

ФОРМА ЛИСТЬЕВ В КАЧЕСТВЕ БИОИНДИКАЦИОННОГО ПОКАЗАТЕЛЯ НАРУШЕНИЙ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ *BETULA PENDULA* ROTH В ГРАДИЕНТЕ АВТОТРАНСПОРТНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ (НА ПРИМЕРЕ Г. ВЛАДИКАВКАЗА РСО-АЛАНИЯ)

LEAF SHAPE AS A BIOINDICATIVE INDICATOR OF VIOLATIONS OF THE STABILITY OF *BETULA PENDULA* ROTH DEVELOPMENT IN THE GRADIENT OF ROAD POLLUTION (ON THE EXAMPLE OF VLADIKAVKAZ, RSO-ALANIA)

L. Sarkisyants
L. Bikbaeva
A. Tsutsieva

Summary. The regularities of morphogenesis of *Betula pendula* leaf plates in cenopopulations with varying degrees of technogenic transformation determined by the level of automobile load (AH) are investigated. The established nonspecific nature of the reaction of this type of bioindicator to technogenic stress [Zhuikova T.V., Popova A.S., Meling E.V., 2021], as well as the fact that road pollution is one of the main ones for it, [Guskov et al., 2000; Zakharov et al., 2000; Samecka-Cymerman et al., 2009] determine the relevance of research on the mechanisms of disruption of the stability of the development of the hanging birch in the territory of the RSO-Alania.

To assess the phenotypic response of *Betula pendula*, the leaves of plants of different biotopes were examined by methods of geometric morphometry (GM) after digitization procedures and placement of reference marks reflecting the location of anatomical structures, using programs of the TPS series developed by J. Rolf: tpsUtil32 and tpsDig232. The obtained landmark coordinate matrices were subjected to statistical processing using methods of multidimensional statistics. In the method of the main components, the main directions of the variability of the shape of the leaf of different biotopes are determined, related to the indicators of its width, the shape of the tip, as well as the position of the landmarks characterizing the places of departure of the lateral veins of the first order. Based on the results of canonical analysis, 3 groups of plants with similar patterns of formation were identified: with an egg-shaped organ (C3I–P3II), a diamond-shaped shape and a pointed tip (IIV и C3III), intermediate between the first two (IIII, PII). For an average sample of trees growing near highways with AHIV, a decrease in the width of the organ was noted in comparison with the group with AH1 with the formation of a diamond-shaped pointed shape. High indicators of the quality of discrimination, identified primarily

Саркисянц Лаура Ованесовна

Кандидат биологических наук, Северо-Осетинская государственная медицинская академия
laura.sarkisyants@mail.ru

Бибеева Лариса Владимировна

Доктор медицинских наук, Северо-Осетинская государственная медицинская академия
larissa.2012@yandex.ru

Цуциева Анна Леонидовна

Кандидат биологических наук, Северо-Осетинская государственная медицинская академия
annanedviga@mail.ru

Аннотация. В работе исследованы закономерности морфогенеза листовых пластинок *Betula pendula* в ценопопуляциях с различной степенью техногенной трансформированности, определяемой уровнем автомобильной нагрузки (АН). Установленный неспецифичный характер реакции данного вида-биоиндикатора на техногенный стресс [Жуйкова Т.В., Попова А.С., Мелинг Э.В., 2021], а также тот факт, что автотранспортное загрязнение является для него одним из основных [Гуськов и др., 2000; Захаров и др., 2000; Samecka-Cymerman et al., 2009], обуславливают актуальность исследований механизмов нарушения стабильности развития березы повислой на территории РСО-Алания.

Для оценки фенотипического отклика *Betula pendula* листья растений разных биотопов были исследованы методами геометрической морфометрии (ГМ) после процедур оцифровки и расстановки меток-ориентиров, отражающих расположение анатомических структур, с использованием программ серии TPS, разработанных Ф. Дж. Рольфом: tpsUtil32 и tpsDig232. Полученные матрицы координат лантмарков были подвергнуты статистической обработке с применением методов многомерной статистики. В методе основных компонент определены основные направления изменчивости формы листьев разных биотопов, связанные с показателями их ширины, степени удлиненности верхушки, а также положением ориентиров, характеризующих места отхождения боковых жилок первого порядка. На основании результатов канонического анализа выделены 3 группы растений со сходными паттернами формообразования: с яйцевидной формой органа (C3I, P3II), ромбовидной формой и остроконечной верхушкой (IIV, C3III), промежуточной между первыми двумя (IIII, PII). Для усредненной выборки из деревьев, произрастающих вблизи автодорог с AHIV, отмечено уменьшение ширины органа по сравнению с группой с AH1 с формированием ромбовидной остроконечной формы. Высокие показатели качества дискриминации, выявленные, прежде всего, для ценопопуляций с AH1 и AHIV, свидетельствуют о высокой прогностической способности методов геометрической морфометрии, позволяющей реко-

for cenopopulations with AHL and AHIV, indicate a high predictive ability of geometric morphometry methods, which makes it possible to recommend their inclusion in the protocols of phytomonitoring studies on the territory of the RSO-A.

Keywords: geometric morphometry, *Betula pendula* Roth, leaf plate shape, automotive load classes, Procrustean coordinates, methods of multidimensional statistics, permutation test, cross-validation test.

Введение

Возможность использования формы плоских билатерально-симметричных биологических объектов для оценки различий между ними продемонстрирована результатами широкого круга исследований в различных областях: систематике, биологии развития, эволюции как растительных, так и животных организмов [Klingenberg C.P., Monteiro L.R., 2005; Royer D.L., Meyerson L.A., Robertson K.M., Adams J.M., 2009; Viscosi V., Fortini P., Slice D.E., Loy A., Blasi C., 2009; Magrini S., Scoppola A., 2010; Viscosi V., Loy A., Fortini P., 2010; Klingenberg C.P., Duttke S., Whelan S., Kim M., 2012; Silva M.F.L., Andrade I.M., Mayo S.J., 2012; Galván-Hernández D.M., Lozada-García J.A., Flores-Estévez N., Galindo-González J., & Vázquez-Torres S.M., 2015; Mijnsbrugge K.V., Le Clercq R., Michiels B., 2016; Vander Mijnsbrugge K., Le Clercq R., Michiels B., 2016; Chitwood D.H., Otoni W.C., 2017; Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихина А.О., 2018; Coussement J.R., Steppe K., Lootens P., Roldán-Ruiz I., De Swaef T., 2018; Ilham R., Siham O., Ghizlane T., Najib B., Mohammed B., Yasmina E.B. 2020; Cheng S., Zeng W., Wang J., Liu L., Liang H., Kou Y., Wang H., Fan D., Zhang Z., 2021; Mediouni R.M., Said S., Ilias F., Gaouar S.S.B., 2021]. При этом фокус внимания исследований смещается из области субъективного описания с использованием различных метрических и меристических косвенных признаков к точной количественной характеристике формы. Последняя при этом рассматривается не только как мера филогенетического отклика данной системы, проявляющегося фенотипической пластичностью отдельных ее модулей или, напротив, стабильностью морфогенеза, но также может быть использована для анализа биоразнообразия в пределах определенных группировок (на видовом, популяционном, экосистемном уровнях) и идентификации таксономических групп. Для решения столь широкого круга задач актуально использование нетривиальных методологических инструментов, позволяющих, с одной стороны, исключить из количественного описания морфологии формы размерные характеристики, с другой, — обеспечить достижение высокозначимой оцен-

мывать их включение в протоколы фитомониторинговых исследований на территории РСО-А.

