

## Сопряженность двух видов фенотипической изменчивости липы мелколистной

С.Г. Баранов<sup>1</sup>✉, И.Е. Зыков<sup>2</sup>✉, Д.Д. Кузнецова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Владимирский государственный университет им. А.Г. и Н.Г. Столетовых (ВлГУ), Владимир, Россия

<sup>2</sup> Государственный гуманитарно-технологический университет, Орехово-Зуево, Московская область, Россия

✉ e-mail: bar.serg58@gmail.com, zykov-oz@yandex.ru

Изучены свойства пяти билатерально симметричных признаков листовой пластины липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в четырех популяциях Московской области в 2014–2017 гг. Угловой признак был исключен, так как он обладал свойством направленной асимметрии. Вместо него использован новый линейный признак: расстояние между основанием второй жилки 1-го порядка и основанием первой жилки 2-го порядка на первой жилке 1-го порядка. Популяционное различие во флуктуирующей асимметрии (ФА) было найдено только по первым двум признакам (ширина листа и расстояние между основаниями первой жилки 1-го порядка и второй жилки 2-го порядка). Наибольшая величина ФА листовой пластины была в городской среде, наименьшая – в сельской местности. Получены слабая отрицательная корреляционная связь между величиной пяти линейных признаков листовой пластины и значением ФА, а также слабая положительная корреляционная связь между величиной ФА этих параметров. Наибольшей флуктуационной изменчивостью обладал первый признак, а наибольшей пластической изменчивостью – второй признак. Установлены регрессионная зависимость флуктуационной изменчивости от пластической изменчивости ( $b_1 = 0.25$ ;  $p < 0.05$ ) и зависимость этих двух видов изменчивости от взаимодействия факторов времени и места сбора листовых пластин. Сделан вывод о сопряженности двух видов изменчивости – флуктуационной и пластической. Асинхронный рост, конкуренция за свет в условиях высокой солнечной активности в 2014–2016 гг. (по сравнению с аномальным летом 2017 г.) приводили к повышению ФА из-за дестабилизации механизмов роста и регуляции генной экспрессии, что способствовало снижению стабильности развития. Увеличение ФА и снижение стабильности развития в городских условиях в 2016 г. могли быть обусловлены: а) интенсивным потоком автотранспорта в весенне-летний период, б) высоким уровнем залегания грунтовых вод в этой части города и в) повышенной гидролитической кислотностью почвы.

Ключевые слова: липа мелколистная; флуктуирующая асимметрия; фенотипическая пластичность; стабильность развития; флуктуационная изменчивость.

**Для цитирования:** Баранов С.Г., Зыков И.Е., Кузнецова Д.Д. Сопряженность двух видов фенотипической изменчивости липы мелколистной. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(4):496-502. DOI 10.18699/VJ19.519

## Conjugacy of two types of phenotypic variability of small-leaved linden

S.G. Baranov<sup>1</sup>✉, I.E. Zykov<sup>2</sup>✉, D.D. Kuznetsova<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Vladimir State University named after A.G. and N.G. Stoletovs (VISU), Vladimir, Russia

<sup>2</sup> State Humanitarian Technology University, Orekhovo-Zuyevo, Moscow region, Russia

✉ e-mail: bar.serg58@gmail.com, zykov-oz@yandex.ru

The properties of five bilaterally symmetrical features of the leaf blades of the small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.) in four populations of the Moscow Region in 2014–2017 were studied. The angle trait was excluded, because it possessed the property of directed asymmetry. Instead, a new linear trait was used: the distance between the base of the second vein of the first order and the base of the first vein of the second order on the first vein of the first order. The population difference in fluctuating asymmetry (FA) was found only in the first two traits (leaf width and distance between the bases of the first vein of the first order and the second vein of the second order). The largest value of FA was in the urban environment, the smallest was in the rural areas. A weak negative correlation was obtained between the magnitude of linear characteristics and the value of FA, as well as a weak positive correlation relationship between the values of FA in five traits. The first trait had the highest fluctuation variability, and the second one had the highest plastic variability. The regression dependence of the fluctuation variability on the plastic variability ( $b_1 = 0.25$ ,  $p < 0.05$ ) and the dependence of these two types of variability on the interaction of the factors “year” and “site of sampling” were revealed. Thus, the conclusion was made about the conjugacy of two types of variability: fluctuation and plastic. According to the authors, asynchronous growth, competition for light in conditions of high solar activity in 2014–2016 compared to the abnormal wet summer of 2017 led to an increase in FA due to destabilization of mechanisms of growth and regulation of gene expression, which contributed to a decrease in the stability of devel-

opment. The increase in FA and the decrease in the developmental stability in urban ambient in 2016 could be due to: a) an intensive flow of vehicles in spring and summer, b) a high level of groundwater in this part of the city and c) increased hydrolytic acidity of the soil.

