



УДК 582.734.4+575.174.015.3(58.02)(470+571+574)

Цитогенетический полиморфизм листьев *Sanguisorba officinalis* в популяциях России и Казахстана

А. М. Колтунова^{1, 5*}, И. Р. Путилин^{2, 3, 6}, М. Г. Куцев^{1, 7}, М. В. Скапцов^{1, 8}, О. В. Уварова^{1, 9},
Т. В. Панкова^{4, 10}, А. И. Шмаков^{1, 11}

¹ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, г. Барнаул, 656049, Россия

² Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, д. 79, г. Красноярск, 660041, Россия

³ Институт леса ФИЦ КНЦ СО РАН, ул. Академгородок, д. 50/28, г. Красноярск, 660036, Россия

⁴ Центральный сибирский ботанический сад, ул. Золотогорная, д. 101, г. Новосибирск, 630090, Россия

⁵ E-mail: koltunova.anas@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3753-7958>

⁶ E-mail: irputilin@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1948-6808>

⁷ E-mail: m_kucev@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2284-6851>

⁸ E-mail: mr.skaptsov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4884-0768>

⁹ E-mail: uwarowa@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3318-5163>

¹⁰ E-mail: ankova_tv@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3661-0719>

¹¹ E-mail: alex_shmakov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1052-4575>

* Автор для переписки

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, кровохлебка лекарственная, популяция, прикорневые листья, статистический анализ.

Аннотация. В статье приведены результаты исследования морфологической изменчивости листовых пластинок *Sanguisorba officinalis* в популяциях, произрастающих в различных экологических условиях России и Казахстана. Анализируется вклад генетических факторов (плоидности) и абиотических факторов, таких как увлажнение, пространственное распределение, на формирование морфологических характеристик листьев. Целью работы является определение значимости этих факторов в формировании адаптивных или генетически закрепленных признаков листьев. Исследование выявило, что наименьшая средняя площадь листовых пластинок наблюдается в популяциях, произрастающих в лугово-степных сообществах. Анализ корреляции Пирсона показал слабую обратную связь между высотным расположением популяций, длиной и площадью листовой пластинки, что может быть связано с сокращением продолжительности вегетационного периода на больших высотах. В то же время выявлена умеренная прямая связь между уровнем годовых осадков, длиной, шириной листовой пластинки и ее площадью, указывающая на влияние доступности влаги на размеры листьев. Сравнение диплоидных и тетраплоидных образцов *S. officinalis* показало, что длина, ширина и площадь листовых пластинок достоверно меньше у диплоидных образцов, по сравнению с тетраплоидными, что согласуется с данными других исследований, показывающих зависимость размеров вегетативных органов от уровня плоидности у представителей семейства Rosaceae. Выявленные корреляции между высотой произрастания, уровнем осадков и размерами листьев указывают на адаптивный характер морфологической изменчивости, в то время как различия между диплоидными и тетраплоидными образцами свидетельствуют о генетической детерминации размеров листьев.

Cytogenetic polymorphism of *Sanguisorba officinalis* leaves in populations of Russia and Kazakhstan

A. M. Koltunova¹, I. R. Putilin^{2,3}, M. G. Kutsev¹, M. V. Skaptsov¹, O. V. Uvarova¹, T. V. Pankova⁴,
A. I. Shmakov¹

¹ Altai State University, Lenina Pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

² Siberian Federal University, Svobodny Pr., 79, Krasnoyarsk, 660041, Russian Federation

³ V. N. Sukachev Institute of Forest FRC KSC SB RAS, Akademgorodok St., 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation

⁴ Central Siberian Botanical Garden, Zolotodolinskaya St., 101, Novosibirsk, Russian Federation

Keywords: basal leaves, burnet, geometric morphometry, population, statistical analysis.

Summary. This article presents the results of a study of the morphological variability of *Sanguisorba officinalis* leaf blades in populations growing under different environmental conditions of Russia and Kazakhstan. The contribution of genetic factors (ploidy) and abiotic stressors, such as moisture and spatial distribution, to the formation of leaf morphological characteristics is analyzed. The aim of the study is to determine the significance of these factors in the development of adaptive or genetically determined leaf traits. The study revealed that the smallest average leaf blade area is observed in populations growing in meadow-steppe communities. Pearson correlation analysis revealed a weak inverse relationship between the altitudinal location of populations and leaf blade length and area, which may be due to the shorter growing season at higher altitudes. At the same time, a moderate direct relationship was found between annual precipitation, leaf blade length, width, and area, indicating the influence of moisture availability on leaf size. A comparison of diploid and tetraploid *S. officinalis* samples revealed that the length, width, and area of leaf blades were significantly smaller in diploid samples compared to tetraploid samples, which is consistent with data from other studies demonstrating a dependence of vegetative organ size on ploidy level in members of the Rosaceae family. The identified correlations between elevation, precipitation, and leaf size indicate an adaptive nature of morphological variation, while differences between diploid and tetraploid samples indicate genetic determination of leaf size.

Введение

Кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L., Rosaceae Juss.) является широко распространенным многолетним травянистым растением, имеющим значительное лекарственное, кормовое и экологическое значение. Вид характеризуется обширным ареалом, охватывающим умеренные зоны Евразии и Северной Америки, что обуславливает его произрастание в разнообразных экологических условиях (Yuzerchuk, 1941). Г. Нордборг рассматривал *S. officinalis* в составе сложного видового комплекса, включающего до 24 таксонов, и расширил представление о его ареале от Европы до Юго-Восточной и Южной Азии (Nordborg, 1967).