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, *Betula pendula* Roth, форма листовой пластинки, классы автомобильной нагрузки, прокрустовы координаты, методы многомерной статистики, перестановочный тест, тест перекрестной проверки.

ки различий по форме между сравниваемыми объектами. Одним из таких методов является геометрическая морфометрия (ГМ), основанная на количественном анализе формы на основании информации о положении гомологичных анатомических ориентиров — точек-ландмарков. Достоинства методов ГМ связаны с возможностями визуализации изменений формы, а также со значительной статистической мощностью метода, основанной на использовании ковариационных матриц координат ландмарков в статистическом анализе с использованием как параметрических, так и непараметрических методов.

Интересен аспект, связанный с возможностью использования ГМ в морфогенетическом мониторинге, основанном на изучении техногенной изменчивости формы биологических систем или их отдельных модулей в качестве отклика на развитие в антропогенно-трансформированной среде [Васильев А.Г., Васильева И.А., 2009; Жуков А.В., Штирц Ю.А., Жуков С.П., 2011; Савинцева Л.С., 2015; Рахмангулов Р.С., 2017; Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихина А.О., 2018; Приходько С.А., Штирц Ю.А., 2019; Приходько С.А., Штирц Ю.А., 2019]. При этом, что важно, авторы подчеркивают высокую эффективность метода в выявлении мелко-масштабных фенотипических различий между группами организмов [Viscosi V., Cardini A., 2011].

Цель настоящей работы заключалась в изучении возможностей внедрения методов геометрической морфометрии в фитомониторинговые исследования, основанные на выявлении флуктуаций формы листовых пластинок березы повислой, произрастающей на территориях с разной степенью техногенной нагрузки города Владикавказа Республики Северная Осетия-Алания.

Дизайн эксперимента предусматривал двухуровневую систему оценивания отклика растительных организмов на гетерогенные условия окружающей среды: с учетом пространственного и экологического аспектов.

Таблица 1. Условные обозначения и характеристики опытных участков

Название биотопа	Внутригородской район	Уровень АН (авт./час в светлое время суток)
СЗ1	Северо-Западный	Менее 50
СII	Северо-Западный	500–900
СIII	Северо-Западный	1100–1200
ПИ	Промышленный	500–900
ПИИ	Промышленный	1100–1200
ИI	Иристонский	Менее 50
ИIII	Иристонский	1100–1200
ИIV	Иристонский	2100–2400

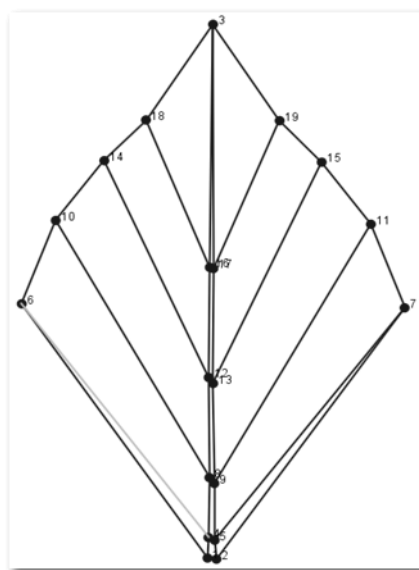


Рис. 1. Порядок расстановки меток-ландмарок (1–19) на оцифрованном изображении листовой пластинки *Betula pendula*, использованных для оценки ее изменчивости методами геометрической морфометрии

Материалы и методы исследования

Исследования проводились на территориях трех внутригородских районов города Владикавказ: Промышленного (П), Иристонского (И), Северо-Западного (СЗ).

Для реализации пространственного подхода в изучении межгрупповых фенотипических различий в выборке были включены листья укороченных побегов (брахибластов) деревьев, произрастающих на территории указанных районов; популяциям были присвоены обозначения в соответствии с местами сбора: П, И, СЗ.

В качестве косвенного экологического предиктора, определяющего состояние воздушного бассейна вы-

бранных территорий, использован показатель автомобильной нагрузки (АН).

Описание опытных территорий приведено в таблице 1.

Собранные листовые пластинки были отсканированы с использованием сканера Epson Perfection 2480, полученные изображения дважды оцифрованы с помощью программ tpsUtil и tpsDig2 Ф. Дж. Рольфа. Используемая в исследовании расстановка 19 гомологичных меток-ландмарок отражает расположение важных анатомических структур листа, применимых для описания изменчивости его формы (рис. 1).

Ландмарки 1 и 2 расположены в местах прикрепления черешка, 3 — отражает положение верхушки ли-

