

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2024.25.2>

ВАРИАЦИЯ СИММЕТРИЧНЫХ ПРИЗНАКОВ В ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНЕ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ

Научная статья

Баранов С.Г.^{1*}, Зыков И.Е.², Федорова Л.В.³, Липпонен И.Н.⁴, Кузнецова Д.Д.⁵¹ ORCID : 0000-0002-7778-4689;² ORCID : 0000-0002-6027-3700;³ ORCID : 0000-0002-5447-4709;⁴ ORCID : 0000-0002-4315-7644;⁵ ORCID : 0000-0001-7422-8751;¹ Владимирский государственный университет, Владимир, Российская Федерация^{2,5} Государственный гуманитарно-технологический университет, Орехово-Зуево, Российская Федерация³ Первый Московский государственный медицинский университет им. И. М. Сеченова, Москва, Российская Федерация⁴ Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина, Кировск, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (bar.serg58[at]gmail.com)

Аннотация

Флуктуирующая асимметрия (ФА) – это мера онтогенетического шума, указывающая на отклонение в механизмах гомеостаза. Связана ли интегральная величина ФА с коррелированностью этого показателя в нескольких признаках? Предложена регрессионная модель интегрального индекса ФА листовой пластины липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill), включавшая следующие факторы:

- а) коэффициент корреляции величин мерных признаков листовой пластины;
- б) коэффициент вариации размеров этих признаков;
- в) коэффициент корреляции ФА признаков.

Наибольшим частным коэффициентом регрессии обладала вариация признаков ($b=0,52$; $p=0,001$). Коэффициент корреляции ФА обладал меньшей значимостью ($b=0,37$; $p=0,01$). Фактор корреляции признаков не показал статистического значимого влияние на величину ФА. Метод опорных векторов подтвердил результаты регрессионного анализа и показал наибольшее прогнозируемое значение ФА при средних значениях вариации признаков и высокой коррелированности признаков по индексу ФА.

Ключевые слова: коэффициент корреляции, метод опорных векторов, флуктуирующая асимметрия.

VARIATION OF SYMMETRICAL FEATURES IN THE LEAF PLATE OF SMALL-LEAVED LIME TREE

Research article

Baranov S.G.^{1*}, Zykov I.E.², Fedorova L.V.³, Lipponen I.N.⁴, Kuznetsova D.D.⁵¹ ORCID : 0000-0002-7778-4689;² ORCID : 0000-0002-6027-3700;³ ORCID : 0000-0002-5447-4709;⁴ ORCID : 0000-0002-4315-7644;⁵ ORCID : 0000-0001-7422-8751;¹ Vladimir State University, Vladimir, Russian Federation^{2,5} State Humanitarian Technological University, Orekhovo-Zuevo, Russian Federation³ I. M. Sechenov First Moscow State Medical University, Moscow, Russian Federation⁴ Polar Alpine Botanical Garden Institute, Kirovsk, Russian Federation

* Corresponding author (bar.serg58[at]gmail.com)

Abstract

Fluctuating asymmetry (FA) is a measure of ontogenetic noise indicating a deviation in homeostasis mechanisms. Is the integral value of FA related to the correlation of this index in several traits? A regression model of the integral FA index of the leaf plate of small-leaved lime tree (*Tilia cordata* Mill) was proposed, which included the following factors:

- a) correlation coefficient of the values of the measured leaf plate traits;
- b) coefficient of variation of the sizes of these traits;
- c) FA correlation coefficient of the traits.

The highest partial regression coefficient was possessed by the variation of traits ($b=0.52$; $p=0.001$). The FA correlation coefficient had less significance ($b=0.37$; $p=0.01$). The trait correlation factor showed no statistical significant effect on FA value. The method of support vectors confirmed the results of regression analysis and showed the highest predicted FA value at average values of variation of signs and high correlation of signs by FA index.

Keywords: correlation coefficient, support vector method, fluctuating asymmetry.