Широкая экологическая амплитуда *S. officinalis* часто сопровождается высокой степенью морфологической изменчивости, что хорошо известно для многих сложных в таксономическом отношении видов (Tsukaya, 2007; Zhukova, 2020; Poljak, 2024).

Рядом исследователей (Royer, 2009; Xu, 2009; Souza, 2018; McKee, 2019) выявлено влияние раз-

личных условий окружающей среды, таких как температурный режим, количество осадков и изменение интенсивности солнечного света, на морфологию листьев растений. Некоторые исследования показывают влияние воздействия окружающей среды на морфологические изменения не только листьев, но и плодов растений (Soleimani, 2014; Kalaiev, 2020; Gao, 2022). Изменчивость, как генетическая, так и морфологическая, имеет решающее значение для адаптации, биоразнообразия и видообразования и находится под влиянием нескольких эволюционных процессов, включая поток генов, генетический дрейф и естественный отбор (Ramel, 1998; Poljak, 2024).

Sanguisorba officinalis не является исключением, и в разных частях ареала описаны формы, различающиеся по размерам растений, опушению, размерам и форме листьев и соцветий. Эта морфологическая пластичность создает существенные трудности для систематики и идентификации внутривидовых таксонов.

Листья данного вида характеризуются как непарноперистосложные, с нижней стороны

обычно сизоватые, бледно-зеленые, тусклые, по форме продолговато-яйцевидные, края листочков пильчато-зубчатые. Прикорневые листья собраны в розетку, это обусловлено короткими междоузлиями побега. Листочки имеют сердцевидное основание. Края листочков более или менее плотно изрезаны, глубоко или неглубоко, а иногда только выемчатые (Nordborg, 1966).

Согласно литературным данным, для *S. officinalis* характерна цитологическая вариабельность, и зарегистрированы три основных уровня ploидности: диплоидный, тетраплоидный и октоплоидный (Larsen, 1959; Nordborg, 1963). Было замечено, что октоплоиды нередко имеют двойные зубцы на листовых пластинках (Nordborg, 1963). Для *S. officinalis* приводятся числа хромосом $2n = 14, 28, 56$ (Mishima et al., 2002).

Если опираться на корреляцию зубчатости листочков с размером генома, то палеоботанические данные свидетельствуют, что разные цитотипы вида (тетра- и октоплоиды) существовали в европейском регионе еще в позднеледниковый период (Berglund, 1963). Ранние кариологические исследования отмечают, что малочисленные популяции с Кавказа, значительно сокращающие ареал в последнее время, являются палеополиплоидами, а популяции сибирских и европейских полиплоидов необходимо считать мезо- и неополиплоидами (Klitsov, 1981). Однако происхождение современных изолированных популяций требует дополнительного изучения. В частности, остается открытым вопрос, являются ли все октоплоидные популяции генетически однородными (Nordborg, 1967).

Определение ploидности растения и размера генома (значение C-value) методом проточной цитометрии помогает решить ряд вопросов, связанных с гибридизацией, явлением полиплоидии, а также выявлением субпопуляций. Исследования показывают, что анализ размера и состава генома может быть использован для быстрой дифференциации видов и популяций (Shapiro, 2003).

Эффективность применения метода проточной цитометрии была подтверждена в ряде популяционных исследований, в частности, для разграничения видов рода *Potentilla* L. (Kechaykin, 2016). При

изучении ploидности 13 видов из рода *Potentilla* наблюдалось увеличение уровня ploидности (от диплоидии к тетра- и гексаплоидии) при одновременном значительном уменьшении размера моноплоидного генома. Эта тенденция соответствует общей теории эволюции генома покрытосеменных растений, направленной на его уменьшение (Soltis et al., 2003). Кроме того, применение данного метода оказалось продуктивным для разрешения сложных таксономических проблем, таких как классификация таксонов в пределах рода *Medicago* L. (Rim, 2016).

Целью данной работы является определение значимости генетических (ploидности) и абиотических факторов в формировании адаптивных или генетически закрепленных признаков листьев вида *S. officinalis* в популяциях из разных регионов России и Казахстана.

Материалы и методы

В нашей работе был проведен морфологический и цитогенетический анализ 10 популяций, по 10 образцов в каждой, из разных регионов России и Казахстана. На рисунке 1 представлены местоположения изученных популяций; характеристика экотопов приведена в таблице 1. Сбор образцов листьев произведен в 2022–2023 гг. в фазу цветения – макростадия 6 по классификации фенологического развития (Meier, 2018), при этом в исследовании использованы прикорневые листья генеративных особей. Для морфометрии были отобраны только полностью развернутые, зрелые листья здоровых особей без видимых признаков повреждений или болезней.

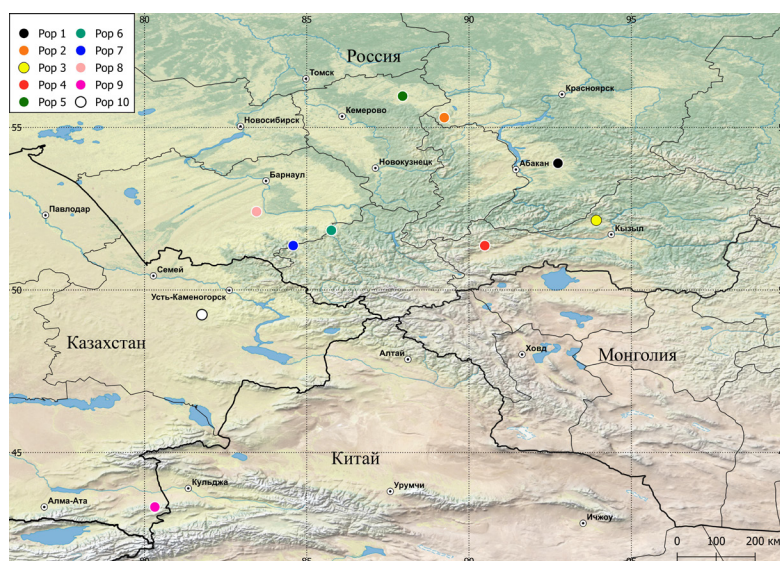


Рис. 1. Местоположение изученных популяций *Sanguisorba officinalis*.