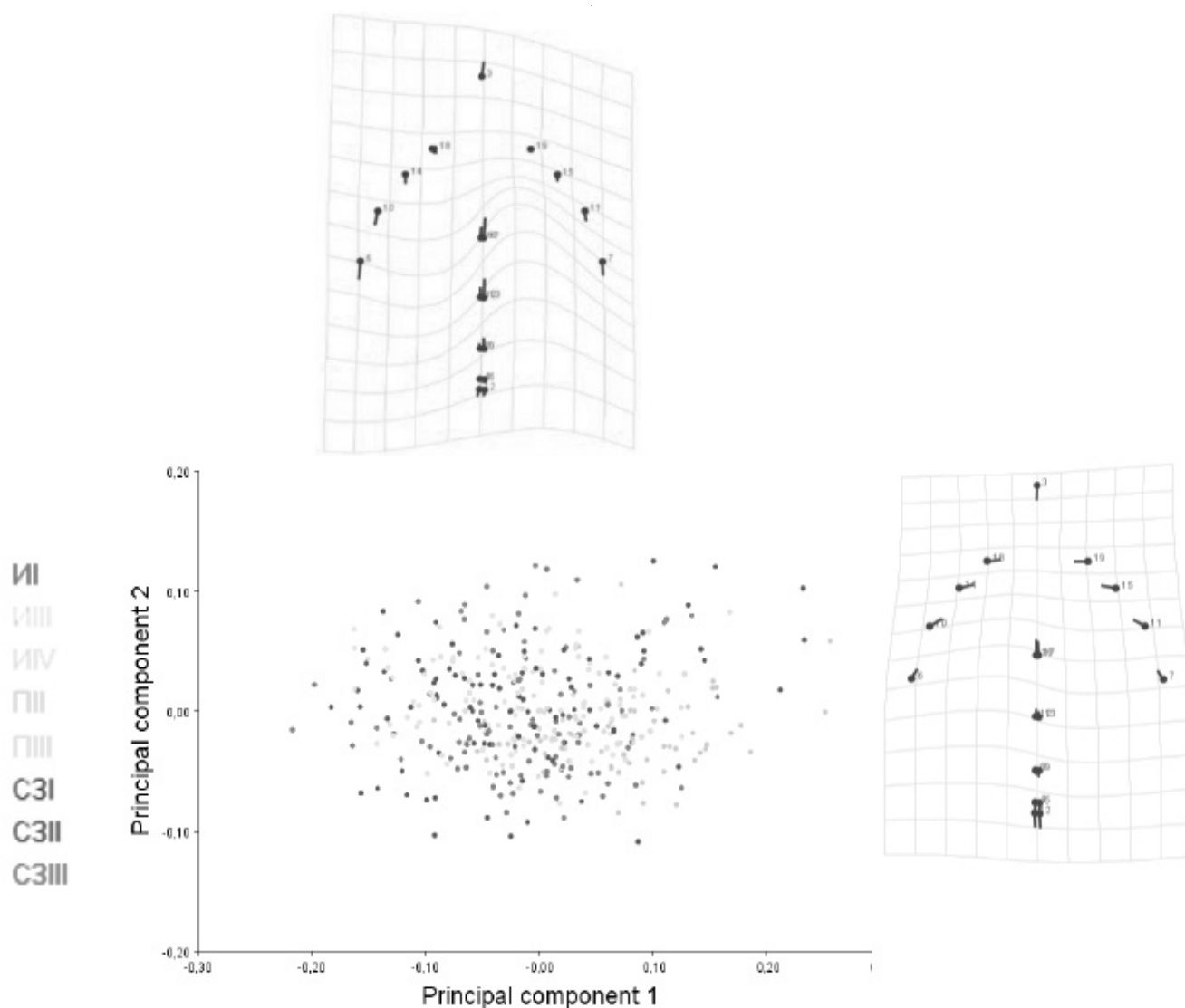


Рис. 2. Паттерны изменения формы листа березы повислой разных биотопов в морфопространстве первых двух главных компонент в методе PCA

ста, метки 4,5,8,9,12,13,16,17 характеризуют положение оснований четырех боковых жилок первого порядка, 6,7,10,11,14,15,18,19 — положение концов соответствующих жилок.

Конфигурации меток подвергались традиционной процедуре суперимпозиции с использованием генерализованного прокрустового анализа на основе обобщенных наименьших квадратов [Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L., 2004; Klingenberg C.P., 2011; Viscosi V., Cardini A., 2011; Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихина А.О., 2018]. Матрица прокрустовых координат лан্ডмарков использована для проведения стандартных методов многомерной статистики. С целью проверки нулевой гипотезы об отсутствии различий по форме листьев растений исследованных мест сбора применен

непараметрический дисперсионный анализ на основе критерия Краскела-Уоллиса. Для описания основных особенностей изменения формы листовых пластинок растений разных групп использован метод основных компонент (PCA), основанный на анализе комплексных переменных (PC), позволяющих описать большую часть вариаций в выборке [Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L., 2004; Viscosi V., Cardini A., 2011]. Межгрупповые различия паттернов изменения формы листьев березы исследованы в каноническом вариационном анализе. Точность классификации образцов оценивалась на основании данных дискриминантного анализа. При этом для оценки статистических различий средних значений множеств использованы перестановочный тест (permutation test) с 10000 повторных реплик и тест перекрестной проверки (cross-validation).

Таблица 2. Результаты определения обобщенных дистанций Махаланобиса и Прокрустовых дистанций в каноническом вариационном анализе межгрупповых различий по форме листа березы повислой*

	С3II	С3III	С3I	ПII	ИI	ИIII	ИIV	ПIII
С3II		<0,0001/ 0,0136	<0,0001/ 0,0005	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ 0,0002	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ 0,0004	0,0035/ 0,0052
С3III	1,972/ 0,047		<0,0001/ 0,0001	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ 0,1491	<0,0001/ <0,0001
С3I	2,485/ 0,067	2,800/ 0,062		<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0045	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ 0,0101
ПII	3,793/ 0,079	3,380/ 0,072	3,790/ 0,089		<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0001
ИI	2,49/ 0,064	2,331/ 0,059	2,525/ 0,045	2,944/ 0,060		<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0001
ИIII	3,622/ 0,104	3,394/ 0,113	3,683/ 0,121	1,954/ 0,055	2,699/ 0,092		<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ <0,0001
ИIV	2,781/ 0,059	1,622/ 0,026	3,437/ 0,077	3,133/ 0,061	2,682/ 0,063	3,347/ 0,102		<0,0001/ <0,0001
ПIII	1,643/ 0,053	2,282/ 0,056	1,995/ 0,042	3,500/ 0,100	2,333/ 0,059	3,497/ 0,135	3,045/ 0,077	

*Над чертой: числитель — результаты перестановочного теста при 10000 реплик для дистанций Махаланобиса между локалитетами;
знаменатель — результаты перестановочного теста при 10000 реплик для Прокрустовых дистанций между локалитетами
Под чертой: числитель — значения дистанций Махаланобиса;
знаменатель — значения Прокрустовых дистанций

Указанные расчеты произведены с помощью программ TPSrelw, PAST, MorphoJ [Klingenberg С.Р. 2011].

Результаты исследования и их обсуждение

Полученные в методе ANOVA, реализованном с использованием программы MorphoJ, значения критерия Краскелла-Уоллиса позволяют отвергнуть нулевую гипотезу о случайном характере отличий по форме между популяциями *Betula pendula* как отдельных мест сбора, так и объединенных по показателю AN ($Hch^2=1,46$, $p<0,05$).

Данное обстоятельство обосновывает возможность использования ковариационных матриц координат ландшафтов в методах многомерной статистики для установления межгрупповых различий.

Так, метод PCA показал, что первые четыре компоненты обуславливают 81,71% общей дисперсии формы, при этом на долю PC1 и PC2 совокупно приходится 60,24% (рис. 2).

В области положительного экстремума первой основной компоненты находятся преимущественно значения ИIII, второго — С3III, тогда как диаграммы

рассеяния, характеризующие направленность изменений формы листьев деревьев локалитетов С3I и ИI, несколько смещены относительно остальных в сторону отрицательных значений PC2. В целом, график характеризуется значительными зонами трансгрессии между точечными диаграммами всех образцов. Данное обстоятельство, очевидно, является проявлением генетической стабильности вида, а также определяющей роли фенотипической пластичности в проявлении особенностей признака формы листа.

Отметим, что вдоль наиболее значимой компоненты PC1 происходит сужение листовой пластинки при сжатии ее в апикальной части с тенденцией к формированию менее заостренной верхушки. Паттерны формогенеза вдоль PC2 характеризуются сжатием листа в средней и базальной частях при относительной стабильности апикальной с формированием остроконечной верхушки. Изменяемость формы листовой пластинки в морфопространстве главных компонент характеризуется также вариабельностью значений ландшафтов, находящихся в местах отхождения жилок: вдоль первой компоненты — преимущественно жилок первого и четвертого порядка, вдоль второй — третьего, четвертого. Данная тенденция согласуется с результатами, полученными в программе TPSrelw: наибольший вклад в дисперсию формы ассимиляционного