Введение

Симметричные билатеральные структуры в листовой пластине обладают различной флуктуационной изменчивостью. В одних случаях они высоко коррелированы, в других – обладают слабой корреляционной связью по величине флуктуирующей асимметрии (ФА). Пластическая изменчивость (вариабильность величины признаков) – это

другой вид фенотипической изменчивости. Изучение двух видов изменчивости показало, что флуктуационная изменчивость скорее положительно коррелировала с вариацией признаков. Для растений такая зависимость зависела от фототаксических особенностей экологических групп древесных растений. В генетическом аспекте предполагается две теоретические схемы расхождения в величине ФА. Первая – независимое проявление с отсутствием корреляции между ФА признаков. Второе – зависимое проявление, т.е. корреляционная связь, которая может быть как положительной, так и отрицательной. Положительная корреляция встречается в половинах листовой пластины даже в отсутствии направленной асимметрии, например, у липы мелколистной. Естественно предположить, что в растениях за ФА отвечает один локус в отдельно взятом гене. Плейотропность здесь проявляется как функция гена, влияющего на многие или все билатерально симметричные признаки, например жилки разных порядков. В то же время полимерия – множественное действие генов на один признак – удобно объясняет отрицательную корреляцию при рассогласованности функционирования генов.

По мнению Sato et al [1], пластическая изменчивость имеет скорее средовое происхождение, в отличие от шума онтогенетического развития, как генотипического свойства. Известно выражение “plasticity – first” (пластичность – первое). Например, увеличение реакции фитотаксиса (генетическое свойство) ведет к статистически значимой направленной асимметрии, как правило, снижающей долю ФА в билатеральных признаках. В свою очередь, теоретически, это означает повышение стабильности развития или снижение шума развития. Генетические и негенетические аспекты фенотипической изменчивости (флуктуационной и пластической) описаны подробно; общий итог – позитивная корреляция между пластической изменчивостью и шумом развития и обратная связь между шумом развития и флуктуационной изменчивостью [2], [3], [4], [5].

Сказанное выше скорее относится к древесным растениям теневыносливого ряда: дуб, черёмуха и липа. Предмет предлагаемого исследования – особенности корреляции признаков в листовой пластине, а также связь между усредненной величиной ФА и коэффициентом корреляции ФА признаков. Разобщенность (слабая корреляция) или согласованность между коэффициентами корреляции (высокая корреляция) может косвенно выражать их генетическую разобщенность.

Целью работы было определение влияния на интегральное значение ФА факторов коэффициента вариации величин признаков и коэффициент вариации значений ФА этих признаков. Дополнительным фактором служил коэффициент корреляции мерных значений признаков. Проверялась следующая гипотеза: вариация (изменчивость) билатерально симметричных признаков и их ковариационная связь по величине флуктуирующей асимметрии оказывает влияние на общую флуктуирующую асимметрию листовой пластины. Как следует из предыдущих исследований, метод геометрической морфометрии, основанный на дисперсии координат меток не всегда отражает результаты, полученные с помощью мерных признаков [6], [7]. Учитывая это, мы посчитали важным обратить внимание на структуру ФА мерных признаков. Основным методом было моделирование на основе множественной регрессии, дополнительно использовались методы получения данных с помощью системы искусственного интеллекта. Был выбран центральная часть ареала липы мелколистной, листовая пластина которой удобна для исследования, так как обладает достаточно большим числом билатерально-симметричных признаков.

Методы и принципы исследования

В работе использовались гербарные материалы, полученные в 2014–2023гг в г. Москва (Измайловский район), Орехово-Зуево и Можайск, а также популяции из Владимирской области. Предыдущие исследования показали ответную реакцию на загрязнения только по некоторым признакам, таким как расстояние, между основаниями первой и второй жилок первого порядка и ширина половины листа, поэтому, важно было оценить популяции по интегрированному показателю.

Листья липы мелколистной собирались в августе-сентябре годов с нижних частей крон, равномерно со всех сторон по 10 листовых пластин с каждого из десяти деревьев по официальной методике с дополнениями [8], [9]. Места сбора листьев находились как в промышленных локалитетах, так и в биотопах свободных от антропогенного стресса. После сканирования (300 dpi) изображения листьев двукратно измерялись с помощью экранного дигитайзера TPSdig2 (Rholf, 2017). Результаты измерений мерных признаков сначала заносились в таблицы Excel, затем – в таблицы STATISTICA 10 (Statsoft Ink.), где выполнялись основные анализы описательной статистики. В работе использовались только мерные признаки, угловой признак был исключен (рис. 1).

