

**ТОЧНОСТЬ ИЗМЕРЕНИЯ И НАПРАВЛЕННАЯ АСИММЕТРИЯ
В ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНАХ *BETULA PENDULA* ROTH****Баранов С.Г., Бибик Т.С., Ильин Л.И.**

Реферат. Изучалась направленная асимметрия в листовых пластинах березы повислой. Для этого использовано десять случайно выбранных популяций на территории Владимирской области (Россия). Листовые пластины фотографировались дважды, использовались 5 пар билатерально-симметричных меток и выполнялся Прокрустов дисперсионный анализ. Тестирование направленной асимметрии проводилось на трех биосистемных уровнях (популяционный, индивидуальный и уровень листовой пластины). Совокупность всех популяций не показала присутствия направленной асимметрии. Биосистемный уровень – «дерево» обладал статистически значимой направленной асимметрией в 4-х популяциях. На уровне биосистемы «листовая пластина» направленная асимметрия обнаружена в 9 популяциях из 10. Таким образом, лишь одна популяция обладала флуктуирующей асимметрией на всех биосистемных уровнях ($p < 0.0001$). Направленная асимметричность линейных признаков проверялась в t-тесте и статистически значима была только в двух популяциях. Таким образом, направленная асимметрия является обычным видом асимметрии, присутствующим в форме листовых пластин березы повислой в условиях нормальной изменчивости. Описанный факт имело отношение именно к листовой пластине, как к единице измерения. Следовательно, при определении ФА и НА листовых пластин необходимо иметь в виду возможное присутствие направленной асимметрии как популяционной характеристики.

Ключевые слова: листовые пластины березы повислой, направленная асимметрия, флуктуирующая асимметрия, дисперсионный анализ.

Введение. Флуктуирующая асимметрия (ФА) – это один из видов билатеральной асимметрии, характеризующаяся незначительным и статистически незначимым отклонением от нуля разности величин правой и левой части гомологичного билатерально симметричного признака, при нормальном распределении этой разности (20; 24). По современным представлениям ФА относится к определенному виду изменчивости – реализационной, случайной или флуктуационной [7; 8; 21].

Известно, что различные билатерально симметричные признаки обладают не одинаковой изменчивостью в величине ФА. Направленная асимметрия (НА) – это один из видов асимметрии, когда преобладает размер либо правой, либо левой структуры. Поскольку именно ФА считается показателем нестабильности развития, признаки с четкой НА не используются в интегральном экологическом мониторинге [20].

Вместе с тем, присутствие направленной асимметрии в смеси с ФА и способность направленной асимметрии к наследованию вызывает интерес именно к этому виду асимметрии [14; 23; 23]. Наиболее широко используемым методом считается метод нормирующей разности, когда различия в величине признаков относят к сумме величин этих признаков. Альтернативным методом принято считать метод геометрической морфометрии [6; 15; 16; 18; 22]. При этом принимаются во внимание метки, расставляемые на билатерально симметричных структурах. Судят об отклонении этих меток от консенсусных точек центральной фигуры, которая строится в результате усреднения положения меток в системе

декартовых координат и оценивается величина ФА формы того или иного органа или целого организма.

Величину ФА определяют в двухфакторном смешанном дисперсионном анализе по величине среднего квадрата дисперсионных остатков взаимодействия двух факторов: “образец” (рандомный) и “сторона” (фиксированный). Первый фактор обозначается кодовыми значениями, соответствующими уровню изменчивости популяции, особи или органа (листовой пластины). Фактор “сторона” обозначается только двумя кодовыми значениями (“правое” и “левое”). Рассчитывают величины дисперсионных остатков в дисперсионной модели, т.е. величины отклонения от консенсусной симметричной фигуры. Величина среднего квадрата фактора “сторона” указывает на присутствие генотипического эффекта направленной асимметрии. По данным многих источников, направленная асимметрия детерминруется несколькими генами по принципу эпистатического эффекта и проявляется примерно у 10% некоторых мерных признаков, в том числе у листовых пластин древесных растений, например, у липы и дуба [(10; 11; 15; 17; 18].

В настоящее время популяционная экология активно развивается в области фенотипического мониторинга с использованием фенотипических признаков, служащих фенотипическими маркерами [2; 3]. Известно, что в дисперсионном анализе направленная асимметрия в смеси с ФА дает нежелательный “скос” (bias) в величине ФА. Это обстоятельство не мешает определять величину НА, однако фенотипический эффект флуктуирующей

асимметрии остается не доступным или условно доступным для тестирования [20].