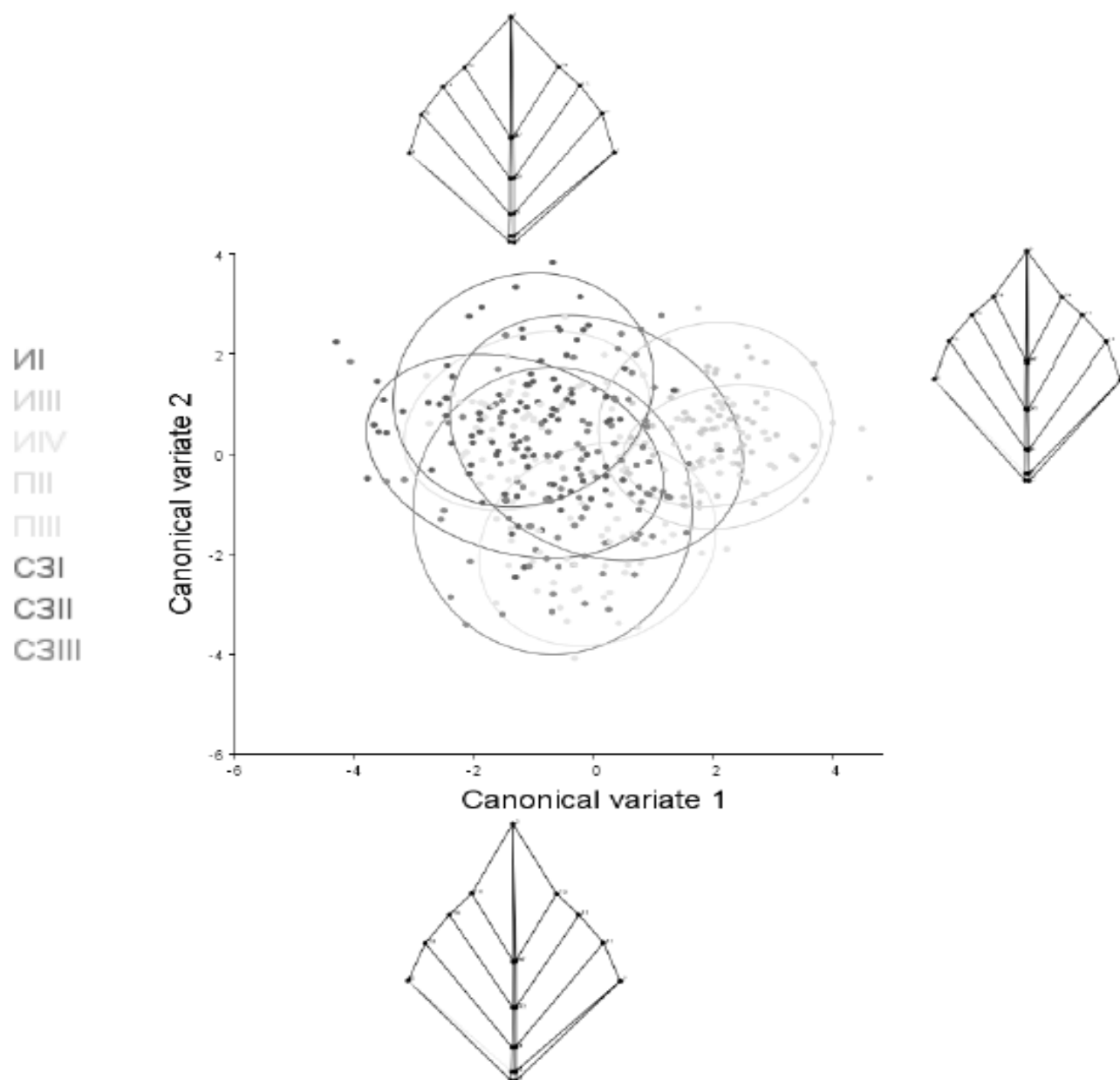


Рис. 3. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих форму листовой пластинки разных популяций березы повислой.

органа в основной части исследованных групп (ИIV, СЗIII, ПИИ, ИИ, ИИИИ) отмечен для ландмарок № 16 и 17. Последнее, вероятно, является отражением экологической чувствительности жилкования, на которую указывают многие авторы (Новрузова, 1968; D'Avila Freire de Cervalh, 1976; Васильев, Гольцова, 1979).

Стоит отметить заметную вариабельность значений компоненты PC1, характеризующую точечный график биотопа СЗII; при этом наибольшей плотностью расположения точек характеризуются диаграммы рассеяния образцов ИIV и ПИИ, что может являться отражением

противоположных онтогенетических стратегий деревьев данных популяций. Ранее нами выявлено существование различных адаптивных реакций березы повислой в условиях города Владикавказа [Саркисянц Л.О., 2019].

С целью оценки межгрупповых различий формы листа в каноническом вариационном анализе рассчитаны значения обобщенных неквадратированных расстояний Махаланобиса и Прокрустовых дистанций с проверкой значимости различий в пермутационном тесте при 10000 повторений (табл. 2).