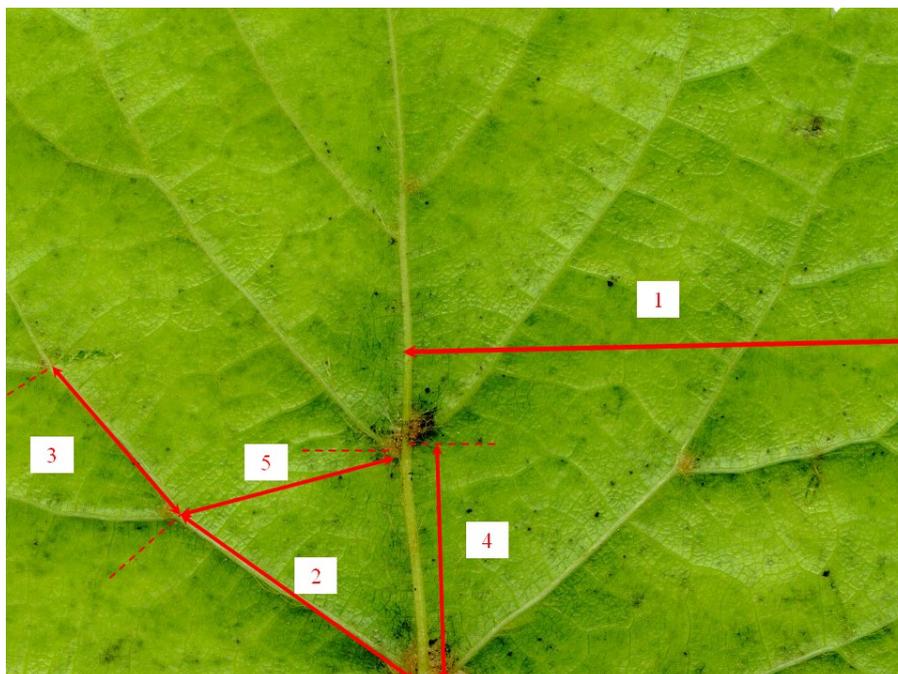


Рисунок 1 - Признаки для определения ФА
DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2024.25.2.1>

Признаки с направленной асимметрией (НА) исключались из работы (t тест, $H_0: L=R$; 20% случаев из 31-й популяции). Присутствие антисимметрии тестировалось по коэффициенту корреляции между L и R , где L и R – величина левой и правой стороны билатерально симметричного признака. Отрицательного значения получено не было, что подтверждало отсутствие антисимметрии. Индекс ФА определялся по формуле ФА (FA) = $(L-R)/(L+R)$, отнесенное на лист, как репрезентативную экспериментальную единицу. Определялось среднее значение на признак $(L+R)/2$.

Для нахождения степени вариации признаков ($CV_{\text{приз}}$, пластическая изменчивость) использовался коэффициент вариации как отношение среднеквадратичного отклонения к среднему значению $(L+R)/2$. Определялся коэффициент корреляции значений ФА от 4-х до 6-ти мерных признаков для каждой популяции. Использовался метод Спирмена, т.к. большинство выборок $(L-R)/(L+R)$, около 8%, обладало непараметрическим распределением.

Проводился регрессионный анализ влияния на ФА коэффициента вариации признаков и коэффициента корреляции между признаками.

Для определения коэффициента корреляции размеров признаков, как и их значений ФА, использовалось взвешенное значение исходя из общего числа признаков. Использовались только статистически значимые коэффициенты, как положительные, так и отрицательные. Везде применялась статистическая значимость $\alpha = 95\%$. Таким образом, каждому популяционному индексу ФА соответствовал:

- индекс корреляции этого индекса между признаками;
- коэффициент вариации признаков (CV);
- коэффициент корреляции между величинами признаков.

Метод опорных факторов (опция Data mining, support vector machine) использовался для прогнозирования. Использовалось 75% объема выборок с 1000 повторностями. Применялось 15 опорных векторов. Обучение проводилось в режиме до 1000 итераций (повторов) до достижения ошибки 0,001 с общим объемом памяти 40Мб. Формировался объем прогностических значений ФА, находилась корреляция с исходными данными и зависимость между тремя факторами и прогнозируемой величиной флуктуирующей асимметрии.