Key words: small-leaved linden; fluctuating asymmetry; phenotypic plasticity; stability of development; fluctuation variability.

**For citation:** Baranov S.G., Zykov I.E., Kuznetsova D.D. Conjugacy of two types of phenotypic variability of small-leaved linden. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(4):496-502. DOI 10.18699/VJ19.519 (in Russian)

## Введение

Для определения флуктуирующей асимметрии (ФА, незначительное, статистически незначимое отклонение от нуля разности величин правой и левой частей гомологичного билатерально симметричного признака) и уровня стабильности развития (СР) используются мерные или счетные билатерально симметричные признаки с широким диапазоном реакции на воздействие стресс-факторов (Palmer, Strobeck, 2003).

Наиболее распространенное мнение – повышение ФА означает снижение стабильности развития, т.е. снижение способности организма компенсировать и снижать отклонение от нормального онтогенетического развития по определенному канализирующему пути (Debat, David, 2001; Lens et al., 2002; Klingenberg, 2003, 2016).

К признакам с широким диапазоном реакции по величине ФА относятся наиболее вариабельные, т.е. генотипически изменчивые признаки, обладающие фенотипической (экологической) пластичностью. Они характерны для многих видов и, например, у липы мелколистной более выражены, чем у березы повислой, что связано с их видоспецифическими свойствами и принадлежностью этих растений к разным экологическим группам.

Для определения стабильности развития важно тестирование величины фенотипической пластичности отдельно от изменчивости, связанной с нестабильностью развития, вызываемой стресс-факторами. Известно также, что ФА выделяют в особый тип фенотипической изменчивости – флуктуационную изменчивость, зависящую от стохастических особенностей на молекулярно-генетическом уровне (Тиходеев, 2013).

Для природных популяций важными являются длительные сроки наблюдения за факторами, оказывающими влияние на изменение стабильности развития. К ним относятся особенности климата, биотопические характеристики, физико-химический статус почвы и рельеф местности. В проведенном исследовании под фенотипической пластичностью подразумевалась изменчивость величины билатеральных признаков.

В наших предыдущих работах (Баранов и др., 2015; Зыков и др., 2015) лишь для некоторых признаков установлены высокая дисперсия разности правого и левого значения ( $R-L$ ) и статистически значимое различие в ФА в зависимости от места расположения популяции. Такими признаками были расстояние между основаниями второй и третьей жилок 2-го порядка и расстояние между окончаниями жилок. Цель настоящей работы – ответ на вопросы, насколько стабильно проявляются свойства билатеральных признаков при длительном мониторинге и как связаны два вида изменчивости. В задачи входило: установить величину изменчивости признаков в зависимости от кли-

матических условий и места расположения популяции; сравнить воздействие экологических факторов на уровень пластической и флуктуационной изменчивости.

## Материалы и методы

**Листовые пластины.** Сбор листовых пластин проводился в течение 2014–2017 гг. в четырех популяциях липы мелколистной в генеративной стадии развития. Первая популяция находилась в центре г. Орехово-Зуево Московской области в 30 м от автозаправочной станции (АЗС) “British Petroleum” (55°48'13.8" с.ш.; 38°58'23.8" в.д.). Второе место сбора выбрано в западной части г. Орехово-Зуево в 70 м к юго-западу от территории химического завода «Карболит», выпускающего пластмассы на основе фенолформальдегидных смол, и в 30 м от автодороги, идущей параллельно территории этого предприятия (55°48'13.1" с.ш.; 38°58'23.9" в.д.). Третий район сбора (станция) находился на территории Государственного гуманитарно-технологического университета в восточной части г. Орехово-Зуево (55°47'31" с.ш.; 38°56'14" в.д.). Наконец, четвертая станция располагалась в пределах сельского поселения Давыдово Орехово-Зуевского района, в 250 м от завода по производству шин “Michelin” (55°36'9" с.ш.; 38°51'33" в.д.).

В каждой популяции листовые пластины шириной 3–4 см равномерно собирались с нижних частей крон десяти одновозрастных деревьев. Было использовано 100 листовых пластин по 10 образцов с дерева. Обработка материала проводилась в 2000 г. по стандартной методике (Захаров, Чубинишвили, 2001). Существенным дополнением был новый признак, как альтернативный угловому признаку (№ 5). Фактически, соединяя две точки ветвления жилок, он представлял отрезок секущей к измеряемому углу и опосредовано отражал величину угла между средней жилкой и первой билатеральной жилкой.