В предыдущих работах была получена корреляционная зависимость между величиной индекса ФА, полученного методом нормализующей разности и величиной индекса ФА, полученного методом геометрической морфометрии. Такая корреляция не может считаться обязательной, а зависит от величины линейных признаков, вносящих вклад в форму билатерально симметричных половин листовых пластин [9; 10]. Величина ФА и стабильность/нестабильность развития зависели от сочетания факторов, среди которых существенными были: объём авто выбросов, промышленное загрязнение и высота рельефа. Климатический фактор был также значимым во временной протяженности наблюдения.

Изучение генотипического и фенотипического эффектов в популяциях растений проводилось лишь косвенно в зависимости от местообитания или климатических особенностей с использованием традиционных линейных методов определения ФА и НА [12; 13]. Большинство работ по феногенетике на основе метода геометрической морфометрии выполнено при изучении популяций грызунов и насекомых [1; 2; 3; 4].

Целью настоящей работы было тестирование уровня фенотипической и генотипической изменчивости формы листовой пластины березы повислой при относительно нормальных, фоновых экологических условиях. Для тестирования фенотипической изменчивости использовался его средовый компонент, определяемый по величине флуктуирующей асимметрии формы листовой пластины. Для тестирования генотипической изменчивости использовался его компонент, определяемый по величине направленной асимметрии формы листовой пластины. Рабочая гипотеза заключалась в следующем: асимметрия как элемент формы листовой пластины, включает генотипический и средовый компоненты изменчивости, определяемые методом геометрической

морфометрии.

Условия, материалы и методы исследований. Береза повислая имеет очень широкий ареал, в России он ограничен на севере полярным кругом, а на юге 50-ой параллелью северной широты. Сбор листовых пластин проводился на протяжении 2015-16 гг. в средней части ареала (Владимирская область, Россия). Гербаризировались по 50 листовых пластин из каждой популяции от 10-ти деревьев. С каждого дерева отбиралось по 5 пластин с укороченных побегов в условиях относительно одинаковой освещенности. Листовые пластины были сфотографированы камерой Panasonic DMC-FZ100 и сохранены в формате JPEG. Каждый лист фотографировался отдельно. Для нанесения меток (ландмарков) и последующей обработки результатов использовался пакет программ TPS (Rohlf, 2004). Метки расставлялись двукратно для нахождения ошибки измерения и классифицировались как гомологичные метки I-го типа, т.к. представляли собой парные точки, в местах окончания жилок. Метки симметричной матрицы обладают большей дисперсией из-за вариации вдоль оси симметрии. Матрица асимметрии отражает вариацию меток относительно оси симметрии (флуктуирующую асимметрию). (рисунок 1).

Для тестирования обоих видов асимметрии использовался метод Прокрустового анализа (Procrustes ANOVA), как аналога 2-х факторного дисперсионного смешанного анализа (образец \times сторона), который используется для тестирования флуктуирующей асимметрии мерных и счетных признаков. Прокрустово пространство представляет собой область, ограниченную размером центроида. Прокрустово выравнивание включает операцию зеркального отображения левой и правой сторон и усреднения положения точек. Для построения усредненного консенсуса используют метод наименьших квадратов. Подробно о методе геометрической морфометрии подробно изложено в обзорах и руководствах по применению этого метода [6;18; 22].

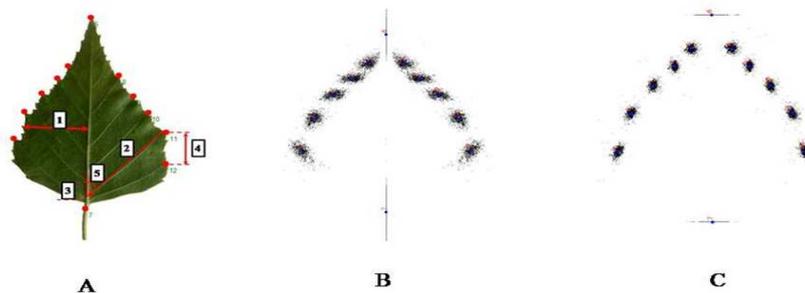


Рисунок 1 – А – 5 пар меток. 6-7-ая метки лежат на оси симметрии. 1-5 – признаки для определения ФА традиционным линейным методом. В – метки, представленные в прокрустовом пространстве матрицей симметрии. С – метки представленные в прокрустовом пространстве матрицей асимметрии.