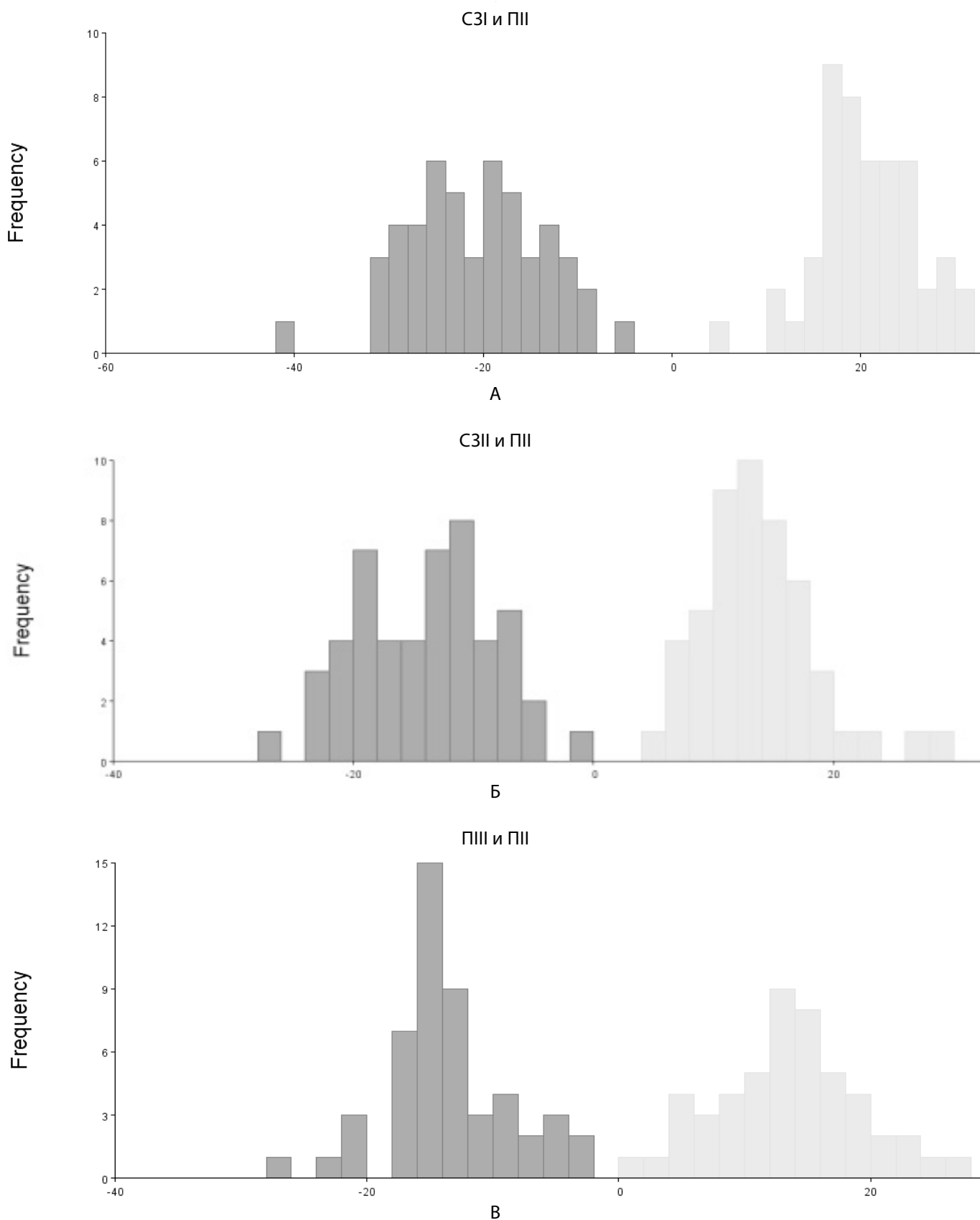


Рис. 4 (начало). Результаты дискриминантного анализа межгрупповых различий формы листа березы локалитетов с разной степенью техногенной трансформированности

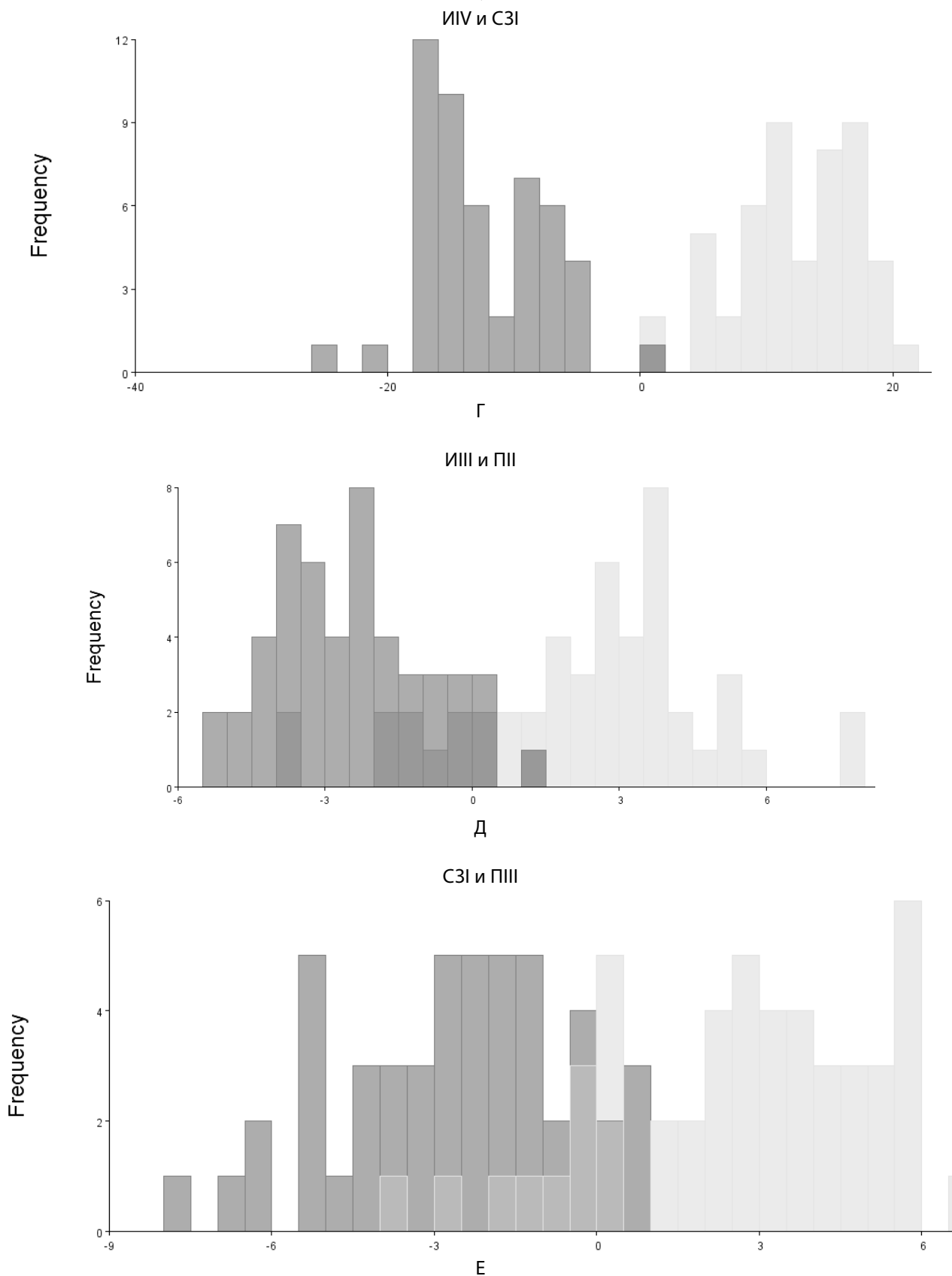


Рис. 4 (продолжение). Результаты дискриминантного анализа межгрупповых различий формы листа березы локалитетов с разной степенью техногенной трансформированности

