УДК 582.951.6:581.4 DOI: 10.14258/pbssm.2026038

Сравнительный анализ форм листьев льнянок на основе эллиптических дескрипторов Фурье

Comparative analysis of leaf shapes of *Linaria* species based on elliptic Fourier descriptors

Васильева В. А., Косачев П. А.

Vasileva V. A., Kosachev P. A.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: vasileva_v@mail.asu.ru; pakosachev@yandex.ru
Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. В работе проведен анализ формы листовых пластинок четырех видов из рода *Linaria* (Plantaginaceae) на основе метода эллиптических дескрипторов Фурье, реализованный в пакете SHAPE ver.1.3 b. Метод включает нормализацию контуров по размеру, ориентации и начальной точке с расчётом коэффициентов до 20 гармоник, на основе которых был проведён анализ главных компонент с выделением 5 компонент, объясняющих основные закономерности изменчивости. Материалом послужили листья видов *Linaria acutiloba*, *L. genistifolia*, *L. ruthenica* и *L. vulgaris* в количестве 100 шт. (по 25 на каждый вид) из гербарной коллекции Южно-Сибирского ботанического сада [ALTB], собранные на территории Алтайского края, Республики Алтай и Казахстана. Результаты показали обособленное положение всех видов, особенно *L. acutiloba*, часть *L. vulgaris*, *L. ruthenica* и *L. genistifolia* демонстрируют частичное перекрывание кластеров; выявленные отклонения, вероятно, обусловлены фенотипической пластичностью и влиянием экологических факторов.

Ключевые слова. Алтайский край, анализ главных компонентов, Казахстан, морфологический анализ листьев, Республика Алтай, *Linaria*, Plantaginaceae.

Summary. The paper analyzes the shape of leaf blades of four species of the genus *Linaria* (Plantaginaceae) based on the method of elliptical Fourier descriptors implemented in the SHAPE ver. 1.3 b. The method includes normalization of contours by size, orientation and starting point with the calculation of coefficients up to 20 harmonics, on the basis of which the principal component analysis was carried out with the allocation of 5 components explaining the main patterns of variability. The material was leaves of *Linaria acutiloba*, *L. genistifolia*, *L. ruthenica* and *L. vulgaris* species in the amount of 100 pcs. (25 for each species) from the herbarium collection of the South Siberian Botanical Garden [ALTB], collected in the Altai Krai, Republic of Altai and Kazakhstan. The results showed the isolated position of all species, especially *L. acutiloba*, part of *L. vulgaris*, *L. ruthenica* and *L. genistifolia* demonstrate partial overlap of clusters; the revealed deviations are probably due to phenotypic plasticity and the influence of environmental factors.

Key words. Altai Krai, Kazakhstan, leaf morphometry, *Linaria*, Plantaginaceae, principal component analysis, Republic of Altai.

Введение. Род *Linaria* Mill. (Plantaginaceae) характеризуется сложной внутриродовой структурой и высокой морфологической изменчивостью видов, что затрудняет видовую идентификацию, поскольку традиционные диагностические признаки, основанные на строении венчика, коробочки и морфологии семян, не всегда обеспечивают надёжное разграничение близких таксонов. Поэтому, несмотря на длительную историю изучения рода в монографических и флористических работах разных авторов, наблюдается расхождение в понимании объема видов и внутриродового деления льнянок (Куприянова, 1950, 1955; Sutton, 1988; Положий, 1996 и др.).

Видовая идентификация льнянок основана в основном на морфологических признаках генеративных органов: особенностях строения венчика, овальной коробочки, вскрывающейся порами, и скульптуре семян. Изучение скульптуры семян с помощью современных методов, например, сканирующего электронного микроскопа, значительно расширило круг признаков, важных для систематики (Sutton, 1988; Пескова, 2003). Форма листьев, их расположение также используется при составлении

диагностических ключей во флористических работах (Куприянова, 1950, 1955; Левичев, 1987; Положий, 1996; Косачев, 2003, 2017 и др.). Однако целенаправленного изучения формы листьев или проведения их морфометрического анализа до сих пор сделано не было.

Как показало наше исследование, основанное на методе количественной оценки формы биологических объектов, форма листьев льнянок имеет важное диагностическое значение.