В настоящее время работа была использована программа MorphoJ1.06d [17], доступная на сайте www.morphometrics.org. Общий файл образца каждой популяции состоял из двухсот файлов (50 листовых пластин × 4-х кратная повторность). Таким образом, строилась таблица 200 × 4, первый столбец содержал координаты меток соответствующих изображений и служил идентификатором (identifier), другие содержали кодовые значения для факторов: популяция, дерево, лист, измерение. Фактор «измерение» объяснял вариацию ошибки измерения после повторного нанесения меток. После создания прокрустового пространства (Procrustes fit) было выполнено тестирование индивидуальной изменчивости на каждом биосистемном уровне.

Величина флуктуирующей асимметрии определялась величиной среднего квадрата MS и величиной критерия F-Гудолла, оценивающего взаимодействие одного из случайных факторов: «популяция», «дерево», «лист» или «измерение» с фиксированным фактором «сторона». Одновременно случайные факторы служили разными биосистемными уровнями.

Для тестирования антисимметрии, третьего вида билатеральной асимметрии, обладающего бимодальным распределением гистограммы частот разности величин правого и левого признаков и отрицательным значением эксцесса, в программе MorphoJ предусмотрено пермутационное размножение выборок, нормализующих распределение [17]. В предыдущих исследованиях, проведенных традиционным линейным методом, такие свойства в мерных признаках встречены не были [9]. Направленная асимметрия линейных признаков проверялась t-тестом с проверкой нулевой гипотезы H₀, о равенстве правых и левых признаков. Вспомогательными программами служили пакеты PAST 3.03 и STATISTICA 10.

Анализ и обсуждение результатов исследований. Ошибка измерения. Листовая пластина представляла истинную репликацию, т.к. каждая пластина измерялась дважды. Автором принята во внимание точка зрения Клингенберга [16] о двух видах ошибки: оцифровывания и измерения (нанесения меток). Поэтому была проведена повторная съемка каждой пластины, с двукратным нанесением меток на каждое изображение. Дополнительный случайный фактор «измерение» учитывал ошибку измерения, как сумму ошибку фотографирования и нанесения меток.

В нашем случае ошибка измерения была от 3,4 до 50,1% от величины среднего квадрата взаимодействия факторов «сторона × измерение».

Фенотипический и генотипический компоненты изменчивости совокупности популяций

Сначала был поставлен общий Прокрустов

дисперсионный анализ для тестирования НА и ФА для всей совокупности (пула) популяций.

Фактор центроидного размера (корень квадратный из суммы квадратов расстояний от ландрок до центра изображения) был статистически значимым ($F = 260,75$; $p < 0,0001$), что говорило об аллометрическом влиянии величины листовой пластины на их форму. Фактор «популяция» показал высокую статистическую значимость, что свидетельствовало о различии в асимметрии формы листовых пластин в пуле популяций ($F = 18,85$; $p < 0,0001$; табл.1).

Пул популяций показал отсутствие направленной асимметрии (фактор «сторона» статистически незначим). Однако на более низких биосистемных уровнях (дерево и лист) было получено статистически значимое присутствие НА. Фактор «измерение» также показал присутствие НА. Таким образом, статистически значимая направленная асимметрия проявлялась на уровне усредненных особей деревьев, образцов листовой пластины и ошибки измерения.

Определение направленной асимметрии в популяциях.

Направленная асимметрия проявлялась не одинаково. Общая тенденция показана на рис.2. Популяции расположены в порядке повышения величины НА (F-Гудолла критерий). Во всех популяциях отчетливо заметно повышение величины НА в ряду: дерево-лист-измерение.

Увеличение точности измерения указывает на большую долю величины направленной асимметрии. Величина НА выше на уровне «измерение» (DAmeasure), чем на уровне «лист» (DAleaf) и на уровне «дерево» (DAtree). Сплошная кривая – сглаженная линия тренда величины взаимодействия факторов измерение × сторона. Планки погрешностей показаны со стандартными ошибками.