Таблица 1. Местонахождение популяций *Sanguisorba officinalis*

Номер популяции	Местонахождение	Координаты	Экологическая приуроченность
Pop1	Россия, Красноярский край, с. Курагино, пойма р. Туба	N53.896657°, E92.739399°	Пойменный луг
Pop2	Россия, Красноярский край, Шарыповский р-н, 2 км севернее с. Парная	N55.300501°, E89.236544°	Разнотравный редкий березняк, степной склон
Pop3	Россия, Респ. Тыва, Пий-Хемский р-н, в 29 к северо-востоку от г.Туран, Западный Саян, отроги хребта Таскыл, левый приток Ожу, ур. Камыскал	N52.142022°, E93.921270°	Тополево-ивовый пойменный лес, разнотравноосоковый луг
Pop4	Россия, Тыва, Барун-Хемчикский кожуун, долина р. Алаш	N51.36449°, E90.48471°	Березовый пойменный лес, разнотравный луг
Pop5	Россия, Кемеровская область, долина р. Кия	N55.962494°, E87.953676°	Пойменный луг
Pop6	Россия, Республика Алтай, п. Манжерок	N51.833978°, E85.758388°	Пойменный луг
Pop7	Россия, Алтайский край, Солонешенский р-н, близ устья ручья Казазаева	N51.366667°, E84.583333°	Пойменный луг, разнотравный склон
Pop8	Россия, Алтайский край, Усть-Пристанский р-н, 3 км южнее с. Брусенцево	N52.40955°, E83.45288°	Разнотравный луг
Pop9	Казахстан, Алматинская область, Уйгурский р-н	N43.327769°, E80.320029°	Остепненный луг
Pop10	Казахстан, Восточно-Казахстанская область, близ р. Чар	N49.241649°, E81.769209°	Остепненный луг

Значения годовых уровней осадков были получены из многолетних метеорологических данных, специализированных массивов для климатических исследований Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации – Мировой центр данных (ВНИИГМИ – МЦД) (Veselov, 2023).

Для морфометрических исследований были использованы изображения листьев, полученные с помощью системы документации Microtek ObjectScan 1600 (Тайвань, Китай). С помощью программы PhotoM 1.21 произведены следующие измерения: максимальные длина и ширина, а также общая площадь поверхности листовой пластинки (Chernigovskiy, 2003). Для установления уровня плоидности в нашем исследовании был использован метод проточной цитометрии, который успешно зарекомендовал себя при массовых исследованиях процессов полиплоидии крохоблики *S. minor* Scop. (Peel et al., 2009). Для анализа использовались те же высушенные образцы листьев, что и для морфометрического анализа, по 10 образцов из каждой популяции. Для определения уровня плоидности *S. officinalis* использовали протокол, приведенный ранее в работе М. Скаптова и др. (Skaptsov et al., 2024).

Для измерения содержания ДНК использовали 24 гистограммы с минимальным значением CV пиков (не более 5 %). Образцы измельчали со стандартном с помощью лезвия в буфере LB01, содержащем пропионид йодид (50 мкг/мл), РНКазу (50 мкг/мл) и 12 мМ тиосульфат натрия (Doležel et al., 1992; Skaptsov et al., 2024). Суспензию ядер фильтровали через нейлоновый фильтр с размером пор 30 мкм. Анализы проводили на проточном цитометре Cytotflex (Beckman Coulter, Inc.). Гистограммы визуализировали и обрабатывали с помощью программного обеспечения CytExpert (Beckman Coulter, Inc.). В качестве внутреннего стандарта использовали *Secale cereale* 'Tatyana', 2C = 16,19 пг и *Pisum sativum* 'Ctirad', 2C = 9,09 пг (Doležel et al., 1998; Skaptsov et al., 2024).

Статистический анализ морфологических данных производился в программной среде R v4.4.3 (R Core Team, 2024). В данной работе для анализа различий между группами был применен комбинированный статистический подход с использованием критерия Уилкоксона в случае сравнения между диплоидами и тетраплоидами (функции ggviolin и stat_compare_means, пакет 'ggpubr') (Kassambara, 2023), t-критерия Уэлча (функция t.test, пакет 'stats') и пост-хок теста

Тьюки (функция TukeyHSD, пакет 'stats') (Miller, 1981; Yandell, 1997). Для попарного сравнения по всем популяциям был использован t-критерий Уэлча, обеспечивающий корректную оценку статистической значимости различий средних без требования гомоскедастичности. Для корреляционного анализа использовалась функция corr.test, пакет 'psych' (Revelle, 2025).