Основные результаты

3.1. Многофакторный регрессионный анализ

Регрессионная модель была статистически значима ($F=8,83$; $p = 0,001$), а коэффициент детерминации был равен $R^2 = 0,58$. Остатки, т.е. необъясненные компоненты регрессии были также значимы. Статистически значимыми были 2 фактора: $CV_{\text{приз}}$, ($b=0,52$; $p=0,001$) и $R_{\text{фа}}$ ($b=0,38$; $p=0,01$, см. табл.1). Отношение дисперсии $CV_{\text{приз}}$ к дисперсии отклика (эта) $\eta^2=0,36$. Парциальная корреляция у обоих влияющих фактора была одинакова $R^2 = 0,15$.

Таблица 1 - Факторы регрессии, объясняющие вариацию флуктуирующей асимметрии

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2024.25.2.2>

Индексы	b^*	$std.err.$	b	$std.err.$	$t(27)$	$p-value$
$CV_{\text{приз}}$	0,52	0,141	0,006	0,002	3,718	0,001
$R_{\text{приз}}$	- 0,02	0,137	- 0,001	0,010	- 0,139	0,890

$R_{фа}$	0,37	0,141	0,147	0,055	2,656	0,013
----------	------	-------	-------	-------	-------	-------

Примечание: b^* – стандартизированный коэффициент регрессии; b – частный коэффициент регрессии; $std.err.$ – стандартная ошибка; $t(27)$ – критерий Стьюдента; p -value – уровень вероятности

3.2. Метод опорных векторов (Support Vector Machine)

Для прогнозирования результатов регрессии мы использовали автоматическое генерирование множеств данных. Предсказанные значения ФА коррелировали с первоначальными значениями с коэффициентом корреляции равным 0,72. Степень соответствия (goodness of fit) показал соответствие модели для $CV_{приз}$ ($r=0,65$), и для $R_{фа}$ ($r = 0,55$). На рис. 2 показан трехмерный график зависимости предсказанной модели от этих факторов.

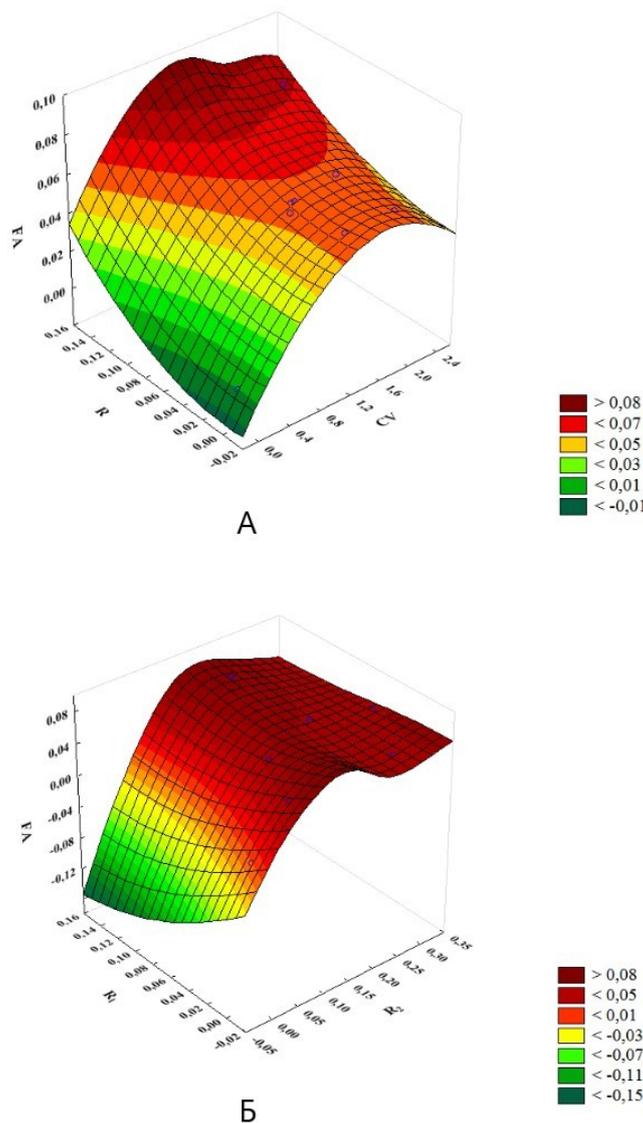


Рисунок 2 - Зависимость предсказанных значений ФА:

А – от коррелированности признаков по ФА (R) и их вариации (CV); Б – от коррелированности признаков по ФА (R_1) и корреляции величин признаков (R_2)

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2024.25.2.3>

Значения $CV_{приз}$ в оптимальной зоне, соответствующей максимальной флуктуирующей асимметрии лежат в диапазоне средних значений 0,6 – 1,8. Фактор $R_{приз}$ показывал высокое значение ФА не более 0,08 также в диапазоне средних значений 01-0,2, т.е. не вносил серьезное влияние во флуктуирующую асимметрию в отличие от факторов вариации признаков ($CV_{приз}$) и корреляции по индексу ФА ($R_{фа}$).

Третье сочетание факторов $CV_{приз}$ и $R_{приз}$ показано на рис. 3. Увеличение вариации признаков ведет к увеличению ФА до 0,12 при минимальном значении корреляции между величинами признаков $R_{приз}$.

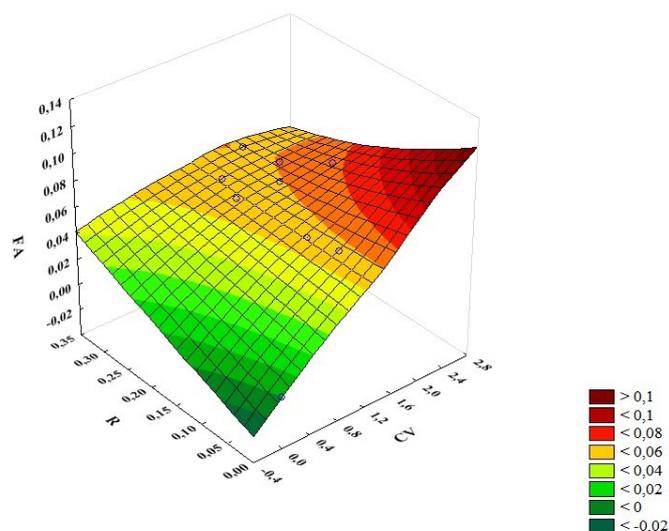


Рисунок 3 - Зависимость предсказанных значений ФА от коррелированности признаков (R) и их вариации (CV)
DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2024.25.2.4>

Таким образом, мы применили три модели: множественной регрессии, модель степени соответствия и модель машинного обучения. Первая модель была информативной, она показала существенное влияние вариации признаков на ФА. Модель степени соответствия показывали корреляционные коэффициенты, из них наибольший соответствовал фактору $CV_{\text{приз}}$, без вероятностной оценки уровня p . Преимущество метода опорных векторов было в визуальном отображении зависимости ФА от двух факторов. Как и во втором случае здесь отсутствовала вероятностная оценка. Третий график (рис. 3) подтверждал важность фактора вариации признаков (максимальный уровень ФА 0,12), но цветовая плотность окрашенной части графика была наибольшей при сочетании факторов $R_{\text{фа}}$ и $R_{\text{приз}}$ (рис. 2).

Обсуждение

Выводы, вытекающие из проделанной работы, были следующие:

1. Изменчивость признаков (CV), была наиболее тесно связана с величиной флуктуирующей асимметрии.
2. Все три фактора обладали положительной корреляцией с ФА.
3. Корреляция признаков по величине ФА (низкие значения) в сочетании с высокой вариацией признаков способствовало высокому значению интегральному значению ФА.

Помимо вариации признаков, влияющих на величину ФА [10], [11], мы показали, что и корреляция по величине ФА также связана с общей флуктуационной изменчивостью и стабильностью развития.