В последней (десятой) популяции различие в величине НА было самое большое: $F = 7,52$ («дерево»); $F = 15,09$ («лист»); $F = 24,15$ («измерение»). У других популяций также при изменении уровня биосистемы к более низкому уровню получено увеличение величины направленной асимметрии. Только в первой популяции была получена статистически незначимая величина направленной асимметрии на всех уровнях, включая «измерение», т.е. она (одна из 10-ти) обладала «чистой» флуктуирующей асимметрией. Традиционный метод нормирующей разности показал статистически значимое присутствие направленной асимметрии только в двух популяциях №8 и №10 (табл.2).

Признаками с направленной асимметрией были признаки 2-ой, 4-ый и 5-ый (рисунок 1).

Таблица 1 – Результаты обобщенного Прокрустова анализа

Effect	SS	MS	df	F
Аллометрия (центроидный размер), совокупность популяций	85291075	9476786	9	1200,13***
Совокупность популяций	5,237	0,058	90	15,24***
Сторона	0,048	0,005	10	1,25 ^{ns}
Совокупность популяций × сторона	0,344	0,004	90	6,09***
Аллометрия (центроидный размер), особь дерева	96695713	1074397	90	675,71***
Дерево	10,457	0,012	900	8,18***
Сторона	0,048	0,005	10	3,35***
Дерево × сторона	1,278	0,001	900	2,98***
Аллометрия (центроидный размер), листовая пластина	97820453	217379	450	184,22***
Листовая пластина	18,448	0,004	4500	4,52***
Сторона	0,048	0,005	10	5,24***
Листовая пластина × сторона	4,085	0,001	4500	4,48***
Аллометрия (центроидный размер), измерение	98589970	109666	899	120,11***
Измерение: 2×(фото + нанесение меток)	20,664	0,002	8990	4,14***
Сторона	0,048	0,005	10	8,56***
Измерение × сторона	4,992	0,001	8990	4,27***

Notes: S – сумма квадратов; MS – средний квадрат; df – степень свободы; F – критерий Гудолла; *** – $p < 0.0001$; ns – не значимо

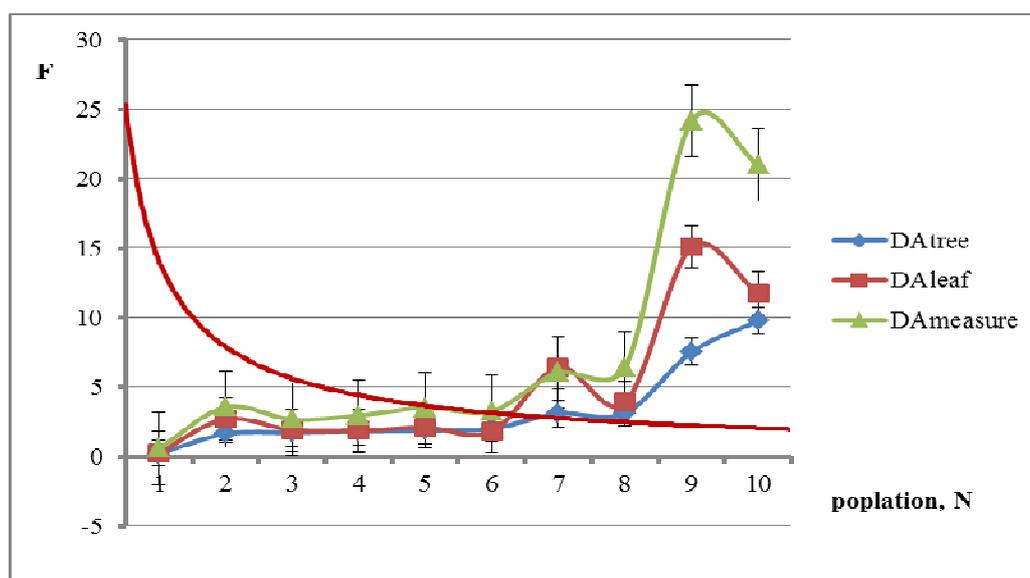


Рисунок 2 – Изменчивость величины направленной асимметрии

Таблица 2 – Результаты определения направленной асимметрии *t*-тестом и методом геометрической морфометрии (по критерию F-Гудолла)