Как показали предыдущие исследования, используемый ранее угловой признак оказался неудобным для измерения из-за высокой степени кривизны первой латеральной жилки (Баранов и др., 2015; Зыков и др., 2015). Остальные признаки являлись характеристиками, традиционно используемыми для определения ФА по формуле нормирующей разности  $FA = |R-L|/(R+L)$ . Было проведено трехкратное измерение первого признака в случайно выбранной выборке. Стандартная ошибка ФА была равна 0.28 % от величины признака  $(R+L)/2$ . Такое значение стандартной ошибки (менее 1 % от размера признака) считается допустимым для статистически значимой флуктуирующей асимметрии (Palmer, Strobeck, 2003).

**Методы статистической обработки.** После проведения измерений данные сохранялись в таблицах Excel.

Для тестирования антисимметрии, одного из видов билатеральной асимметрии, влияющей на величину ФА, были определены значения эксцесса в выборках (R–L). Направленная асимметрия (НА), как доминирование одной из билатеральных сторон по величине определялась парным *t*-тестом  $H_0: R = L$ .

Для определения пластической изменчивости (PL, Пл) была использована формула:  $PL = 1 - (x/X)$ , где *x* и *X* соответствовали минимальному и максимальному значению величины признака листовой пластины (Bruschi et al., 2003).

Последующие методы проводились в среде STATISTICA10 (StatSoft Ink). Ими служили:

- обобщенный регрессионный анализ с учетом компонентов вариации (при определении факторов, влияющих на изменчивость);
- тест Колмогорова–Смирнова и этот же тест с поправкой Лиллиефорса (для проверки на нормальность распределения);
- тест Крускала–Уоллиса и корреляционный непараметрический анализ по Спирмену (при множественном сравнении выборок с отклонением от нормального распределения). При критериальной оценке во всех методах использовался уровень статистической значимости  $\alpha = 0.05$  %.

## Результаты

**Первичная обработка данных.** На основании теста Колмогорова–Смирнова установлено, что гистограмма выборки  $|R-L|/(R+L)$ , сгруппированных как по месту, так и по годам сбора, отклонялась от нормального распределения. Аналогичный результат ( $p < 0.01$ ) получен при использовании теста с поправкой Лиллиефорса. Между величиной признака и значением ФА выявлена слабая отрицательная корреляционная связь (коэффициент Спирмена,  $r = -0.06-0.13$ ) (табл. 1). Выделенные значения *r* (см. табл. 1 и 2) соответствуют  $p < 0.05$ .

Причиной такой зависимости, предположительно, служит конкуренция за солнечный свет, в результате чего происходят снижение стабильности развития и повышение ФА в популяции с малой поверхностью листовых пластин и, соответственно, с малой величиной гомологичных признаков (Venâncio et al., 2016). Исходя из этого, важной частью предварительного анализа была гомогенизация первичных данных. По существующим представлениям, в анализируемых популяциях средние значения билатерально симметричного признака в выборке не должны статистически различаться. В противном случае корреляционная связь между ФА и размером признака может исказить результат сравнительного анализа (Palmer, Strobeck, 2003).

Было решено произвести выбраковку высоких и низких значений в выборках, сгруппированных по категории «популяция». После выбраковки однофакторный дисперсионный анализ показал отсутствие различия в величине каждого признака среди популяций ( $p < 0.05$ ).

Проведено изучение характера гистограмм частот величин разности (R–L). 69 % выборок, сгруппированных по месту и году сбора, характеризовались величиной эксцесса  $\gamma$  в диапазоне  $0 \div 2$ . 30 % выборок обладали остро-

**Таблица 1.** Корреляционная связь между величиной признака и ФА (коэффициенты Спирмена, *r*)

Признак, №	1	2	3	4	5
1	-0.05	-0.04	-0.04	-0.05	-0.02
2	-0.05	<b>-0.13</b>	0.05	0.01	-0.02
3	0.02	0.05	-0.04	-0.03	0.03
4	-0.03	<b>-0.07</b>	<b>-0.06</b>	<b>-0.07</b>	0.01
5	-0.02	<b>-0.06</b>	0.00	<b>-0.08</b>	<b>-0.10</b>

Примечание. Выделенные значения соответствуют  $p < 0.05$ .

**Таблица 2.** Коэффициенты парной корреляционной связи между значениями ФА (коэффициенты Спирмена, *r*, пять признаков)

Признак, №	1	2	3	4	5
1	1.00	<b>0.06</b>	0.05	-0.01	<b>0.09</b>
2	<b>0.06</b>	1.00	0.04	0.03	<b>0.15</b>
3	0.05	0.04	1.00	0.02	0.04
4	-0.01	0.03	0.02	1.00	<b>0.13</b>
5	<b>0.09</b>	<b>0.15</b>	0.04	<b>0.13</b>	1.00

Примечание. Выделенные значения соответствуют  $p < 0.05$ .