Результаты и их обсуждение

Исследуемые популяции *S. officinalis* располагались в разных экологических условиях, которые характеризовались различиями в увлажнении, плодородии почв и пространственном распределении. Это позволило проанализировать вклад как генетических факторов (плоидности), так и абиотических факторов в морфологическую изменчивость листовых пластинок вида. Нами проанализированы цитогенетические признаки (плоидность) в связи с морфологическими характеристиками листовой пластинки (длина, ширина, соотношение длины к ширине, площадь) (табл. 2).

Метод проточной цитометрии позволяет измерять содержание ДНК и считается наиболее удобным инструментом для быстрого скрининга плоидности (Doležel et al., 1998; Ochatt, 2008). Среди изученных популяций нами были выявлены две группы плоидности: диплоидные и тетраплоидные. Диплоиды выявлены в популяциях Pop3, Pop9, Pop10, что не совсем соотно-

сится с морфологическими данными. Согласно расчетам, в точке Pop3 была отмечена площадь листовой пластинки, характерная для тетраплоидных образцов. Кроме плоидности, были рассчитаны значения содержания ДНК равные $1,889 \pm 0,081$ пг для диплоидных растений *S. officinalis* и $3,311 \pm 0,098$ пг для тетраплоидных образцов соответственно (рис. 2, табл. 2).

Существуют кариологические исследования диплоидных и полиплоидных популяций *S. officinalis* с параллельным проведением анализа дубильных веществ, таких как полифенолы и танины (Klitsov, 1981), при этом корреляция между уровнем плоидности и количеством синтезированных дубильных веществ не была заметна, и авторами было рекомендовано использование как диплоидных $2n = 14$, так и тетраплоидных растений $2n = 28$ в качестве лекарственного сырья в равной степени. Диплоидные образцы были обнаружены в восточных частях ареала вида – Приморье, Камчатка; и на южной границе – Джунгарский Алатау. Тетраплоидные популяции в свою очередь занимали центральное положение внутри ареала вида и были обнаружены в Сибири и Европе. Автор подчеркивает, что репродуктивная изоляция между диплоидами и тетраплоидами, вызванная барьером нескрещиваемости, а также отсутствие у этих групп четких морфологически различных форм, не является достаточным основанием для их видового разграничения (Klitsov, 1981).

Таблица 2. Параметры листовых пластинок в популяциях *Sanguisorba officinalis*

№ популяции	Высота над уровнем моря, м	Осадки, мм в год	Средняя длина, мм	CV длины, %	Средняя ширина, мм	CV ширины, %	Среднее соотношение Д/Ш	CV соотношения, %	Средняя площадь (мм)	CV площади, %	Ожидаемая плоидность
Pop1	320	507	45,00	14,93	19,90	25,67	2,37	23,85	82,54	35,54	Тетраплоид
Pop2	565	509	28,00	21,49	10,50	24,69	2,70	16,14	24,05	45,11	Тетраплоид
Pop3	670	341	36,00	11,11	18,10	24,22	2,12	29,06	59,51	26,90	Диплоид
Pop4	950	230,6	31,80	15,39	19,10	15,50	1,69	16,64	58,44	22,96	Тетраплоид
Pop5	340	442,7	43,30	23,35	14,30	33,63	3,21	31,80	57,30	55,15	Тетраплоид
Pop6	450	631,9	26,00	22,13	15,50	18,56	1,69	14,63	38,91	35,60	Тетраплоид
Pop7	440	596	45,20	20,06	28,30	11,43	1,59	10,64	128,08	27,64	Тетраплоид
Pop8	220	461	34,30	14,68	13,20	24,17	2,68	18,09	38,99	32,82	Тетраплоид
Pop9	1143	182	21,80	27,93	9,50	27,74	2,41	34,89	18,24	38,54	Диплоид
Pop10	447	182	16,00	9,77	10,60	16,16	1,53	10,40	17,37	31,19	Диплоид