Этот подход заключается в математическом описании замкнутого двумерного контура объекта с помощью ряда коэффициентов Фурье, которые получаются в результате дискретного преобразования координат точек контура. Эти коэффициенты затем нормализуются, чтобы обеспечить инвариантность описания к размеру, повороту и выбору начальной точки обхода контура, что позволяет объективно сравнивать формы различных объектов. Далее, для снижения размерности данных и выделения основных независимых паттернов изменчивости формы, выполняется анализ главных компонент (PCA) на полученных коэффициентах. В результате этого анализа вычисляются главные компоненты, которые объясняют наиболее значительные вариации формы в выборке, а их оценки могут быть использованы в качестве количественных признаков для последующих исследований, например, генетических или экологических (Iwata, Ukai, 2002). Этот метод, применяемый в последнее время в биологических исследованиях для сравнения и классификации форм (Лях, 2019), обеспечивает объективность и сопоставимость результатов, что особенно важно при работе с морфологически изменчивыми группами. Вместе с тем, при интерпретации результатов морфометрических исследований необходимо учитывать фенотипическую пластичность растений. Хорошо известно, что экологические факторы, такие как температура, освещенность и влажность, способны оказывать существенное влияние на морфологию листьев. Например, в работе Menadue и Crowden (1990) на примере *Ranunculus nanus* было убедительно показано, что различия в условиях местообитаний приводят к достоверным изменениям размеров листовой пластинки, длины черешка и степени рассечения листочков. Хотя в указанном исследовании форма листовой пластинки в целом оставалась стабильной, сам факт высокой экологической чувствительности количественных параметров листа требует особого внимания.

Материалы и методы. Для морфометрического анализа листьев был использован гербарный материал из коллекции Южно-Сибирского ботанического сада [ALTB] в количестве 20 гербарных листов, собранных на территории трех географических регионов: Алтайского края, Республики Алтай и Казахстана, точки сборов отмечены на карте (рис. 1).

Исследуемые образцы относятся к двум секциям рода *Linaria*: секции *Speciosae* (*Linaria genistifolia* (L.) Mill.), характеризующейся трёхгранными морщинистыми семенами, и типовой секции (*L. acutiloba* Fisch. ex Rchb., *L. ruthenica* Blonski, *L. vulgaris* Mill.) с дисковидными гладкими семенами.

Как показали исследования Г. Н. Бузук (2006) по изменчивости листьев брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), для определения среднестатистических параметров размеров и формы листьев у образцов наиболее пригодны листья с середины побега – так называемые «репрезентативные» или «медианные», поскольку значение стандартного отклонения для них минимально. Поэтому мы отбирали с каждого гербарного экземпляра по 5 листьев именно со средней части побега. Общее количество обработанных листьев для каждого вида составило 25 (по 5 листьев с 5 растений). Общее число анализируемых листьев составило 100 шт.

Для количественной оценки морфологических особенностей листовых пластинок применялся пакет программ SHAPE ver.1.3 (Iwata, Ukai, 2002), реализующий метод эллиптических дескрипторов Фурье (EFD). Данный пакет включает четыре модуля: ChainCoder – для обработки растровых изображений и выделения контуров, Chc2Nef – для вычисления нормализованных коэффициентов Фурье, PrinComp – для проведения анализа главных компонент, а также PrinPrint – для визуализации основных закономерностей изменчивости формы, выявленных в ходе анализа. Кроме того, результаты анализа главных компонентов изученных видов были показаны на диаграмме, построенной в Microsoft Excel Office 15.

Листья фотографировали на белом фоне с масштабным маркером 10 × 10 мм. Полученные фотографии обрабатывались в графическом редакторе Paint и сохранены в 24-разрядном формате BMP. На следующем этапе в программе Chc2Nef выполнено вычисление эллиптических коэффициентов Фурье, проведена нормализация контуров по размеру, ориентации и начальной точке (использована нормализация по первому гармоническому эллипсу); для каждого листа рассчитано до 20 гармоник коэффициентов.

