degree of deviation

Выводы

1. Вариабельность листовой пластинки *P. nigra* в условиях городских экосистем определяется симметричными и асимметричными изменениями ее формы, что подтверждается статистически значимыми морфогометрическими индексами. Асимметричные изменения характеризуются проявлением флуктуирующей асимметрии, статистически значимая направленная асимметрия не выявлена.

2. Из числа парных билатерально-симметричных меток в вариабельность положения меток верхушки и срединной трети листовой пластинки *P. nigra* в условиях городских экосистем асимметричные изменения вносят больший вклад, чем симметричные. Для остальных меток отмечено преобладание симметричных изменений положения над асимметричными.

3. Симметричные изменения как составляющие варьирования формы листовой пластинки *P. nigra* в целом в условиях городских экосистем затрагивают в большей степени базальную часть листовой пластинки. Максимальная степень изменчивости листовой пластинки, связанная с флуктуирующей асимметрией, приходится на верхушку листовой пластинки.

1. Баранов С.Г. Использование морфометрического метода для определения флуктуирующей асимметрии липы мелколистной // Биозащита и биобезопасность. 2014. Т. VI. С. 10–17.
2. Баранов С.Г. Феногенетический аспект асимметрии листовых пластин *Betula pendula* Roth // Науч. ведомости. Сер. Естеств. науки. 2016. N 11 (232), вып. 35. С. 10–20.
3. Баранов С.Г. Опыт использования программы MorphoJ для тестирования фенотипической и генотипической изменчивости (на примере популяций дуба черешчатого) // Экологическая генетика. 2016. Т. XIV, N 4. С. 3–13. DOI: 10.17816/ecogen 1443–13
4. Баранов С.Г., Бурдакова Н.Е. Оценка стабильности развития. Методические подходы: учеб. пособие. Владимир: Изд-во Владимир. гос. ун-та, 2015. 72 с.
5. Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Сб. науч. тр. Тольятти, 2004. Вып. 7. С. 45–59.
6. Жуков С.П. Растения, устойчивые к повышенной кислотности почв, в фитоценозах отвалов Донбасса // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. 2011. N 1(11). С. 230–234.
7. Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития: методологическое руководство для заповедников. М.: Центр экологической политики России, 2000. 66 с.
8. Зорина А.А. Формирование флуктуирующей асимметрии в процессе индивидуального развития *Betula pendula* // Принципы экологии. 2014. N 4. С. 31–52. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3901.

9. Коротеева Е.В., Веселкин Д.В., Куянцева Н.Б., Чащина О.Е. В градиенте влияния выбросов Карабашского медеплавильного комбината изменяется размер, но не флуктуирующая асимметрия листа березы повислой // Докл. РАН. 2015. Т. 460, N 3. С. 364–367.
10. Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. N 6. С. 441–444.
11. Лайус Д.Л., Грэм Д.Х., Католикова М.В., Юрцева А.О. Флуктуирующая асимметрия и случайная фенотипическая изменчивость в популяционных исследованиях: история, достижения, проблемы, перспективы // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биол. 2009. N 3. С. 98–110.
12. Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия – новый аналитический подход к сравнению компьютерных образов // Информационные и телекоммуникационные ресурсы в зоологии и ботанике. СПб., 2001. С. 65–90.
13. Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, N 6. С. 473–493.
14. Поляков А.К. Интродукция древесных растений в условиях техногенной среды. Донецк: Ноулидж (Донецкое отд.), 2009. 269 с.
15. Рахмангулов Р.С., Ишбирдин А.Р., Салпагарова А.С. Флуктуирующая асимметрия – показатель дестабилизации или поиск путей адаптивного морфогенеза? // Вестн. Башкирского ун-та. 2014. Т. 19, N 3. С. 831–834.
16. Савинцева Л.С., Егошина Т.Л., Ширяев В.В. Оценка качества урбаноcреды г. Кирова на основе анализа флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula* Roth) // Вестник Удмуртского университета. Биол. 2012. Вып. 2. С. 31–37.
17. Сафаргалина А.Т., Хусаинова С.А., Ишбирдин А.Р. Проявления стратегий жизни *Atriplex patula* L. в онтогенезе // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2011. Т. 13, N 5 (2). С. 112–114.
18. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Таронова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. Ч. I. С. 14–43.
19. Трубянов А.Б. Анализ показателей флуктуирующей асимметрии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 23 с.
20. Филимонова В.Д. Культура тополей за границей. М.: Гослесбуизбат, 1962. 135 с.
21. Штирц Ю.А. Симметричные и асимметричные изменения как составляющие варьирования формы листовой пластинки *Populus nigra* L. в условиях отвалов вскрышных пород Докучаевского флюсо-доломитного комбината // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. 2017. N 1–2. С. 41–55.
22. Black-Samuelsson S., Andersson S. The effect of nutrient stress on developmental instability in leaves of *Acer platanoides* (Aceraceae) and *Betula pendula* (Betulaceae) // Amer. J. of Botany. 2003. Vol. 90 (8). P. 1107–1112. DOI: 10.3732/ajb.90.8.1107.
23. Drake A.G., Klingenberg C.P. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // Am. Nat. 2010. Vol. 175. P. 289–301. DOI: 10.1086/650372.
24. Ivanović A., Kalezić M.L. Testing the hypothesis of morphological integration on a skull of a vertebrate with a biphasic life cycle: a case study of the alpine newt // J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol. 2010. Vol. 314. P. 527–538.
25. Jamniczky H.A., Hallgrímsson B. Modularity in the skull and cranial vasculature of laboratory mice: implications for the evolution of complex phenotypes // Evol. Dev. 2011. Vol. 13. P. 28–37. DOI: 10.1111/j.1525-142X.2010.00453.x
26. Klingenberg C.P. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration. Developmental instability: causes and consequences. New York, 2003. P. 427–442.
27. Klingenberg C.P. Morphological integration and developmental modularity // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2008. Vol. 39. P. 115–132. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110054
28. Klingenberg C.P. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a-priori hypotheses // Evol. Dev. 2009. Vol. 11. P. 405–421. DOI: 10.1111/j.1525-142X.2009.00347.x
29. Klingenberg C.P. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches // Nat. Rev. Genet. 2010. Vol. 11. P. 623–635.