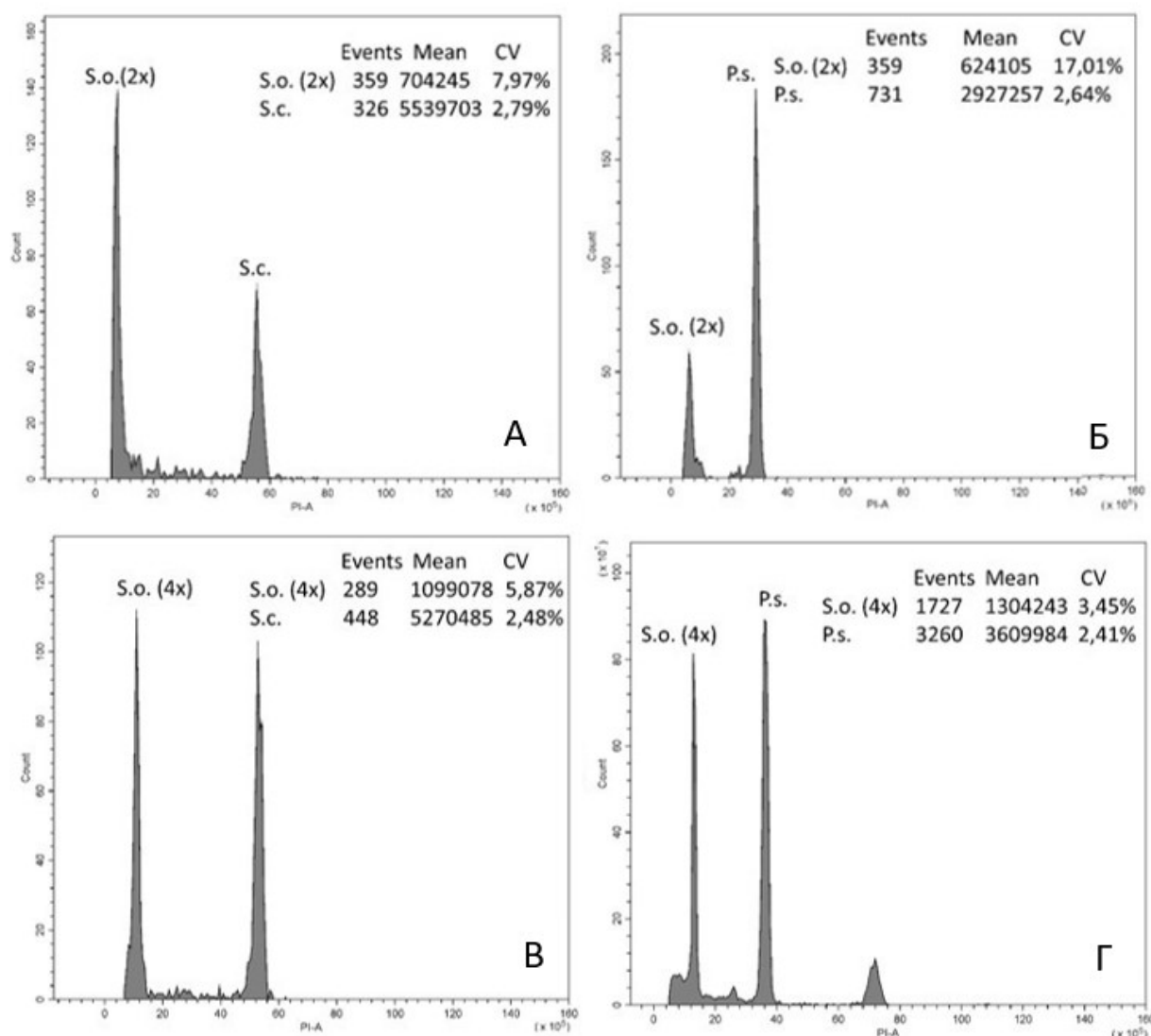


Рис. 2. Примеры гистограмм *Sanguisorba officinalis* (S.o.) диплоидных (А, Б) (Pop3) и тетраплоидных образцов (В, Г) (Pop6). Внутренний стандарт: S.c. – *Secale cereale*; P.s. – *Pisum sativum*.

У представителей семейства Rosaceae достаточно часто наблюдается зависимость размеров вегетативных органов от уровня пloidности (Vamosi, 2006). Так, у триплоидов яблонь, по сравнению с диплоидами, размеры листьев, цветков, плодов, устьиц и пыльцевых зерен в среднем были значительно больше (Podwyszynska, 2016), а тетраплоидные растения *Sorbus pohuashanensis* (Hance) Hedl., по сравнению с диплоидными, имели значительные различия в высоте растений, морфологии листьев (ширине апикального листочка, ширине срединного листочка) и диаметре среднего черешка (Zhang et al., 2023). А. Роуси исследовал 19 различных морфологических признаков *Potentilla anserina* L. и не обнаружил существенных различий между тетраплоидами и гексаплоидами по большинству из

них (Rousi, 1965). Единственным вегетативным признаком, потенциально полезным для различения двух рас, было соотношение длины и ширины конечной доли пластинки листа.

В нашем исследовании при сравнении двух групп *S. officinalis* (диплоидной и тетраплоидной) на основе критерия Уилкоксона при $p \geq 0,05$ статистически значимых отличий не наблюдалось по соотношению длины к ширине листовой пластинки (рис. 3). При этом длина, ширина и площадь листовых пластинок достоверно меньше у диплоидных образцов *S. officinalis* по сравнению с тетраплоидными. По результатам критерия Тьюки наблюдалась такая же картина.

Также, полученные нами результаты подтверждают данные о том, что диплоидные особи находятся на границе ареала *S. officinalis* (рис. 1).