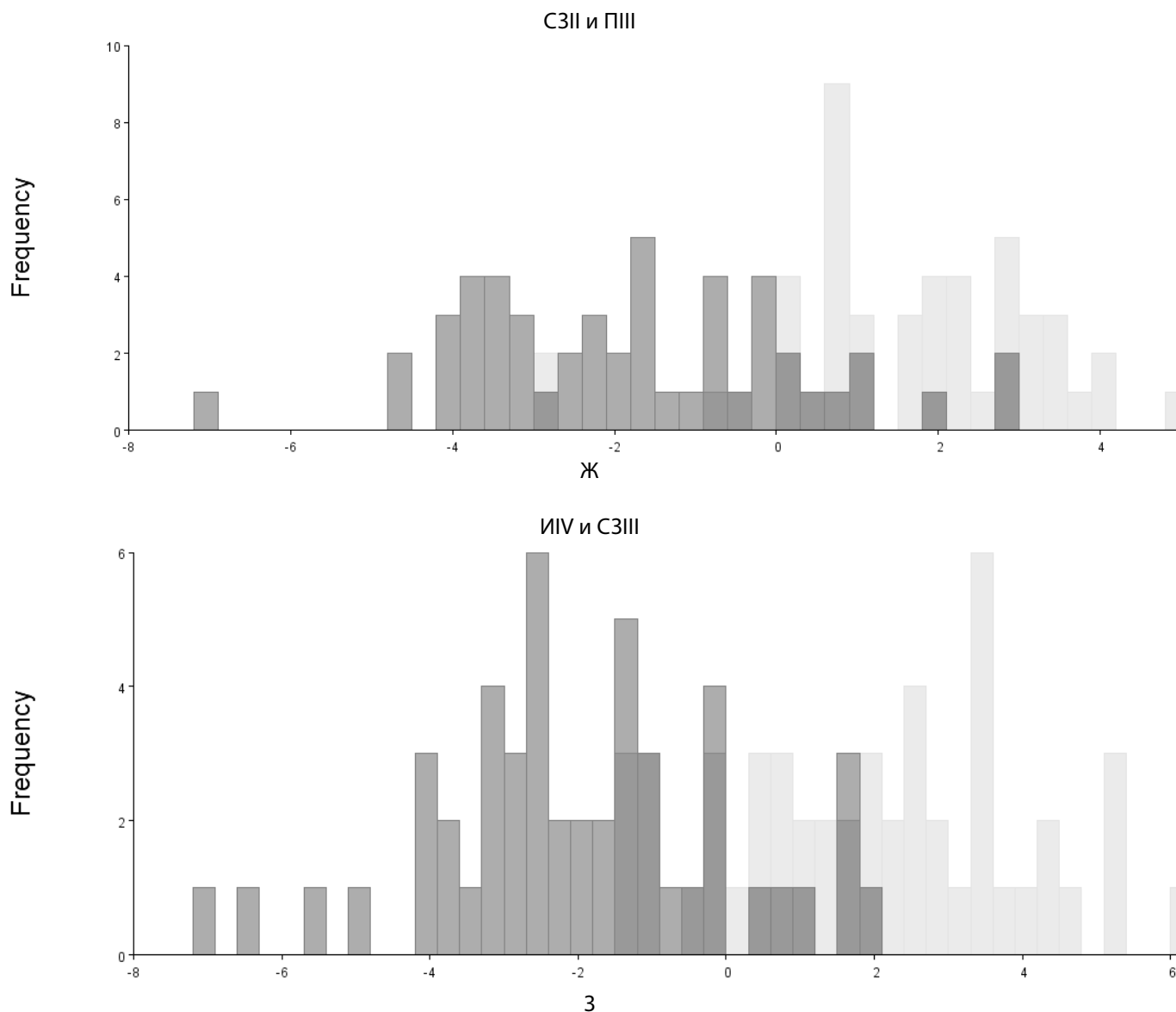


Рис. 4 (продолжение). Результаты дискриминантного анализа межгрупповых различий формы листа березы локалитетов с разной степенью техногенной трансформированности

Показано, что доля дисперсии первой канонической переменной составляет 46,10%, второй — 24,21% (рис. 3).

Эллипсоиды объединяют 95% особей выборки. Консенсусные конфигурации характеризуют основные направления изменения формы вдоль первых двух канонических переменных (CV1 и CV2)

Результаты анализа позволяют заключить, что в пространстве двух первых канонических переменных, описывающих около 70% общей дисперсии формы, удастся выделить три относительно обособленные группы. Первая включает места сбора СЗI-ПIII и ха-

рактеризуется наиболее положительными значениями CV2. Вторая в образованном морфопространстве расположена в области отрицательных значений CV2 и включает локалитеты ИIV и СЗIII. Третья группа разделяется вдоль первой канонической переменной и включает ПIII, ПII. Это позволяет предположить существование, как минимум, трех тенденций морфогенеза листа. Одна, характерная для первой группы, приводит к формированию яйцевидной формы органа с менее заостренной верхушкой и расширенной апикальной частью, вторая проявляется в ромбовидной форме с остроконечной верхушкой, третья может быть охарактеризована как промежуточная между описанными. Как видно из табл. 2, достоверность результатов

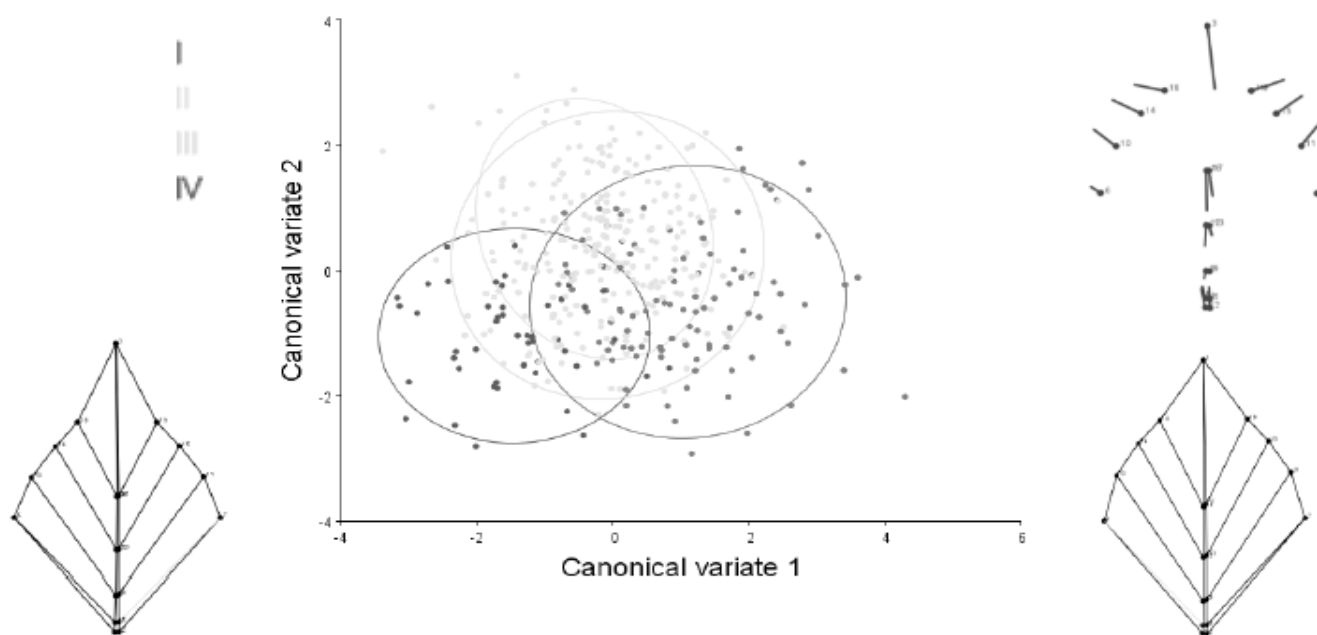


Рис. 5. Результаты канонического анализа Прокрустовых координат, характеризующих форму листовых пластинок различающихся уровнем АН популяций березы повислой.

канонического анализа по определению дистанций Махаланобиса и Прокрустовых дистанций подтверждается в большинстве перестановочных тестов. При этом выявленные в каноническом анализе закономерности межгрупповых отличий подтверждаются в другом методе многомерной статистики — дискриминантном анализе. Так, в попарном дискриминантном анализе, осуществленном в программе MorphoJ, доказаны с использованием показателя обобщенной дистанции Махаланобиса, с одной стороны, наибольшее сходство между популяциями С3II и ПIII (1,90), ИIV и С3III (1,98), ИIII и ПII (2,24), С3I и ПIII (2,29), с другой, — наибольшие различия между популяциями С3I и ПII (6,44/1035,64), С3II и ПII (5,28/696,73), ПIII и ПII (5,23/682,65), ИIV и С3I (4,97/616,98) (рис. 4).

При этом отмечается высокая точность дискриминации между выборками после теста перекрестной проверки (cross-validation).