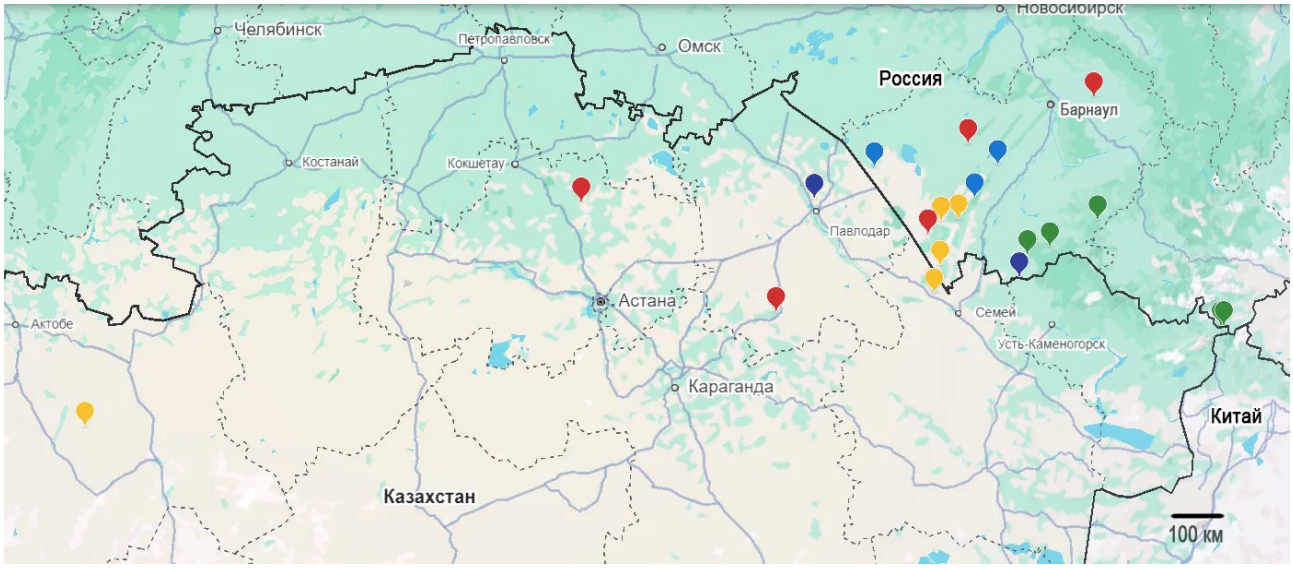


Рис. 1. Точки сбора гербарных образцов *Linaria* Mill. Обозначение: *Linaria vulgaris* – красный цвет; *Linaria acutiloba* – зеленый; *Linaria ruthenica* – синий; *Linaria genistifolia* – желтый).

Результаты и обсуждение. На основе полученных коэффициентов в программе PrinComp выполнен анализ главных компонент, и последующая визуализация в программе PrinPrint (рис. 2). В ходе анализа проведено сокращение размерности данных, выделено 5 главных компонент, которые отражают основные закономерности изменчивости формы листьев в исследуемой выборке. На рисунке 2 представлены только 2 первые компоненты, описывающие до 80 % изменчивости.

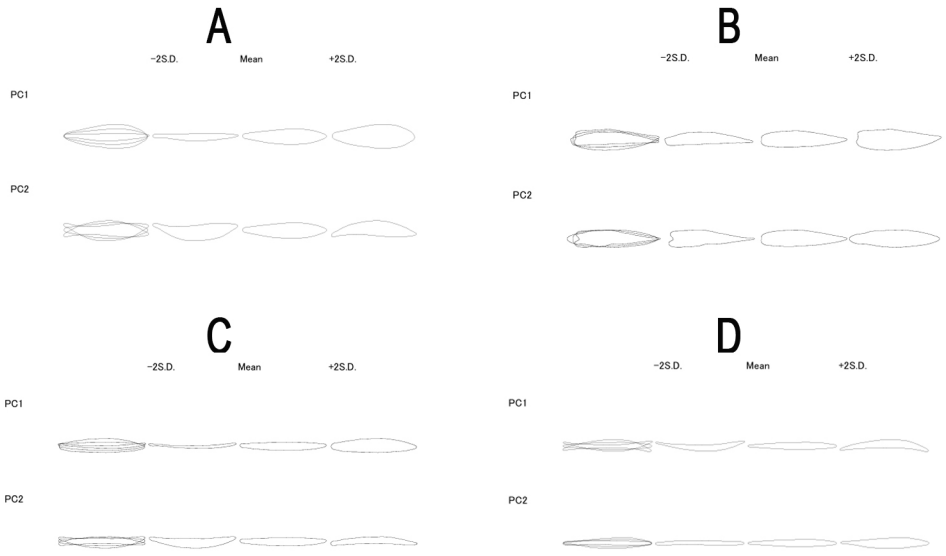


Рис. 2. Визуализации изменчивости контуров по главным компонентам для *L. acutiloba* (A), *L. genistifolia* (B), *L. ruthenica* (C), *L. vulgaris* (D). Обозначения: Mean – среднее арифметическое, S.D. = Std – стандартное отклонение, PC1 – первая компонента, PC2 – вторая компонента.