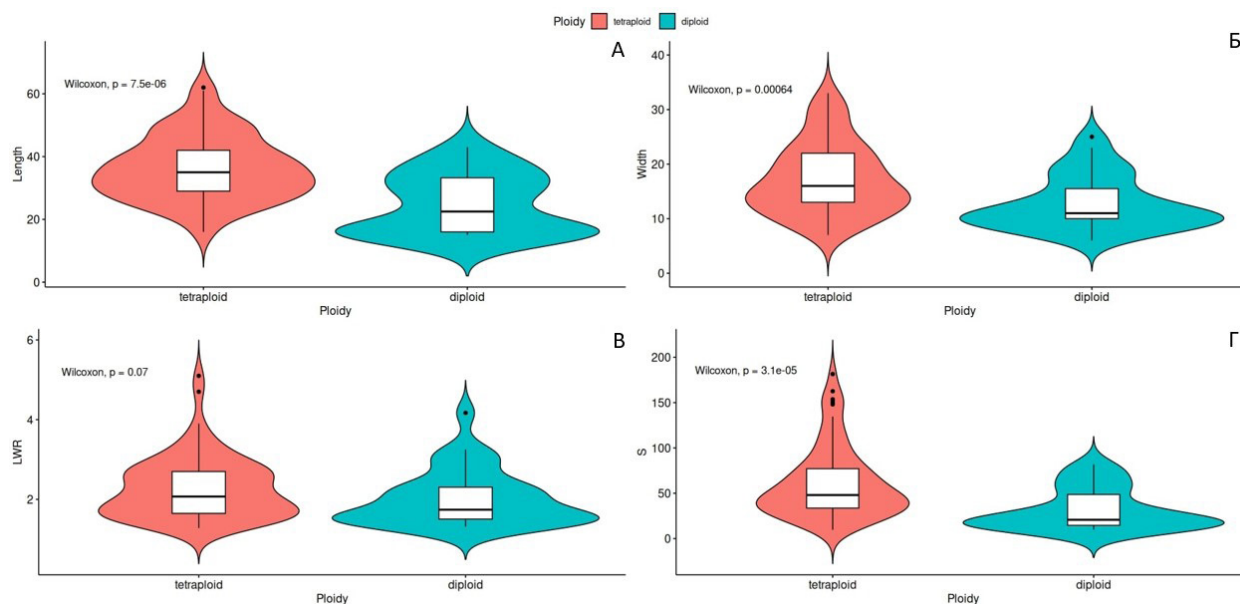


Рис. 3. Сравнительный анализ диплоидных и тетраплоидных образцов *S. officinalis* на основе критерия Уилкоксона: А – длина листовой пластинки; Б – ширина листовой пластинки; В – соотношение длины к ширине листовой пластинки; Г – площадь листовой пластинки.

Немаловажным вопросом является выявление воздействия абиотических факторов на размеры вегетативных органов растений. В работе Я. Тао с соавт. исследована реакция 18 функциональных признаков листьев у шести видов травянистого подлеска, таких как *Vicia sepium* L., *Potentilla chinensis* Ser., *Polygonum divaricatum* L., *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Geum aleppicum* Jacq., *S. officinalis*, в составе молодых и зрелых насаждений лиственницы при подкормке азотсодержащими удобрениями в течение 12 лет, которая оказала незначительное влияние на анатомические признаки и площадь листьев *S. officinalis* (Тао, 2023). Таким образом, минеральное питание, по-видимому, не является фактором, детерминирующим размеры листьев *S. officinalis*.

В исследованиях влияния условий произрастания на морфологию вегетативных органов было выявлено, что большее затенение в условиях высокого и плотного растительного покрова *S. officinalis* приводит к образованию

более крупных листьев на вегетативных особях по сравнению с местообитаниями с редкой растительностью, однако те же условия не приводят к увеличению размеров прикорневых листьев у генеративных особей (Stoianov, 2012). При этом вопрос, является ли размер листьев адаптивной особенностью или генетически закрепленным признаком, ранее не был прояснен.

В результате проведенного исследования нами выявлена наименьшая средняя площадь листовых пластинок *S. officinalis* в популяциях Pop2 (Россия, Красноярский край), Pop9 (Республика Казахстан), Pop10 (Республика Казахстан), произрастающих в степных и лугово-степных сообществах (табл. 1, 2), что, по-видимому, связано с режимом увлажнения.

Для выявления связей параметров листовых пластинок с абиотическими факторами среды – высотой над ур. м. и годовыми осадками, нами использован коэффициент корреляции Пирсона (r) (табл. 3). Для каждого коэффициента

Таблица 3. Степень связи абиотических факторов с параметрами листовой пластинки *Sanguisorba officinalis*

	Высота над уровнем моря	Годовые осадки
Длина листовой пластинки	–0,356	0,465
Ширина листовой пластинки	–0,160*	0,382
Соотношение Д/Ш листовой пластинки	–0,144*	0,082*
Площадь листовой пластинки	–0,235	0,423

Прим.: * – $p\text{-value} \geq 0,05$, коэффициенты корреляции не являются статистически значимыми.

определялся уровень значимости, а результат считали достоверным при $p\text{-value} \leq 0,05$. В результате нами выявлена слабая обратная связь ($-0,235 \div 0,356$) между высотным расположением популяций, длиной и площадью листовой пластинки, при этом наблюдалась умеренная прямая связь ($0,382\text{--}0,465$) между уровнем годовых осадков, длиной, шириной листовой пластинки и ее площадью. Это позволяет предположить, что водный режим играет более значимую роль в формировании листа, чем высота над уровнем моря, по крайней мере, в исследованных популяциях *S. officinalis*.

Заключение

Результаты корреляционного исследования указывают на то, что размеры листовых пластинок *S. officinalis* зависят как от экологических факторов, так и от уровня плоидности. Влияние высоты над уровнем моря оказывает слабое обратное воздействие на размеры листьев, что, вероятно, связано с сокращением вегетационного периода. В то же время количество осадков положительно коррелирует с размерами листовых

пластинок, что указывает на важность водного режима для формирования листьев.

Сравнение диплоидных и тетраплоидных цитотипов *S. officinalis* выявило, что представители с более высоким уровнем плоидности характеризуются большей длиной, шириной и площадью листьев. Это согласуется с литературными данными о влиянии плоидности на размеры органов у растений семейства Rosaceae.

Полученные результаты позволяют предположить, что морфологическая изменчивость листовых пластинок *S. officinalis* является результатом взаимодействия генетических факторов (плоидность) и условий среды (высота, осадки). Размеры листьев могут рассматриваться как адаптивная реакция на условия окружающей среды, направленная на оптимизацию фотосинтетической активности и выживаемость в различных экологических нишах.