На рис. 4 показаны гистограммы распределения значений дискриминантной функции для сравниваемых групп. Визуализированы частоты дискриминантных оценок, предсказанных с помощью перекрестной валидации.

Рисунки А-Г соответствуют результатам дискриминантного анализа пар локалитетов, характеризующихся наибольшими значениями дистанций Махаланобиса и Прокруста, рисунки Д-З, соответственно, — наимень-

шими значениями показателей близости между парами локалитетов

Наиболее высокие значения правильных отнесений при оценивании качества дискриминации с использованием программы PAST отмечены для локалитетов: ИIV (72%), ПII (90%), ИI (72%), С3I (74%). Данное обстоятельство, а также разделение между собой в морфопространстве канонических переменных образцов С3I, ИIV, ИIII (ПII), позволяют заключить, что в формировании особенностей листовых пластинок березы проявляется, прежде всего, экологический фактор, связанный с уровнем антропогенной трансформированности среды, при сравнении с пространственным аспектом.

Поэтому на следующем этапе методы многомерной статистики применялись к ковариационным матрицам прокрустовых координат выборок, сформированных по признаку АН, получивших в соответствии с этим условные обозначения АНI, АНII, АНIII, АНIV.

Результаты канонического вариационного анализа межгрупповых различий формы листовых пластинок деревьев, произрастающих в зоне влияния автомобильных дорог с разным уровнем АН, представлены на рис. 5 и в табл. 3.

Эллипсоиды объединяют 95% особей выборки. Консенсусные конфигурации соответствуют выборкам с АНI и АНIV. Показаны тенденции изменения формы

Таблица 3. Результаты определения межгруппового сходства показателей формы листа популяций *Betula pendula* на территориях с разным уровнем АН*

	I	II	III	IV
I		<0,0001/ <0,0001	<0,0001/ 0,0005	<0,0001/ <0,0001
II	1,822/ 0,054		0,0034/ 0,2060	<0,0001/ 0,0010
III	1,511/ 0,040	1,001/ 0,019		<0,0001/ 0,0028
IV	2,616/ 0,067	2,098/ 0,045	1,965/ 0,043	

*Над чертой: числитель — результаты перестановочного теста при 10000 реплик для дистанций Махаланобиса между локалитетами;
знаменатель — результаты перестановочного теста при 10000 повторений для Прокрустовых дистанций между локалитетами
Под чертой: числитель — значения обобщенных дистанций Махаланобиса
знаменатель — значений Прокрустовых дистанций

вдоль первой, наиболее значимой, канонической переменной

Наибольшие межгрупповые различия, выраженные в значениях дистанций Махаланобиса (2,62) и Прокрустовых дистанций (0,07), выявлены между локалитетами с АНI и АНIV. График рассеяния АНIV смещен в сторону более отрицательных значений вдоль обеих канонических осей. Между местами сбора со вторым и третьим уровнями автомобильной нагрузки отмечен самый низкий уровень значимости в перестановочном тесте для значений дистанций Махаланобиса ($p=0,0034$), а также отсутствие достоверности в аналогичном тесте для Прокрустовых дистанций ($p=0,206$). «Облака точек» этих образцов характеризуются большим количеством совпадающих значений в морфопространстве первой и второй канонических переменных, на долю которых совокупно приходится 88% общей дисперсии формы (рис. 5).

Качество дискриминации групп, выделенных на основе значений автомобильной нагрузки, вычисленное в дискриминантном анализе в программе PAST, составляет 58,3% при доле правильных отнесений к группе АНI, равной 71%, к группе АНIV — 78%; ниже значения, полученные для групп АНII и АНIII: 62 и 41% соответственно.

Отмеченные результаты свидетельствуют, прежде всего, в пользу высокой прогностической способности метода геометрической морфометрии в выявлении тенденций изменения формы листьев деревьев территорий, характеризующихся высокой степенью техногенной трансформированности.

Основные закономерности, которыми может быть охарактеризована изменяемость листовой пластинки

березы, произрастающей на территориях с высоким уровнем АН, связаны с сужением верхней части, формированием более ромбовидной формы с удлинённой верхушкой. Ранее авторами описаны сходные тенденции вытяжения листа растений территорий, характеризующихся загрязнением почв тяжелыми металлами как от сети промышленных предприятий, так и от автотранспорта [Савинцева Л.С., 2015; Рахмангулов Р.С., 2017; Жуйкова Т.В., Попова А.С., Мелинг Э.В., 2021]. В данном аспекте особый интерес представляют результаты исследований, демонстрирующие ингибирующий эффект тяжелых металлов в отношении процессов роста, связанный с более выраженным воздействием на деление клеток маргинальных меристем по сравнению с апикальными [Василевская Н.В. и др., 2011].

Таким образом, выявленные паттерны изменения формы органа могут служить отражением фенотипического отклика растений на цитотоксическое влияние загрязнителей воздуха, в частности, углекислого газа и тяжелых металлов, прежде всего, до распускания в фазах экспоненциального роста и расширения листьев. Однако возможен и другой механизм, связанный с нарушением скорости расширения предварительно сформированных клеток, когда их деление заканчивается, что также находит подтверждение в результатах ряда ранее осуществленных исследований [Dkhar J., Pareek A., 2014; Кулик К.Н., Исаков А.С., 2021].

Кроме того, следует отметить заметную роль в морфогенезе листа процессов формирования его сосудистой системы [Chitwood D.H., Otoni W.C. 2017]. Отражением данной тенденции может служить установленный в настоящей работе высокий вклад в вариабельность формы органа меток-ландмарок (16 и 17), характеризующих места пересечения дистальных вен и средней жилки листа.

ВЫВОДЫ

1. Дестабилизация развития вида *Betula pendula* в градиенте автотранспортного загрязнения на территории г. Владикавказа сопровождается изменениями направлений формообразовательных процессов листовых пластинок. Методами геометрической морфометрии удается установить статистически достоверное сужение листа с изменением формы от яйцевидной к ромбической с более вытянутой заостренной верхушкой на территориях с АНIV по сравнению с деревьями, испытывающими менее выраженное техногенное воздействие.
2. В пространственном аспекте на территории г. Владикавказа выделено три группы ценопопуляций, характеризующихся разными тенденция-

ми морфологических изменений формы листьев: СЗI–PIII; IIV–СЗIII; IIIII–PIII.

3. Наибольший вклад в изменимость формы листьев вносят ландромки 16 и 17, характеризующие положение на рахисе мест отхождения боковых жилок первого порядка апикальной части листа, что актуализирует исследования экологической пластичности сосудистой системы *Betula pendula*.
4. Отмечена более качественная дискриминация листьев деревьев локалитетов с пограничными значениями АН: 71% при АНI, 78% — АНIV, что позволяет рассматривать автотранспортное загрязнение в качестве экологического предиктора стабильности развития растений, а методы геометрической морфометрии рекомендовать для включения в программы экомониторинговых исследований ценопопуляций древесных растений РСО-А.