вершинным распределением со значением  $\gamma = 2 \div 4$ . У 10 % выборок эксцесс был меньше нуля, но не ниже  $-0.2$ . Согласно табличным данным, полученным пермутационным размножением, критическое значение  $\gamma$ , указывающее на антисимметрию, равно значению  $\gamma = -0.68$  ( $\alpha = 0.05$ ;  $n = 100$ ) (Palmer, Strobeck, 2003). Таким образом, в выборках (R–L), сгруппированных по месту и году сбора, проявления антисимметрии обнаружено не было.

Проверка на наличие НА в выборках (R–L) подтвердила присутствие ее в шести случаях в угловом признаке и в одном случае в третьем признаке (станция Карболит, 2017 г.). Эти выборки не использовались в работе, так как направленная асимметрия, как и антисимметрия, мешает определению флуктуирующей асимметрии, являющейся показателем флуктуационной изменчивости.

Вопрос об использовании признаков, обладающих скоррелированностью по величине ФА, достаточно дискуссионный. Корреляционный анализ Спирмена показал слабую положительную корреляционную связь четырех пар признаков (табл. 2).

Слабая корреляционная связь между некоторыми признаками говорила о слабой прямой зависимости между билатеральными признаками. В случае высокой корреляционной связи признаки нельзя было бы назвать независимыми. Слабая корреляционная зависимость была вполне естественной, т. е. увеличение ФА одного признака вело к увеличению ФА и в другом признаке. Например, близкие по расположению признаки № 2–5 показали сопряженную флуктуацию с коэффициентом корреляции  $r = 0.09-0.15$ .

**Популяционная изменчивость.** Тестирование популяционной изменчивости непараметрическим критерием

Крускала–Уоллиса не показало различия в средних значениях ФА ( $p > 0.05$ ). Анализ изменчивости каждого признака выявил статистически значимое различие в первом и втором признаках (рис. 1).

Первый признак отличался в медианном тесте ( $p = 0.01$ ), второй – как в медианном тесте ( $p = 0.039$ ), так и в тесте Крускала–Уоллиса ( $p = 0.001$ ). Парное сравнение показало, что популяция в пос. Давыдово отличалась от популяций в районе Государственного гуманитарно-технологического университета (ГГТУ) ( $p = 0.002$ ) и районе АЗС “British Petroleum” ( $p = 0.003$ ). В станции «ГГТУ» выявлена самая высокая величина ФА и, соответственно, пониженная стабильность развития.

**Временная динамика изменчивости.** Тест Крускала–Уоллиса показал, что статистически значимое различие во флуктуирующей асимметрии в зависимости от года сбора было характерно для признаков № 1 и 2 (рис. 2).

По другим признакам различия в ФА в течение четырех лет наблюдения не было выявлено. В дисперсионном анализе статистическое значимое различие проявлялось примерно так же, как в непараметрическом, т. е. величина ФА различалась в 2014 и 2016 гг. ( $p = 0.001$ ). Следует отметить, что первый и второй признаки – наиболее крупные по величине, а высокая дисперсия и гетерогенность величин R и L способствовали проявлению различий в ФА. Повышенная ФА в 2014 г. может объясняться высокой температурой в мае в период формирования листовых пластинок липы (от 15 до 60 % выше нормы, по данным Гидрометцентра России).

**Связь между двумя видами изменчивости.** Известно, что экологическая пластичность растений обуславливается буферной емкостью морфологических структур, что позволяет им активно адаптироваться к условиям среды. Существуют разные взгляды на вопрос о связи стабильности развития и экологической пластичности. Например, есть мнение об адаптивной роли ФА и корреляции между пластичностью и стабильностью развития или их частичной корреляции (Debat, David, 2001; Klingenberg, 2003).

Для поиска связи между флуктуационной изменчивостью и пластической изменчивостью был проведен регрессионный анализ. Фактор «год сбора» использовался как фиксированный компонент вариации, фактор «место сбора» и взаимодействие «год сбора × место сбора» регистрировались как случайные факторы. Результаты показали, что на пластическую изменчивость влияли: величина ФА (1-й признак), год сбора и смешанное взаимодействие факторов: «место сбора» × «год сбора» (табл. 3).