Популяция, N	НА (<i>t</i> -тест)	НА ("side" F-Goodall)		
	признак, N	дерево	листовая пластина	измерение
1	ns	0,22 ^{ns}	0,29 ^{ns}	0,56 ^{ns}
2	ns	1,62 ^{ns}	2,69**	3,56****
3	ns	1,72 ^{ns}	1,9*	2,67**
4	ns	1,81 ^{ns}	1,86*	2,95**
5	ns	1,86 ^{ns}	2,11*	3,53****
6	ns	2,01 ^{ns}	1,79*	3,28****
7	ns	3,09**	6,42****	6,07****
8	2*	3,13**	3,89****	6,39****
9	ns	7,52****	15,09****	24,15****
10	4*, 5*	9,78****	11,75****	20,98****

Обозначения: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; **** – $p < 0.0001$

Таким образом, эти признаки, включая угол между средней и второй жилкой (5-ый), продемонстрировали связь между линейным методом и методом геометрической морфометрии, оценивающим асимметричность формы. Не было найдено высоких значений эксцесса (более 4) в выборках разности (П-Л), что свидетельствовало об отсутствии антисимметрии, как третьего возможного вида билатеральной асимметрии.

Результаты показали, что присутствие направленной асимметрии в контексте формы пластины является распространенным видом асимметрии в листовых пластинках березы повислой. Так, подобные исследования в районах Владимирской области, проведенные в 2015 году, показали присутствие НА в 6-ти из 9-ти популяций. Статистическая значимость направленной асимметрии также повышалась в направлении от популяции к листу. Соответственно, для популяции, дерева и листовой пластины критерий Гудолла и значимость были равны: $F = 3,19$, $p = 0,007$; $F = 4,97$, $p < 0,001$ и $F = 12,17$, $p < 0,001$, что подтверждало гипотезу о стойком присутствии направленной асимметрии в листовых пластинках годом раньше, в относительно сходных экологических условиях.

Выводы. Проведенное исследование показывает, что изменчивость линейных признаков влияет на асимметрию формы листовой пластины. Вариация неучтенных линейных признаков может существенно изменять форму листовых пластинок. В нашем случае два признака в одной из популяций (десятой) существенно отражали вариацию в асимметричности формы листовой пластины. Увеличение степени свободы в ряду популяция-дерево-лист приводили к повышению величины НА в листовой пластине, что является закономерным на фоне увеличения точности измерения.

Таким образом, оба компонента генотипической и фенотипической изменчивости находятся в смеси. Отношение величины F (MS) взаимодействия изучаемого уровня фактора с фактором «сторона», т.е. флуктуирующую асимметрию, к величине направленной асимметрии, как генотипического компонента изменчивости, можно представить как обратную зависимость (рисунок 2).

Общая асимметрия формы содержала два компонента изменчивости: генотипический и фенотипический компоненты. Матрицы лишь формально сообщают о виде изменчивости. Нормальная асимметрия – более четко регистрируемая характеристика, чем ФА, величина которой деформируется в меньшую или в большую сторону в присутствии направленной асимметрии.

Метод геометрической морфометрии представляется предпочтительным для определения флуктуирующей асимметрии и стабильности развития, т.к. принимает во внимание форму органа, т.е. листовой пластины. Метод нормирующей разности принимает во внимание лишь сумму величин ФА отдельных билатеральных признаков и позволяет судить лишь о величине ФА-индекса только на уровне популяционной изменчивости.

Подтверждается рабочая гипотеза о совместном присутствии обоих компонентов изменчивости: генотипического и фенотипического в асимметрии формы листовой пластины. Флуктуирующая асимметрия в чистом виде была встречена лишь в 1 из 10 случаев, на всех уровнях биосистем, включая уровень измерения (уровень ошибки измерения), что должно учитываться при определении стабильности развития популяция березы повислой и других древесных растений.