Первая главная компонента (PC1) описывает наибольшую долю изменчивости в исследуемой выборке и демонстрирует, что основные изменения формы у исследованных видов *Linaria* связаны с положением наибольшей ширины листовой пластинки. У *L. acutiloba* максимальная ширина приходится на дистальную часть листа, тогда как у *L. genistifolia* она смещена в проксимальную часть пластинки, а у *L. vulgaris* и *L. ruthenica* контуры характеризуются сходными линейно-ланцетными очертаниями. Таким образом, наиболее контрастные различия наблюдаются между *L. acutiloba* и *L. genistifolia*, тогда

как *L. vulgaris* и *L. ruthenica* демонстрируют сходную форму листовой пластинки, что согласуется с результатами анализа главных компонент.

В результате анализа формы листьев с использованием метода главных компонент установлено, что исследуемые виды занимают обособленные позиции на графике (рис. 3). Исключение составляют лишь отдельные образцы, которые либо значительно выходят за пределы своего кластера, либо располагаются в области другого вида. Они заслуживают дальнейшего изучения.

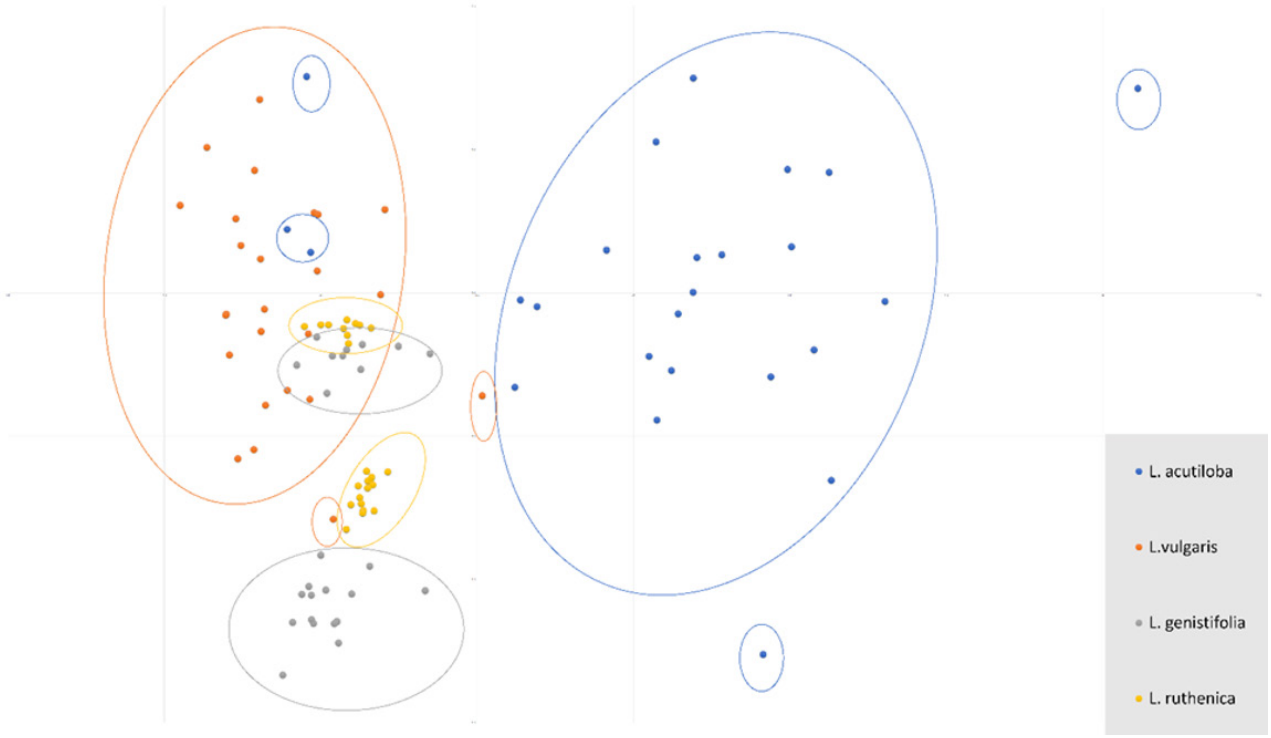


Рис. 3. Результаты анализа главных компонентов видов *L. vulgaris* Mill., *L. acutiloba* Fisch. ex Rchb., *L. ruthenica* Blonski, *L. genistifolia* (L.) Mill.