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-26-20100, <https://rscf.ru/project/24-26-20100/>.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Berglund B.** 1963. Late quaternary records of *Sanguisorba officinalis* in southeastern Sweden. *Hol. Not.* 1003: 2.
- Chalup L., Grabile M., Solís Neffa V., Seijo G.** 2012. Structural karyotypic variability and polyploidy in natural populations of the South American *Lathyrus nervosus* Lam. (Fabaceae). *Plant Syst. Evol.* 298: 761–773. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0587-z>
- Chernigovskiy A.** 2003. *Morphometric software version 1.21*. (Accessed 25 October 2025). [In Russian] (**Черниговский А.** Морфометрическое программное обеспечение. Версия 1.21. 2003. URL: https://labx.narod.ru/documents/microscopy_programs.html [дата обращения: 25.10.2025]).
- Doležel J., Greilhuber J., Lucretti S., Meister A., Lysák M. A., Nardi L., Obermayer R.** 1998. Plant genome size estimation by flow cytometry: inter-laboratory comparison. *Ann. Bot.* 82: 17–26. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a010312>
- Doležel J., Sgorbati S., Lucretti S.** 1992. Comparison of three DNA fluorochromes for flow cytometric estimation of nuclear DNA content in plants. *Physiol. Plant.* 85: 625–631.
- Gao S., Wang B., Liu F., Zhao J., Yuan J., Xiao S., Masabni J., Zou F., Yuan D.** 2022. Variation in fruit morphology and seed oil fatty acid composition of *Camellia oleifera* collected from diverse regions in southern China. *Horticulturae* 8(9): 818. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8090818>
- Kalaev V. N., Ignatova I. V., Kalaeva E. A.** 2020. Cytogenetic polymorphism of seed progeny of white spruce trees (*Picea glauca* (Moench) Voss) during the introduction in the Voronezh Region. *Turczaninowia* 23, 3: 185–204. [In Russian] (**Калаев В. Н., Игнатова И. В., Калаева Е. А.** Цитогенетический полиморфизм семенного потомства деревьев ели белой (*Picea glauca* (Moench) Voss) при интродукции в Воронежской области // *Turczaninowia*, 2020. Т. 23, № 3. С. 185–204). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.3.16>
- Kassambara A.** 2023. *ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots*. R package version 0.6.0. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr> (Accessed 25 October 2025).
- Кечайкин А. А., Скупцов М. В., Смирнов С. В., Кутсев М. Г., Шмаков А. И.** 2016. Genome size estimation for representatives of the genus *Potentilla* L. (Rosaceae Juss.). *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University* 6(3): 229–233. [In Russian] (**Кечайкин А. А., Скупцов М. В., Смирнов С. В., Кутцев М. Г., Шмаков А. И.** Исследование размера генома представителей рода *Potentilla* L. (Rosaceae Juss.) // *Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького*, 2016. Т. 6, № 3. С. 229–233).