Литература

1. Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А. и др. Сопряженная биотопическая изменчивость ценопопуляций симпатрических видов грызунов на южном Урале // *Экология*. – 2015. Т.4. – С. 265–271.
2. Васильев А.Г., Васильева И.А. Феногенетический мониторинг импактных популяций растений и животных в условиях антропогенного пресса // *Научные ведомости БелГУ*. – Серия: Естественные науки. – Т.8. – 2009 URL: <http://cyberleninka.ru/article/n/fenogeneticheskiy-monitoring-impaktnyh-populyatsiy-rasteniy-i-zhivotnyh-v-usloviyah-antropogennogo-pressa> (дата обращения: 24.02.2016).
3. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ закономерностей феногенетической изменчивости гомологичных морфоструктур: от популяций до экологических рядов видов // *Экология*. – 2010. – Т. 5. – С. 1–8.
4. Войта Л.Л., Омелько В.Е., Петрова Е.А. Анализ морфометрической изменчивости внутривидовой структуры крошечной бурозубки *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 (lipotyphla: soricidae) на территории России // *Труды Зоологического института РАН*. – 2013. Т.317. – Вып. 3. – С. 332–351.
5. Захаров В.М., Чубинишвили А.Т. Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях. – М.: Центр экологической политики России, 2001. – 148с.
6. Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // *Журнал общей биологии*. – 2002. – Т. 63. – № 6. – С.473 – 493.
7. Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // *Проблемы генетики и теории эволюции*. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. – 99-114
8. Тиходеев О.Н. Классификация изменчивости по факторам, определяющим фенотип: традиционные взгляды и их современная ревизия // *Экол. генетика*. – 2013. – Т. 11. – Вып. 3. С. 79-92)
9. Baranov Sergey Gennadevich, Zykov Igor Evgenievich, Fedorova LiubovValerievna. Developmental Stability Study of *Quercus Robur*: Industrial and Abiotic Factors Influence // *Adv Environ Biol*, 8(17), 102-109, 2014.
10. Baranov S.G. Use of Morphogeometric Method for Study Fluctuating Asymmetry in Leaves *Tilia cordata* under Industrial Pollution // *Adv Environ Biol*, 8(7), 2391-2398, 2014.
11. Costa M, Mateus R, Moura M. 2015. Constant fluctuating asymmetry but not directional asymmetry along the geographic distribution of *Drosophila antonietae* (Diptera, Drosophilidae) // *Revista Brasileira de Entomologia*. 59: 337–342. doi.org/10.1016/j.rbe.2015.09.004
12. Fair JM, Breshears D. D. Drought stress and fluctuating asymmetry in *Quercus undulata* leaves: confounding effects of absolute and relative amounts of stress? // *J Arid Environ*. – 2005. – V. 62. – №. 2. – P. 235-249.
13. Fei Xu, WeihuaGuo, Weihong Xu AndRenqing Wang. Habitat effects on leaf morphological plasticity in *Quercus acutissima* // *Acta Biologica Cracoviensis Series Botanica*. 2008; 50/2: 19–26.
14. Graham John H, Whitesell Mattie J, Fleming Mark II, et al. Fluctuating Asymmetry of Plant Leaves: Batch Processing with LAMINA and Continuous Symmetry Measures // *Symmetry*. 2015, 7, 255-268; doi:10.3390/sym7010255.
15. Klingenberg CP, Duttke S, Whelan S. and Kim M. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves // *J Evol Biol*. 2012; V. 25. P.115 – 129.
16. Klingenberg CP. Analyzing Fluctuating Asymmetry with Geometric Morphometrics: Concepts, Methods, and Applications // *Symmetry*. 2015; 7843-934; doi:10.3390/sym7020843.
17. Klingenberg CP. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Res*. 2011;11: 353-357. DOI:10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
18. Klingenberg C.P., Barluenga M., Meyer A. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry // *Evol*. 2002; V. 56. P. 1909 – 1920. doi.org/10.1554/0014-3820
19. Nuche P, Komac B, Camarer JJ, et al. Developmental instability as an index of adaptation to drought stress in a Mediterranean oak // *Ecol Indic*. V. 40, May 2014, P. 68–75.
20. Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non-normal distributions and power of statistical tests // *Acta Zool Fennica*. 191:57 – 72 Helsinki 30 June 1992.
21. Raj A., Van Oudenaarden A. Nature, nurture, or chance: stochastic gene expression and its consequences // *Cell*. 2008. V. 135. P. 216–226
22. Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *J Classif*. 1999; 16: P.197 – 223.
23. Stige L.C., David B, Alibert P. On hidden heterogeneity in directional asymmetry – can systematic bias be avoided? // *J Evol Biol*. 2006;19: 492–499. doi: 10.1111/j.1420-9101.2005.01011.x
24. Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // *Evol*. 1962; V. 16. № 2. P. 125–142.