30. Klingenberg C.P. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications // *Symmetry*. 2015. Vol. 7. P. 843–934. DOI: 10.3390/sym 7020843.
31. Klingenberg C.P., Barluenga M., Meyer A. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry // *Evolution*. 2002. Vol. 56. P. 1909–1920.
32. Klingenberg C.P., Debat V., Roff D.A. Quantitative genetics of shape in cricket wings: developmental integration in a functional structure // *Evolution*. 2010. Vol. 64. P. 2935–2951.
33. Klingenberg C.P., McIntyre G.S. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods // *Evolution*. 1998. Vol. 52 (5). P. 1363–1375.
34. Laffont R., Renvoise E., Navarro N., Alibert P., Montuire S. Morphological modularity and assessment of developmental processes within the vole dental row (*Microtus arvalis*, Arvicolinae, Rodentia) // *Evol. Dev.* 2009. Vol. 11. P. 302–311. DOI: 10.1111/j.1525-142X.2009.00332.x
35. Mardia K.V., Bookstein F.L., Moreton I.J. Statistical assessment of bilateral symmetry of shapes // *Biometrika*. 2000. Vol. 87. P. 285–300.
36. Premchand A., Mawri F., Gladstone S., Freeman D.C. Is fluctuating asymmetry a reliable biomonitor of stress? A test using life history parameters in soybean // *Int. J. of Plant Sciences*. 1998. Vol. 159 (4). P. 559–565.
37. Savriama Y., Klingenberg C.P. Beyond bilateral symmetry: geometric morphometric methods for any type of symmetry // *Evol. Biol.* 2011. Vol. 11. P. 280. DOI: 10.1186/1471-2148-11-280
38. Velickovica M., Perisica S. Leaf fluctuating asymmetry of common plantain as an indicator of habitat quality // *Plant Biosystems*. 2006. Vol. 140 (2). P. 138–145. DOI: 10.1080/11263500600756322.
39. Wilsey B.J., Saloniemi I. Leaf fluctuating asymmetry in tree-line mountain birches, *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*: genetic or environmentally influenced? // *Oikos*. 1999. Vol. 87 (2). P. 341–345. DOI: 10.2307/3546749
40. Wuytacka T., Wuytsa K., van Dongenc S., Baetenb L., Kardela F., Verheyenb K., Samsona R. The effect of air pollution and other environmental stressors on leaf fluctuating asymmetry and specific leaf area of *Salix alba* L. // *Environmental Pollution*. 2011. Vol. 159 (10). P. 2405–2411. DOI: 10.1016/j.envpol.2011.06.037

Поступила в редакцию: 14.02.2019

UDC 58.02:581.45:674.031.623.234.4

SYMMETRIC AND ASYMMETRIC CHANGES OF THE FORM OF *POPULUS NIGRA* L. S.L. LEAF BLADE IN THE CONDITIONS OF URBAN ECOSYSTEMS

Yu.A. Shtirts

Public Institution «Donetsk Botanical Garden»

An assessment of symmetric and asymmetric changes as components of the variation of the shape of the *Populus nigra* L. s.l. leaf blade in urban ecosystems is given. Asymmetrical changes make a greater contribution to the variability of the shape of the apex and the middle third of the leaf blade than symmetrical changes. Asymmetric changes are characterized by the manifestation of fluctuating asymmetry, a statistically significant directional asymmetry was not detected. The maximum degree of variability of the leaf blade associated with fluctuating asymmetry falls on the tip of the leaf blade.

Key words: *Populus nigra*, leaf blade, morpho-geometric indices, fluctuating asymmetry, directed asymmetry