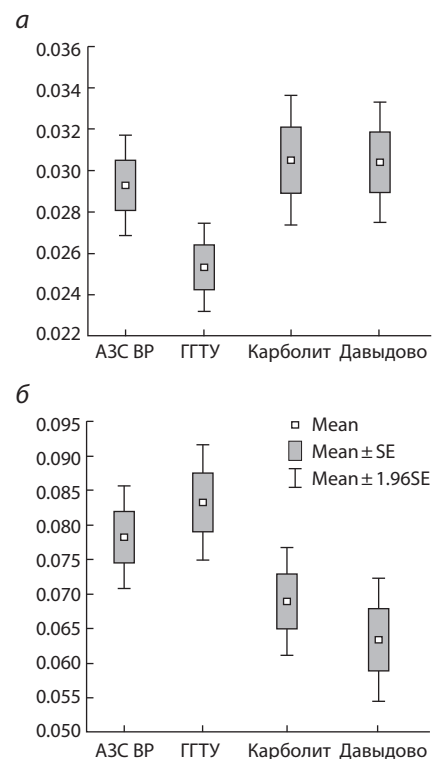
Таким образом, наибольшее влияние на пластическую изменчивость оказывала флуктуирующая асимметрия первого мерного признака ( $p = 0.004$ ). Климатические условия года и взаимодействие «год сбора» × «место сбора» были также существенными ( $F = 11.0$  и  $6.97$  соответственно).

Аналогично было проведено исследование влияния пластической изменчивости, года и места сбора на флуктуационную изменчивость (табл. 4).

Пластическая изменчивость только одного – второго – признака оказывала на ФА статистически значимое влияние ( $p = 0.001$ ). Совместное действие факторов «год сбора» × «место сбора» было существенным, как и при влиянии ФА на пластическую изменчивость ( $F = 4.19$ ;  $p = 0.0001$ ). График профиля в 3D пространстве позволил оценить влияние места сбора и года сбора на величину ФА и на величину пластической изменчивости (рис. 3).

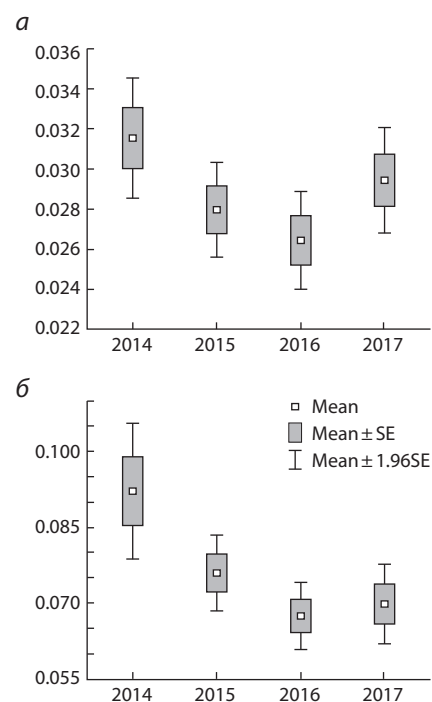
Профиль зависимости показал наибольшее значение ФА в районе ГГТУ. Повышенная пластическая изменчивость наблюдалась в 2014–2015 гг. и зависела от года сбора листовых пластинок. Параметрическая оценка с помощью однофакторного дисперсионного анализа показала также статистически значимую зависимость PL от года сбора ( $df = 3$ ;  $F = 17.28$ ;  $p = 0.000$ ).

Описанная связь стабильности развития и пластической изменчивости была характерна для 1-го и 2-го признаков. Основное различие в двух типах изменчивости заключалось в реакции их на факторы места и года сбора пластинок. Величина PL (пластическая изменчивость морфологических структур), существенно зависела от климатических условий года сбора, а также от сочетания этих условий со спецификой популяционной станции.



**Рис. 1.** Популяционное различие в величине ФА (ось OY): а – первый признак; б – второй признак.

Здесь и в рис. 2: Mean – среднее значение; mean ± SE – среднее значение ± стандартная ошибка; mean ± 1.96SE – среднее значение ± 1.96 × стандартная ошибка.



**Рис. 2.** Значение ФА (ось OY) в зависимости от года сбора листовых пластинок.

а – первый признак,  $p = 0.001$ ; б – второй признак,  $p = 0.012$ .