ЛИТЕРАТУРА

1. Василевская Н.В., Лукина Ю.М. Влияние техногенного загрязнения на динамику роста и мезоструктуру листьев *Betula czerepanovii* Orlova (мурманская область) // Ученые записки петрозаводского государственного университета. 2011. № 8. С. 14–18.
2. Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихина А.О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 471 с.
3. Васильев А.Г., Васильева И.А. Феногенетический мониторинг импактных популяций растений и животных в условиях антропогенного пресса // Научные ведомости. 2009. № 3 (58). С. 5–12.
4. Жуйкова Т.В., Попова А.С., Мелинг Э.В. Морфологическая изменчивость листьев *Betula Pendula* Roth в условиях техногенной трансформации окружающей среды // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 1. С. 65–73.
5. Жуков А.В., Штирц Ю.А., Жуков С.П. Оценка методами геометрической морфометрии морфологической изменчивости листовых пластинок *Betula Pendula* Roth в экосистемах с различной степенью антропогенной трансформации // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. 2011. № 1(11). С. 128–134.
6. Кулик К.Н., Исаков А.С., Новочадов В.В. Новые возможности анализа листовых пластинок деревьев-биоиндикаторов в оценке состояния окружающей среды в условиях аридной зоны // Известия нижевожского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование. 2021. № 1(61). С. 26–36.
7. Приходько С.А., Штирц Ю.А. Оценка изменчивости формы листовой пластинки *Populus nigra* L. S.L. в условиях промышленных отвалов методами геометрической морфометрии // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28, № 2. С. 219–229.
8. Рахмангулов Р.С. Морфологическая структура и изменчивость листьев березы (*Betula* L.) на высотном градиенте и в условиях антропогенной нагрузки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2017. 18 с.
9. Савинцева Л.С. Экологический анализ адаптивных механизмов растений в урбанизированной среде: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2015. 24 с.
10. Саркисянц Л.О. Исследование морфологического звена адаптивной реакции березы повислой (*Betula pendula*) на техногенно измененную среду обитания (на примере города Владикавказа, РСО-Алания) // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2019. № 1. С. 135–140.
11. Cheng S., Zeng W., Wang J., Liu L., Liang H., Kou Y., Wang H., Fan D., Zhang Z. Species delimitation of *Asteropyrum* (Ranunculaceae) based on morphological, molecular, and ecological variation // *Frontiers in Plant Science*. 2021. No 12. P. 681864. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.681864>.
12. Chitwood D.H., Otoni W.C. Morphometric analysis of *Passiflora* leaves: the relationship between landmarks of the vasculature and elliptical Fourier descriptors of the blade // *GigaScience*. 2017. Vol 6, No 1. DOI: <https://doi.org/10.1093/gigascience/giw008>
13. Coussement J.R., Steppe K., Lootens P., Roldán-Ruiz I., De Swaef T. A flexible geometric model for leaf shape descriptions with high accuracy // *Silva Fennica*. 2018. Vol 52, No 2. P 1–14. DOI: <https://doi.org/10.14214/sf.7740>.
14. Dkhar J., Pareek A. What determines a leaf's shape? // *EvoDevo*. 2014. Vol. 5 (47). DOI: <https://doi.org/10.1186/2041-9139-5-47>
15. Galván-Hernández D.M., Lozada-García J.A., Flores-Estévez N., Galindo-González J., & Vázquez-Torres S.M. Altitudinal gradient effect on morphometric variation and leaf symmetry of *Platanus mexicana* Moric // *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 2015. No 21(2). P. 171–183. DOI: [10.5154/r.rchscfa.2014.08.034](https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2014.08.034)
16. Ilham R., Siham O., Ghizlane T., Najib B., Mohammed B., Yasmina E.B. Phenotypic plasticity of leaf shape in selected and semi-domesticated genotypes as new tool of *Argania spinosa* L. Skeels breeding // *Acta fytotechn zootecn*. 2020. Vol. 23, No 3. P. 125–138. DOI: <https://doi.org/10.15414/afz.2020.23.03.125-138>

17. Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. 2011. Vol. 11 (2). P. 353–357. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>.
18. Klingenberg C.P., Duttke S., Whelan S., Kim M. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves // *Journal of evolutionary biology*. 2012. Vol. 25, Iss. 1. P. 115–129.
19. Klingenberg C.P., Monteiro L.R. Distances and Directions in Multidimensional Shape Spaces: Implications for Morphometric Applications // *Systematic Biology*. 2005. Vol. 54, Iss. 4. P. 678–688, DOI: <https://doi.org/10.1080/10635150590947258>
20. Magrini S., Scoppola A. Geometric morphometrics as a tool to resolve taxonomic problems: the case of
21. *Ophioglossum* species (ferns) // *Tools for identifying biodiversity: progress and problems*. 2010. P. 251–256.
22. Mediouni R.M., Said S., Ilias F., Gaouar S.S.B. Leaf Geometric morphometrics among a natural population of Norway maple (*Acer platanoides* L.) in Northern Algeria // *Genetics and Biodiversity Journal. Special issue (Aromatic and Medicinal Plants)*. 2021. Vol. 5, No. 2. P. 123–134. DOI: <https://doi.org/10.46325/gabj.v5i2.81>
23. Mijnsbrugge K.V., Le Clercq R., Michiels B. Dissection of leaf morphological traits from isolated and declined relict populations of *Ulmus laevis* reveals putative random ecotype evolution // *Plant Syst. Evol.* 2016. No 302. P. 219–229.
24. Royer D.L., Meyerson L.A., Robertson K.M., Adams J.M. Phenotypic Plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum* // *PLoS ONE*. 2009. No 4 (10). P. 7653. DOI: [doi:10.1371/journal.pone.0007653](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007653).
25. Silva M.F.L., Andrade I.M., Mayo S.J. Geometric morphometrics of leaf blade shape in *Montrichardia linifera* (Araceae) populations from the Rio Parnaíba Delta, north-east Brazil // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2012. No 170. P. 554–572.
26. Vander Mijnsbrugge K., Le Clercq R., Michiels B. Dissection of leaf morphological traits from isolated and declined relict populations of *Ulmus laevis* reveals putative random ecotype evolution // *Plant Syst Evol.* 2016. No 302. P. 219–229. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-015-1255-5>.
27. Viscosi V., Cardini A. Leaf Morphology, Taxonomy and Geometric Morphometrics: A Simplified Protocol for Beginners // *PLoS ONE*. 2011. No 6(10). P. 25630. DOI: [doi:10.1371/journal.pone.0025630](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025630).
28. Viscosi V., Fortini P., Slice D.E., Loy A., Blasi C. Geometric morphometric analyses of leaf variation in four oak species of the subgenus *Quercus* (Fagaceae) // *Plant Biosystems — An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2009. Vol. 143, Iss. 3. P. 575–587, DOI: [10.1080/11263500902775277](https://doi.org/10.1080/11263500902775277)
29. Viscosi V., Loy A., Fortini P. Geometric morphometric analysis as a tool to explore covariation between shape and other quantitative leaf traits in European white oaks // *Tools for Identifying Biodiversity: Progress and Problems*. 2010. P. 257–261.
30. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, 2004. 444 p.

© Саркисянц Лаура Ованесовна (laura.sarkisyants@mail.ru),

Бибеева Лариса Владимировна (larissa.2012@yandex.ru), Цуциева Анна Леонидовна (annanedviga@mail.ru).

Журнал «Современная наука: актуальные проблемы теории и практики»