Гипотеза плейотропного эффекта один ген – множество признаков подтверждалась, т.к., признаки с высокой корреляцией по величине ФА коррелировали с интегральной величиной ФА при среднем и высоком значениях вариации признаков. Этот факт указывает на то, что отклонение от нормы реакции пластических признаков в сторону меньших значений не связано с увеличением ФА и дестабилизацией развития. Высокая флуктуирующая асимметрия при низкой корреляции ФА признаков компенсировалась высокой вариацией самих признаков. Такая связь между пластической и флуктуационной изменчивостью также прослеживается во многих исследованиях [1], [6], [12], [13].

Заключение

Вызывает интерес адаптивная и неадаптивная виды пластической изменчивости. Другое направление – происхождение шума развития, которое обычно ассоциируют с флуктуационной изменчивостью, как «искажения адаптивной аллометрии» [14]. Модели, по нашему мнению должны включать характеристики распределения случайной величины [12], [13]. Правильный выбор модели имеет важное значение. Например, в нашем случае метод древовидной классификации показал одинаковую значимость обоих факторов: корреляции ФА признаков, и коэффициента вариации признаков. При невысоких объёмах данных рационально использовать множественную регрессию, дополнительная классификация исходных данных требует соответствующих методов.

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

Conflict of Interest

None declared.

Review

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

Список литературы / References

1. Saito K. Developmental noise and phenotypic plasticity are correlated in *Drosophila simulans* / K. Saito, M. Tsuboi // *Evolution Letters*. — 2024. — 8-2. — P. 397–405.
2. Scheiner S. M. The genetics of phenotypic plasticity. XIII. Interactions with developmental instability / S. M. // *Ecology and evolution*. — 2014. — Vol. 4. — 8. — P. 1347–1360.
3. Armbruster W. Scott Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals / W. Scott Armbruster, Ch. Peñabon, H. Geir et al. // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. — 2014. — Vol. 369. — 1649.
4. Polak M. Developmental instability: causes and consequences / M. Polak. — USA : Oxford University Press, 2003.
5. Graham J. H. Nature, nurture, and noise: Developmental instability, fluctuating asymmetry, and the causes of phenotypic variation / J. H. Graham // *Symmetry*. — 2021. — Vol. 13. — 7. — P. 1204.
6. Baranov S. G. Conjugacy of two types of phenotypic variability of small-leaved linden / S. G. Baranov, I. E. Zykov, D. D. Kuznetsova // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. — 2019. — 07-07. DOI: 10.18699/VJ19.519
7. Baranov S. G. Spatial Variability of Small-leaved Linden (*Tilia cordata* Mill.) Leaf Blade / S. G. Baranov, I. E. Zykov, E. Yu. Poloskova et al. // *E3S Web of Conferences*. — 2021. — 254. DOI: 10.1051/e3sconf/202125406002
8. Захаров В. Оценка состояния биоразнообразия: исследование стабильности развития / В. Захаров, И. Трофимов // *Litres*. — 2022.
9. Баранов С. Г. Влияние климатического фактора на пластичность и асимметрию листовых пластин представителей рода *Tilia L.* / С. Г. Баранов, И. Е. Зыков, Л. В. Федорова // *Принципы экологии*. — 2019. — 8-1.
10. Зыков И. Е. Оценка биоиндикационного значения уровня изменчивости параметров листовых пластинок липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях города Орехово-Зуево и Орехово-Зуевского района / И. Е. Зыков, Л. В. Федорова, С. Г. Баранов // *Географическая среда и живые системы*. — 2015. — 1. — С. 15–21.
11. Трубянов А. Б. Флуктуирующая асимметрия: вариация признака и корреляция левое правое / А. Ю. Трубянов, Н. В. Глотов // *Доклады академии наук*. — Федеральное государственное бюджетное учреждение "Российская академия наук", 2010. — Т. 431. — 2. — С. 283–285.
12. Levis N. A. Plasticity-led evolution: A survey of developmental mechanisms and empirical tests / N. A. Levis, D. W. Pfennig // *Evolution & Development*. — 2020. — 22. — P. 71–87.
13. Tonsor S. J. Developmental instability is genetically correlated with phenotypic plasticity, constraining heritability, and fitness / S. J. Tonsor, T. W. Elnacash, S. M. Scheiner // *Evolution*. — 2013. — 67-10. — P. 2923–2935.
14. Emlen J. M. Nonlinear growth dynamics and the origin of fluctuating asymmetry / J. M. Emlen, D. C. Freeman, J. H. Graham // *Genetica*. — 1993. — 89. — P. 77–96.