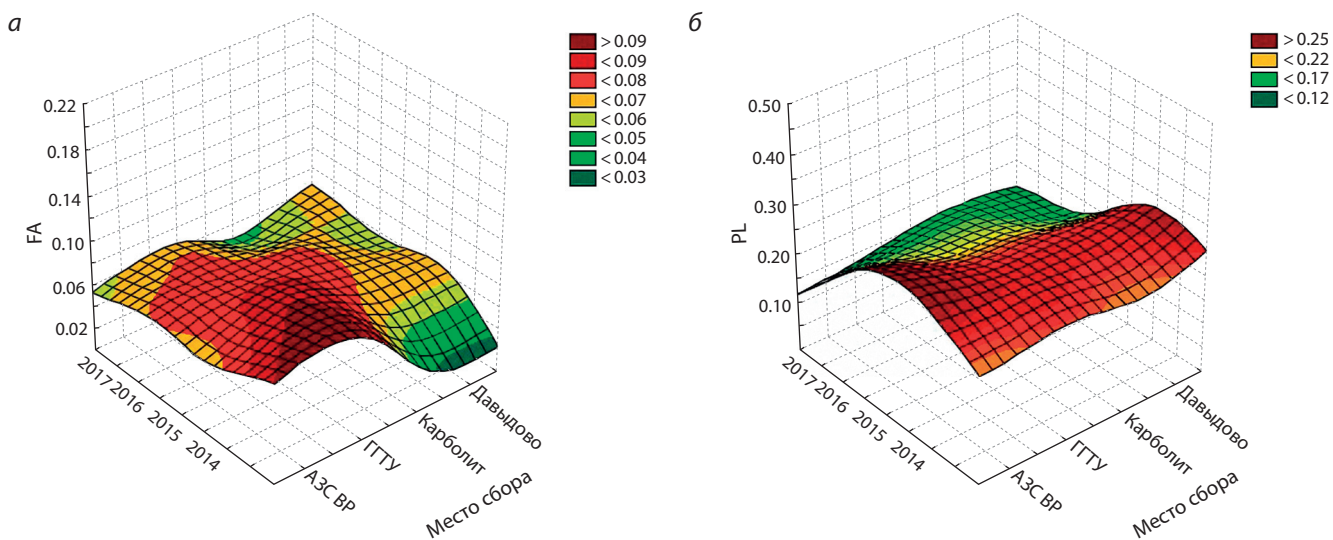
**Таблица 3.** Влияние факторов стабильности развития, года сбора и места сбора на пластическую изменчивость

Источник влияния	df effect	MS effect	df error	MS error	F	p
Стабильность развития (ФА)						
Признак 1	1	38.70	31.08	3.91	9.89	0.004
Признак 2	1	6.83	18.66	4.70	1.45	0.243
Признак 3	1	0.59	174.61	2.96	0.20	0.657
Признак 4	1	8.64	98.47	3.06	2.83	0.096
Признак 5	1	0.09	37.02	3.45	0.03	0.875
Место сбора	3	10.61	8.51	37.57	0.28	0.837
Год сбора	3	238.37	6.52	21.67	11.00	0.006
Место сбора × год сбора	7	17.03	1021.00	2.44	6.97	0.0001

Примечание. Здесь и в табл. 4: df effect – эффект степени свободы; MS effect – эффект средних квадратов; df error – степень свободы ошибки; MS error – ошибка среднего квадрата; F – критерий Фишера; p – статистическая значимость.

**Таблица 4.** Влияние факторов пластической изменчивости, года сбора и места сбора на флуктуационную изменчивость

Источник влияния	df effect	MS effect	df error	MS error	F	p
Пластическая изменчивость						
Признак 1	1	0.002	7.170	0.001	1.996	0.200
Признак 2	1	0.012	193.963	0.001	12.333	0.001
Признак 3	1	0.002	832.745	0.001	2.143	0.144
Признак 4	1	0.001	817.463	0.001	0.643	0.423
Признак 5	1	0.004	251.019	0.001	4.337	0.038
Место сбора	3	0.003	7.382	0.004	0.627	0.619
Год сбора	3	0.001	7.634	0.004	0.324	0.808
Место сбора × год сбора	8	0.003	1092.000	0.001	4.195	0.0001



**Рис. 3.** Профиль зависимости флуктуирующей асимметрии (а) и пластической изменчивости (б) от года и места сбора.

На вкладке: градиентный профиль FA и PL.

Стабильность развития как выражение флуктуационной изменчивости не зависела ни от расположения популяции, ни от года сбора. На стабильность развития оказывал влияние эффект взаимодействия обоих факторов. Большой пластической изменчивостью обладал признак № 2

(расстояние между основаниями жилок), он и влиял на среднее значение ФА. Наибольшей флуктуационной изменчивостью обладал признак № 1 (ширина листа), который, соответственно, оказывал влияние на пластическую изменчивость.

Множественный регрессионный анализ показал зависимость флуктуационной изменчивости от пластической изменчивости с коэффициентом регрессии  $b = 0.25$  ( $p < 0.05$ ).