Все исследованные виды различаются по форме листьев, образуя на графике обособленные скопления – «облака». Отдельные выбросы связаны, скорее всего, с фенотипической изменчивостью, обусловленной воздействием экологических факторов. Наиболее удалённое положение на графике занимают образцы *L. acutiloba*, сосредоточенные в правой части диаграммы. Такое распределение, вероятно, связано с наибольшей шириной листовой пластинки (1,7 см).

Левая часть графика объединяет три вида: *L. vulgaris*, *L. genistifolia* и *L. ruthenica*, что объясняется сходной шириной их листовых пластинок, варьирующей в пределах до 0,5 см у льнянки обыкновенной и русской и достигающей около 1 см у льнянки дроколистной. Однако важным дифференцирующим фактором выступает форма листьев, которая является одной из главных компонент изменчивости: у *L. ruthenica* и *L. vulgaris* листья линейно-ланцетные, тогда как у *L. genistifolia* – яйцевидные.

Облака *L. ruthenica* и *L. genistifolia* демонстрируют экогеографические агрегации: в нижней части диаграммы располагаются образцы из Алтайского края, а в верхней – из Казахстана. Вероятно, перекрывание кластеров трёх видов связано не только со сходством ширины листовой пластинки, но и с влиянием экологических факторов, однако выявление конкретных причин и механизмов такой изменчивости требует дальнейших исследований.

Таким образом, проведённый морфологический анализ в целом подтверждает диагностическую значимость формы листовой пластинки. Вместе с тем, выявленные отклонения от типичных для каждого вида показателей требуют дополнительного изучения. Они могут быть обусловлены как внутривидовым полиморфизмом, так и влиянием экологических факторов, что согласуется с литературными данными о фенотипической пластичности у близких таксонов (Menadue, Crowden, 1990).

ЛИТЕРАТУРА

Бузук Г. Н. Морфометрия лекарственных растений. 1. *Vaccinium vitis-idaea* L.: изменчивость формы и размеров листьев // Растительные ресурсы, 2006. – Т. 42, № 4. – С. 12–21.

Косачев П. А. Конспект сем. Scrophulariaceae Juss. s.l. Северной Азии // Acta Biologica Sibirica, 2017. – № 3(4). – С. 31–76.

Косачев П. А. Семейство Scrophulariaceae Juss. – Норичниковые / Определитель растений Алтайского края. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2003. – С. 347–364.

Куприянова Л. А. Обзор видов *Linaria* СССР // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 1, 1950. – Т. 9. – С. 34–56.

Куприянова Л. А. Род *Linaria* Mill. // Флора СССР. Т. 22 / под ред. Б. К. Шишкина. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – С. 179–221.

Левичев И. Г. Род 981. *Linaria* Mill. – Льнянка / Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Т. 9. – Ташкент: Изд-во «ФАН» Узбекской ССР, 1987. – С. 197–209.

Лях А. М. Анализ биологических форм на основе согласованных коэффициентов эллиптического преобразования Фурье // Биология, 2019. – № 4. – С. 1–8. https://doi.org/ 10.7868/S25001640190408

Пескова И. М. Таксономия и карпология льнянок (*Linaria* Mill., Scrophulariaceae) Восточной Европы и Кавказа: специальность 03.00.05: автореф. дисс. … к. б. н. – Москва, 2003. – 23 с.

Положий А. В. Сем. Scrophulariaceae // Флора Сибири: в 14 тт. Т. 12 / под ред. Л. И. Малышева. – Новосибирск: Наука, 1996. – С. 16–20.

Iwata H., Ukai Y. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // Journal of Heredity, 2002. – Vol. 93: 384385.

Menadue Y., Crowden R. K. Leaf polymorphism in *Ranunculus nanus* Hook (Ranunculaceae) // New Phytol., 1990. – Vol. 114, No. 2. – P. 265–274.

Sutton D. A. A revision of the tribe *Antirrhineae*. – London; New York: Oxford University Press, 1988. – P. – 575.