Список литературы на английском языке / References in English

1. Saito K. Developmental noise and phenotypic plasticity are correlated in *Drosophila simulans* / K. Saito, M. Tsuboi // *Evolution Letters*. — 2024. — 8-2. — P. 397–405.
2. Scheiner S. M. The genetics of phenotypic plasticity. XIII. Interactions with developmental instability / S. M. // *Ecology and evolution*. — 2014. — Vol. 4. — 8. — P. 1347–1360.
3. Armbruster W. Scott Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals / W. Scott Armbruster, Ch. Peñabon, H. Geir et al. // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. — 2014. — Vol. 369. — 1649.
4. Polak M. Developmental instability: causes and consequences / M. Polak. — USA : Oxford University Press, 2003.
5. Graham J. H. Nature, nurture, and noise: Developmental instability, fluctuating asymmetry, and the causes of phenotypic variation / J. H. Graham // *Symmetry*. — 2021. — Vol. 13. — 7. — P. 1204.
6. Baranov S. G. Conjugacy of two types of phenotypic variability of small-leaved linden / S. G. Baranov, I. E. Zykov, D. D. Kuznetsova // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. — 2019. — 07-07. DOI: 10.18699/VJ19.519
7. Baranov S. G. Spatial Variability of Small-leaved Linden (*Tilia cordata* Mill.) Leaf Blade / S. G. Baranov, I. E. Zykov, E. Yu. Poloskova et al. // *E3S Web of Conferences*. — 2021. — 254. DOI: 10.1051/e3sconf/202125406002
8. Zakharov V. Ocenka sostoyaniya bioraznoobraziya: issledovanie stabil'nosti razvitiya [Assessment of the state of biodiversity: study of development stability] / V. Zaharov, I. Trofimov // *Litres*. — 2022. [in Russian]
9. Baranov S. G. Vliyaniye klimaticheskogo faktora na plastichnost' i asimmetriyu listovykh plastin predstaviteley roda *Tilia L.* [The influence of the climatic factor on the plasticity and asymmetry of leaf plates of representatives of the genus *Tilia L.*] / S. G. Baranov, I. E. Zykov, L. V. Fedorova // *Principles of ecology*. — 2019. — 8-1. [in Russian]
10. Zykov I. E. Ocenka bioindikacionnogo znacheniya urovnya izmenchivosti parametrov listovykh plastinok lipy melkolistnoy (*Tilia cordata* Mill.) v usloviyah goroda Orekhovo-Zuevo i Orekhovo-Zuevskogo rajona [Assessment of the bioindicative value of the level of variability of parameters of leaf blades of small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.) in the conditions of the city of Orekhovo-Zuevo and the Orekhovo-Zuevo region] / I. E. Zykov, L. V. Fedorova, S. G. Baranov //

Geograficheskaya sreda i zhivye sistemy [Geographical environment and living things systems]. — 2015. — 1. — P. 15–21. [in Russian]

11. Trubyanov A. B. Fluktuiruyushchaya asimmetriya: variatsiya priznaka i korrelyatsiya levoe pravoe [Fluctuating asymmetry: feature variation and left-right correlation] / A. B. Trubyanov, N. V. Glotov // *Doklady akademii nauk* [Reports of the Academy of Sciences]. — Federal State Budgetary Institution "Russian Academy of Sciences", 2010. — Vol. 431. — 2. — P. 283–285. [in Russian]

12. Levis N. A. Plasticity-led evolution: A survey of developmental mechanisms and empirical tests / N. A. Levis, D. W. Pfennig // *Evolution & Development*. — 2020. — 22. — P. 71–87.

13. Tonsor S. J. Developmental instability is genetically correlated with phenotypic plasticity, constraining heritability, and fitness / S. J. Tonsor, T. W. Elnaccash, S. M. Scheiner // *Evolution*. — 2013. — 67-10. — P. 2923–2935.

14. Emlen J. M. Nonlinear growth dynamics and the origin of fluctuating asymmetry / J. M. Emlen, D. C. Freeman, J. H. Graham // *Genetica*. — 1993. — 89. — P. 77–96.