## Обсуждение

При работе с листовыми пластинами липы первичное инспектирование и обработка данных имели серьезное значение для получения достоверных результатов. Использование непараметрических методов оценки было оправданным, так как приемы логарифмирования не приводили к нормализации или нормализовали лишь часть выборок, так же, как и преобразование Бокса-Кокса. Угловой признак был заменен линейным, что облегчило работу по определению индекса ФА. Оба вида изменчивости, флуктуационная и пластическая, проявляли сопряженный эффект: ФА 1-го признака оказывал влияние на PL, а пластическая изменчивость 2-го признака влияла на флуктуационную изменчивость. Такой вывод представляется консенсусным, так как в литературе по этому вопросу есть мнение как об одностороннем влиянии ФА на PL (Houle, 2003; Tonsor et al., 2013; Tucić et al., 2018), так и об обратном эффекте пластической изменчивости на ФА, например в растениях *Iris pumila* (Sultan, 2003). Другими словами, признаки характеризовались сопряженностью двух видов изменчивости. Преобладание одного вида изменчивости компенсировалось другим видом, например слабая флуктуационная изменчивость признака № 2 нейтрализовалась его высокой пластической изменчивостью.

По нашему мнению, асинхронный рост, конкуренция за свет в условиях высокой солнечной активности в 2014–2016 гг. по сравнению с аномальным летом 2017 г. приводили к повышению ФА из-за дестабилизации механизмов роста и регуляции генной экспрессии, что и способствовало снижению стабильности развития в районе ГГТУ.

Оценка компонентов дисперсии пластической изменчивости показала, что эффект «года сбора» составлял 26.2 % всей дисперсии, взаимодействие факторов «год сбора» и «место сбора» – 5.1 %.

Дисперсия стабильности развития объяснялась небольшой долей дисперсии (около 2 %), включавшей вариацию PL и взаимодействие «год сбора» × «место сбора».

Увеличение ФА и снижение стабильности развития в районе ГГТУ в 2016 г. мы связываем: а) с высоким уровнем интенсивности потока автотранспорта, особенно в весенне-летний период, б) с высоким уровнем залегания грунтовых вод в этой части города и в) с повышенной гидролитической кислотностью почвы. По неопубликованным данным, в почвенных образцах пос. Давыдово и АЗС «British Petroleum» этот показатель был равен 3.1–3.8 мг × экв. Н<sup>+</sup>. В районе ГГТУ показатель гидролитической кислотности был значительно выше – 5.7 мг × экв. Н<sup>+</sup>.

Экологическая пластичность представляется как высоко гетерогенный вид изменчивости, который зависел от года сбора листьев. Аномально влажный год (трехкратное превышение нормы осадков в сравнении с 2015 г.), скорее, благоприятно повлиял на стабильность развития популяций липы мелколистной в виде снижения уровня флуктуирующей асимметрии.

Природа необъясненной доли дисперсии стабильности развития остается невыясненной, что констатируется многими авторами (Houle, 2003; Sultan, 2003; Lajus, Alekseev, 2004; Scheiner, 2014; Tucić et al., 2018). Результаты исследований, проведенных в 2004–2007 гг. в районе завода «Карболит», показали повышенную флуктуирующую асимметрию по четвертому признаку (расстояние между основаниями первой и второй жилок 1-го порядка), что указывает на высокую функциональную изменчивость признаков, отражающих стабильность развития в зависимости от источника и характера стресса (Baranov, 2014).

## Заключение

Флуктуирующая асимметрия, связанная отрицательной корреляционной связью с величиной признака, проявлялась как онтогенетическая форма изменчивости и зависела от локальных и климатических факторов.

Авторы полагают, что длительный фенотипический мониторинг природных популяций с использованием набора дополнительных экологических факторов и билатерально симметричных признаков позволит более полно анализировать количественные компоненты пластической и флуктуационной изменчивости.