Сведения об авторах:

Баранов Сергей Геннадьевич – кандидат биологических наук, доцент «Владимирский государственный университет», г. Владимир, Россия.
 Бибики Татьяна Серафимовна – кандидат сельскохозяйственных наук
 Ильин Леонид Иннокентьевич – кандидат экономических наук, директор, e-mail: mail@vnish.org
 «Владимирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства», Владимирская область, Россия.

PRECISION OF MEASUREMENT AND DIRECTED ASYMMETRY IN LEAF PLATES OF BETULA PENDULA ROTH
Baranov S.G., Bibik T.S., Il'in L.I.

Abstract. The directional asymmetry in the birch leaf plates was studied. For this purpose, ten randomly selected populations were used in the Vladimir region (Russia). The leaf plates were photographed twice, 5 pairs of bilateral-symmetric labels were used and Procrustes analysis of variance carried out. Directional asymmetry testing was carried out at three biosystemic levels (population, individual and leaf plate level). The totality of all populations did not show the

presence of directional asymmetry. Biosystemic level – “tree” had a statistically significant directional asymmetry in 4 populations. At the level of “leaf plate” biosystem, directional asymmetry was found in 9 populations among 10. Thus, only one population had a fluctuating asymmetry at all biosystemic levels ($p < 0.0001$). The directional asymmetry of the linear features was checked in the t-test and was statistically significant only in two populations. Thus, directional asymmetry is the usual kind of asymmetry, present in the form of birch leaf plates which are pendant under conditions of normal variability. The described fact related specifically to the leaf plate, as to the unit of measurement. Therefore, in determining the FA and HA of leaf plates, one must keep in mind the possible presence of directional asymmetry as a population characteristic.

Key words: leaves of birch, directed asymmetry, fluctuating asymmetry, dispersion analysis.