- Klitsov S. V.** 1981. *Kariogeograficheskoe izuchenie Sanguisorba officinalis L. v svyazi s introduktsiey* [Karyogeographical study of *Sanguisorba officinalis* L. in connection with introduction]. Abstract ... Kand. Biol. Sci. Moscow: Glavnyy Botanicheskiy sad. 24 pp. [In Russian] (**Клицов С. В.** Кариогеографическое изучение *Sanguisorba officinalis* L. в связи с интродукцией: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Главный ботанический сад, 1981. 24 с.).
- Larsen K.** 1959. Cytology of the genus *Sanguisorba*. *Nature* 184: 743–744. <https://doi.org/10.1038/184743a0>
- McKee M. L., Royer D. L., Poulos H. M.** 2019. Experimental evidence for species-dependent responses in leaf shape to temperature: Implications for paleoclimate inference. *PLoS ONE* 14(6): e0218884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218884>
- Meier U.** 2018. *Entwicklungsstadien mono- und dikotyler Pflanzen. II Phänologische Entwicklungsstadien mono- und dikotyler Pflanzen*. Quedlinburg: BBCH Monografie. 208 pp. <https://doi.org/10.5073/20180906-075119>
- Miller R. G.** 1981. *Simultaneous Statistical Inference*. New York: Springer. 299 pp.
- Mishima M., Ohmido N., Fukui K., Yahara T.** 2002. Trends in site-number change of rDNA loci during polyploid evolution in *Sanguisorba* (Rosaceae). *Chromosoma* 110(8): 550–558. <https://doi.org/10.1007/s00412-001-0173-1>
- Nordborg G.** 1963. Studies in *Sanguisorba officinalis* L. Kromosomtalsbestamningar pa svenskt material. *Bot. Not.* 116: 266–288.
- Nordborg G.** 1966. *Sanguisorba* L., *Sarcopoterium* Spach, and *Bencomia* Webb et Berth. Delimitation and Subdivision of the Genera. *Opera Bot.* 11: 1–103.
- Nordborg G.** 1967. The genus *Sanguisorba* section *Poterium*: experimental studies and taxonomy. *Lund Opera Bot.* 16: 1–153.
- Ochatt S. J.** 2008. Flow cytometry in plant breeding. *Cytometry A* 73(7): 581–598. <https://doi.org/10.1002/cyto.a.20572>
- Peel M. D., Waldron B. L., Mott I. W.** 2009. Ploidy determination and agronomic characterization of small burnet germplasm. *Crop Sci.* 49(4): 1359–1366. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.09.0533>
- Podwyszynska M., Kruczynska D., Machlanska A., Dyki B., Sowik I.** 2016. Nuclear DNA content and ploidy level of apple cultivars including Polish ones in relation to some morphological traits. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 58(1): 63–76. <https://doi.org/10.1515/abcsb-2016-0006>
- Poljak I., Vidaković A., Benić L., Tumpa K., Idžojić M., Šatović Z.** 2024. Patterns of leaf and fruit morphological variation in marginal populations of *Acer tataricum* L. subsp. *tataricum*. *Plants* 13(2): 320. <https://doi.org/10.3390/plants13020320>
- R Core Team.** 2024. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org/> (Accessed 25 October 2025).
- Ramel C.** 1998. Biodiversity and intraspecific genetic variation. *Pure Appl. Chem.* 70(11): 2079–2084. <https://doi.org/10.1351/pac199870112079>
- Revelle W.** 2025. *psych: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research*. R package version 2.5.6. Evanston: Northwestern University. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=psych> (Accessed 25 October 2025).
- Rim L., Ochatt S., Ferchichi A.** 2016. Ploidy level, genome size and genetic variability among a collection of *Medicago sativa* L. Gabsi as revealed by flow cytometry. *J. New Sci.* 33(4): 1914–1921.
- Rousi A.** 1965. Biosystematic studies on the species aggregate *Potentilla anserina* L. *Suom. Eläin-ja Kasvit. Seur. Van. Eläin. Julk.* 2: 47–112.
- Royer D., Meyerson L., Robertson K., Adams J.** 2009. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. *PLoS ONE* 4(10): e7653. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007653>
- Skaptsov M. V., Kutsev M. G., Smirnov S. V., Vaganov A. V., Uvarova O. V., Shmakov A. I.** 2024. Standards in plant flow cytometry: An overview, polymorphism and linearity issues. *Turczaninowia* 27, 2: 86–104. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.27.2.10>
- Soleimani A., Etemad V., Calagari M., Namiranian M., Shirvani A.** 2014. Influence of climatic factors on fruit morphological traits in *Populus euphratica* Oliv. *Ann. For. Res.* 57(1): 31–38. <https://doi.org/10.15287/afr.2014.191>
- Soltis D. E., Soltis P. S., Bennett M. D., Leitch I. J.** 2003. Evolution of genome size in the angiosperms. *Amer. J. Bot.* 90(11): 1596–1603. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.11.1596>
- Souza M. L., Duarte A. A., Lovato M. B., Fagundes M., Valladares F., Lemos-Filho J. P.** 2018. Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a neotropical tree along a rainfall gradient. *PLoS ONE* 13(12): e0208512. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208512>
- Stoianov E., Bărbos M. I., Rus A., Paulini I.** 2012. Some population structure features and biometrical observations on *Sanguisorba officinalis* in Dăbâca commune (Cluj County, Romania). *Acta Horti Bot. Bucurest* 39: 43–51.
- Tao Y., Liying W., Peilin W., Tianyu Z.** 2023. Stability in the leaf functional traits of understory herbaceous species after 12-yr of nitrogen addition in temperate larch plantations. *Front. Plant Sci.* 14: 1282884. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1282884>
- Tsukaya H., Tsujino R., Ikeuchi M., Yokoyama J., Hirayama Y., Hoshi Y., Ueda K., Maki M.** 2007. Morphological variation in leaf shape in *Ainsliaea apiculata* with special reference to the endemic characters of populations on Yakushima Island, Japan. *J. Plant Res.* 120: 351–358. <https://doi.org/10.1007/s10265-007-0079-y>

-
- Vamosi J. C., Dickinson T. A.** 2006. Polyploidy and diversification: A phylogenetic investigation in Rosaceae. *Int. J. Plant Sci.* 167(2): 349–358.
- Veselov V. M., Pribylskaya I. R., Mirzeabasov O. A.** 2023. *Specializirovannye massivy dlya klimaticheskikh issledovaniy* [Specialized arrays for climate research] (Accessed 25 October 2025) [In Russian] (**Веселов В. М., Прибыльская И. Р., Мирзеабасов О. А.** Специализированные массивы для климатических исследований. 2023. URL: <http://aisori-m.meteo.ru> [дата обращения: 25.10.2025]).
- Xu F., Guo W., Xu W., Wei Y., Wang R.** 2009. Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? *Prog. Nat. Sci.* 19(12): 1789–1798. <https://doi.org/10.1016/j.pnsc.2009.10.001>
- Yandell B. S.** 1997. *Practical Data Analysis for Designed Experiments*. London: Chapman & Hall. 440 pp.
- Yuzepchuk S. V.** 1941. *Flora URSS. T. 10. Rosaceae (bolshaya chast)* [*Flora of the USSR. Vol. 10. Rosaceae (major part)*]. V. L. Komarov (ed.). Mosqua; Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS. 422 pp. [In Russian] (**Юзепчук С. В.** Флора СССР. Т. 10. Розоцветные (большая часть). Под ред. В. Л. Комарова. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 422 с.).
- Zhang Z., Zhang Y., Di Z., Zhang R., Mu Y., Sun T., Zheng J.** 2023. Tetraploid induction with leaf morphology and sunburn variation in *Sorbus pohuashanensis* (Hance) Hedl. *Forests* 14(8): 1589. <https://doi.org/10.3390/f14081589>
- Zhukova O. V.** 2020. Variability of leaf blade features of some microspecies of lady's mantle *Alchemilla* L. (Rosaceae) in natural coenopopulations and under artificial growing conditions in the Republic of Mari El. *Samarskiy Nauchnyy Vestnik* [Samara Journal of Science] 9, 4: 66–71. [In Russian] (**Жукова О. В.** Изменчивость признаков листовой пластинки некоторых микровидов манжетки *Alchemilla* L. (Rosaceae) в природных ценопопуляциях и в искусственных условиях произрастания на территории Республики Марий Эл // Самарский научный вестник, 2020. Т. 9, № 4. С. 66–71).