## Список литературы / References

- Баранов С.Г., Зыков И.Е., Федорова Л.В. Изучение внутривидовой изменчивости липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) на основе билатеральной асимметрии листовых пластин. Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2015;2(30):134-145.  
[Baranov S.G., Zykov I.E., Fedorova L.V. Studying *Tilia cordata* Mill. intraspecific variation on the basis of leaf bilateral asymmetry. Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal. Biology. 2015;2(30):134-145. DOI 10.17223/19988591/30/9. (in Russian)]
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т. Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях. М.: Центр экологической политики России, 2001.  
[Zakharov V.M., Chubinishvili A.T. Monitoring of Environmental Health in Protected Natural Territories. Moscow: Center for the Environmental Policy of Russia, 2001. (in Russian)]
- Зыков И.Е., Федорова Л.В., Баранов С.Г. Оценка биоиндикационного значения уровня изменчивости параметров листовых пластинок липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях города Орехово-Зуево и Орехово-Зуевского района. Вестн. Моск. гос. обл. ун-та. Сер. Естественные науки. 2015;1:15-21.  
[Zykov I.E., Fedorova L.V., Baranov S.G. Assessment of the biological value of the level of variability of the parameters of leaf blades of small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.) in the city of Orekhovo-Zuyevo and the Orekhovo-Zuyevo region. Vestnik Moskovskogo Gosudarstvennogo Oblastnogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki = Bulletin of the Moscow State Regional University. Ser. Natural Sciences. 2015;1:15-21. (in Russian)]
- Тиходеев О.Н. Классификация изменчивости по факторам, определяющим фенотип: традиционные взгляды и их современная ревизия. Экол. генетика. 2013;11(3):79-92.  
[Tikhodeev O.N. Classification of variability forms based on phenotype determining factors: Traditional views and their revision. Ekologicheskaya Genetika = Ecological Genetics. 2013;11(3):79-92. DOI 10.17816/ecogen11379-92. (in Russian)]
- Baranov S.G. Use of morphogeometric method for study fluctuating asymmetry in leaves *Tilia cordata* under industrial pollution. Adv. Environ. Biol. 2014;8(7):2391-2398.

- Bruschi P., Grossoni P., Bussotti F. Within-and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees*. 2003;17(2):164-172. DOI 10.4236/oje.2013.34033.
- Debat V., David P. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends Ecol. Evol.* 2001;16(10):555-561. DOI 10.1016/S0169-5347(01)02266-2.
- Houle D. A simple model of the relationship between asymmetry and developmental stability. *J. Evol. Biol.* 2000;13(4):720-730. DOI 10.1046/j.1420-9101.2000.00195.x.
- Klingenberg C.P. A developmental perspective on developmental instability: theory, models and mechanisms. Ed. M. Polak. *Developmental Instability: Causes and Consequences*. New York: Oxford University Press, 2003;14-34. DOI 10.1371/journal.pone.0081824.
- Klingenberg C.P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Dev. Genes Evol.* 2016;226(3):113-137. DOI 10.1007/s00427-016-0539-2.
- Lajus D.L., Alekseev V.R. Phenotypic variation and developmental instability of life-history traits: a theory and a case study on within-population variation of resting eggs formation in *Daphnia*. *J. Limnol.* 2004;63(Suppl. 1):37-44. DOI 10.4081/jlimnol.2004.s1.37.
- Lens L.U., Van Dongen S., Kark S., Matthysen E. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biol. Rev.* 2002;77(1):27-38. DOI 10.1017/S1464793101005796.
- Palmer A.R., Strobeck C.H. Fluctuating asymmetry analyses revisited. Ed. M. Polak. *Developmental Instability: Causes and Consequences*. New York: Oxford University Press, 2003;279-319. DOI 10.1371/journal.pone.0034689/S1464793101005796.
- Scheiner S.M. The genetics of phenotypic plasticity. XIII. Interactions with developmental instability. *Ecol. Evol.* 2014;4(8):1347-1360. DOI 10.1002/ece3.1039.
- Sultan S.E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evol. Dev.* 2003;5(1):25-33. DOI 10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x.
- Tonsor S.J., Elnaccash T.W., Scheiner S.M. Developmental instability is genetically correlated with phenotypic plasticity, constraining heritability, and fitness. *Evolution*. 2013;67(10):2923-2935. DOI 10.1111/evo.12175.
- Tucić B., Budečević S., Manitašević Jovanović S., Vuleta A., Klingenberg C.P. Phenotypic plasticity in response to environmental heterogeneity contributes to fluctuating asymmetry in plants: first empirical evidence. *J. Evol. Biol.* 2018;31(2):197-210. DOI 10.1111/jeb.13207.
- Venâncio H., Estevo A.-S., Jean C.S. Leaf phenotypic variation and developmental instability in relation to different light regimes. *Acta Bot. Bras.* 2016;30(2):296-303. DOI 10.1590/0102-33062016abb0081.

---

#### ORCID ID

S.G. Baranov [orcid.org/0000-0002-7778-4689](https://orcid.org/0000-0002-7778-4689)  
I.E. Zykov [orcid.org/0000-0002-6027-3700](https://orcid.org/0000-0002-6027-3700)  
D.D. Kuznetsova [orcid.org/0000-0001-7422-8751](https://orcid.org/0000-0001-7422-8751)

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность всем, оказавшим помощь в сборе и подготовке гербарного материала.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 08.05.2018. После доработки 09.04.2019. Принята к публикации 09.04.2019.