References

1. Bolshakov V.N., Vasilev A.G., Vasileva I.A. and others. The conjugate biotopic variability of cenopopulations of sympatric rodent species in the southern Urals. [Sopryazhennaya biotopicheskaya izmenchivost tsenopopulyatsiy simpatricheskikh vidov gryzunov na yuzhnom Urale]. // *Ekologiya. – Ecology.* – 2015. Vol. 4. – P. 265–271.
2. Vasilev A.G., Vasileva I.A. Phenogenetic monitoring of impact populations of plants and animals under anthropogenic press. [Fenogeneticheskiy monitoring impactnykh populyatsiy rasteniy i zhivotnykh v usloviyakh antropogennogo pressa]. // *Nauchnye vedomosti BelGU. Seriya: Estestvennye nauki. – Scientific notes of Belarusian State University. Series: Natural Sciences.* Vol. 8.– 2009. Available at: <http://cyberleninka.ru/article/n/fenogeneticheskiy-monitoring-impactnykh-populyatsiy-rasteniy-i-zhivotnykh-v-usloviyakh-antropogennogo-pressa> (date of access: 24.02.2016).
3. Vasilev A.G., Vasileva I.A., Bolshakov V.N. Evolutionary and ecological analysis of regularities of phenogenetic variability of homologous morphostructures: from populations to ecological series of species. [Evolutsionno-ekologicheskiy analiz zakonomernostey fenogeneticheskoy izmenchivosti gomologichnykh morfostruktur: ot populyatsiy do ekologicheskikh ryadov vidov]. // *Ekologiya. – Ecology.* – 2010. Vol. 5. – P. 1–8.
4. Voyta L.L., Omelko V.E., Petrova E.A. Analysis of the morphometric variability of the intraspecific structure of the tiny shrew *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 (lipotyphla: soricidae) in the territory of Russia. [Analiz morfometricheskoy izmenchivosti vnutrividovoy struktury kroshechnoy burozubki *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 (lipotyphla: soricidae) na territorii Rossii]. // *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. – Proceedings of Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences.* 2013. Vol. 317. – Issue 3. – P. 332–351.
5. Zakharov V.M., Chubinishvili A.T. *Monitoring zdorovya srede na okhranyaemykh prirodnykh territoriyakh.* [Monitoring of environmental health in protected natural areas]. – M.: Tsentr ekologicheskoy politiki Rossii, 2001. – P. 148.
6. Pavlinov I. Ya., Mikeshina N.G. Principles and methods of geometric morphometry. [Printsipy i metody geometricheskoy morfometrii]. // *Zhurnal obschey biologii. – Journal of General Biology.* – 2002. – Vol. 63. – № 6. – P. 473–493.
7. Strunnikov V.A., Vyshinskiy I.M. *Relizable variability mulberry silkworms. Problems of genetics and evolution theory.* [Realizatsionnaya izmenchivost u tytovogo shelkopryada. Problemy genetiki i teorii evolyutsii]. Novosibirsk: Nauka, 1991. P. 99-114
8. Tikhodeev O.N. Classification of variability by the factors that determine the phenotype: traditional views and their modern revision. [Klassifikatsiya izmenchivosti po faktoram, opredelyayuschim fenotip: traditsionnye vzglyady i ikh sovremennaya reviziya]. // *Ekol. genetika. – Ecological genetics.* 2013. Vol. 11. Issue 3. P. 79-92.
9. Baranov Sergey Gennadevich, Zykov Igor Evgenievich, Fedorova LiubovValerievna. Developmental Stability Study of *Quercus Robur*: Industrial and Abiotic Factors Influence // *Adv Environ Biol*, 8(17), 102-109, 2014.
10. Baranov S.G. Use of Morphogeometric Method for Study Fluctuating Asymmetry in Leaves *Tilia cordata* under Industrial Pollution // *Adv Environ Biol*, 8(7), 2391-2398, 2014.
11. Costa M, Mateus R, Moura M. 2015. Constant fluctuating asymmetry but not directional asymmetry along the geographic distribution of *Drosophila antonietae* (Diptera, Drosophilidae) // *Revista Brasileira de Entomologia*. 59: 337–342. doi.org/10.1016/j.rbe.2015.09.004
12. Fair JM, Breshears D. D. Drought stress and fluctuating asymmetry in *Quercus undulata* leaves: confounding effects of absolute and relative amounts of stress? // *J Arid Environ.* – 2005. – V. 62. – № 2. – P. 235-249.
13. Fei Xu, WeihuaGuo, Weihong Xu AndRenqing Wang. Habitat effects on leaf morphological plasticity in *Quercus acutissima* // *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*. 2008; 50/2: 19–26.
14. Graham John H, Whitesell Mattie J, Fleming Mark II, et al. Fluctuating Asymmetry of Plant Leaves: Batch Processing with LAMINA and Continuous Symmetry Measures // *Symmetry*. 2015, 7, 255-268; doi:10.3390/sym7010255.
15. Klingenberg CP, Duttke S, Whelan S. and Kim M. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves // *J Evol Biol*. 2012; V. 25. P.115 – 129.
16. Klingenberg CP. Analyzing Fluctuating Asymmetry with Geometric Morphometrics: Concepts, Methods, and Applications // *Symmetry*. 2015; 7843-934; doi:10.3390/sym7020843.
17. Klingenberg CP. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Res.* 2011;11: 353-357. DOI:10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
18. Klingenberg C.P., Barluenga M., Meyer A. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry // *Evol.* 2002; V. 56. P. 1909 – 1920. doi.org/10.1554/0014-3820
19. Nuche P, Komac B, Camarer JJ, et al. Developmental instability as an index of adaptation to drought stress in a Mediterranean oak // *Ecol Indic.* V. 40, May 2014, P. 68–75.
20. Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non-normal distributions and power of statistical tests // *Acta Zool Fennica*. 191:57 – 72 Helsinki 30 June 1992.
21. Raj A., Van Oudenaarden A. Nature, nurture, or chance: stochastic gene expression and its consequences // *Cell*. 2008. V. 135. P. 216–226
22. Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *J Classif.* 1999; 16: P.197 – 223.
23. Stige L.C., David B, Alibert P. On hidden heterogeneity in directional asymmetry – can systematic bias be avoided? // *J Evol Biol*. 2006;19: 492–499. doi: 10.1111/j.1420-9101.2005.01011.x
24. Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // *Evol.* 1962; V. 16. № 2. P. 125–142.

Autors:

Baranov Sergey Gennadevich – Ph.D. of Biological sciences, Associate Professor
«Vladimir State University», Vladimir, Russia
Bibik Tatyana Serafimovna – Ph.D. of Agricultural sciences, head of department
Ilin Leonid Innokentevich – Ph.D. of Economic Sciences, Director, e-mail: mail@vnish.org
«Vladimir Research Institute of Agriculture», Vladimir region, Russia.