

УДК [582.689:581.5](470.341)

**ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
ВЕНЧИКА ЦВЕТКА КУЛЬТУРНЫХ ФОРМ ПРИМУЛЫ МНОГОЦВЕТКОВОЙ –
PRIMULA × POLYANTHA MILLER, 1768 (PRIMULACEAE, MAGNOLIÓPSIDA)
ДЛЯ ЦЕЛЕЙ БИОИНДИКАЦИИ**

И. Н. Маркелов, Д. Б. Гелашвили, А. И. Широков, А. А. Нижегородцев

*Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Н. Новгород, просп. Гагарина, 23, корп. 1, биофак
E-mail: ecology@bio.unn.ru*

Поступила в редакцию 26.02.13 г.

Перспективы применения геометрических показателей венчика цветка культурных форм примулы многоцветковой – *Primula × polyantha* Miller, 1768 (Primulaceae, Magnoliópsida) для целей биоиндикации. – Маркелов И. Н., Гелашвили Д. Б., Широков А. И., Нижегородцев А. А. – Проведена оценка дискриминирующей роли и вклада показателей геометрии венчика цветка 5 культурных форм примулы многоцветковой (*Primula × polyantha* Mill.) в фенотипическое варьирование примулы как потенциального претендент-биоиндикатора. Установлено, что предложенный набор геометрических характеристик венчика цветка (средняя поворотная псевдосимметрия (η_r), средняя билатеральная псевдосимметрия (η_b), индекс изрезанности (I_r), индекс проективного покрытия (I_{pc})) позволяет статистически значимо дискриминировать культурные формы примулы многоцветковой. При этом наибольший вклад в дискриминацию культурных форм вносит показатель поворотной псевдосимметрии (η_r).

Ключевые слова: *Primula × polyantha*, псевдосимметрия, геометрические показатели, непараметрический дискриминантный анализ.

Prospects of using geometric indications of the corolla of the cultural forms of flowered primrose – *Primula × polyantha* Miller, 1768 (Primulaceae, Magnoliópsida) for bioindication purposes. – Markelov I. N., Gelashvili D. B., Shirokov A. I., and Nizhegorodtsev A. A. – The role and contribution of discriminating indicators of the corolla geometry of 5 cultural forms of flowered primrose (*Primula × polyantha* Mill.) in the phenotypic variation of primrose as a potential bioindicator were studied. The proposed set of the corolla's geometric characteristics (the average rotational pseudosymmetry (η_r), the average bilateral pseudosymmetry (η_b), the irregularity index (I_r), the projective cover index (I_{pc})) has been found to significantly discriminate between the cultural forms of flowered primrose. The major contribution to discrimination is made by the rotary index of pseudosymmetry (η_r).

Key words: *Primula × polyantha*, pseudosymmetry, geometric figures, nonparametric discriminant analysis.

ВВЕДЕНИЕ

Симметрия представляет собой фундаментальную особенность природы, охватывающую все формы движения и организации материи. Теория симметрии играет важнейшую методологическую роль в искусстве, технике, математике, физике, химии (Вейль, 1969; Шубников, Копчик, 1972). Благодаря работам Ю. А. Урманцева, Н. А. Заренкова получило «право гражданства» новое научное направление – биосимметрика (Урманцев, 1974; Заренков, 2009). Если методологическое значение теории симметрии в биологии и экологии не вызывает сомнений, то методы количественных оценок степени симметричности биообъектов остаются по-

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

лем для дискуссий. Это обусловлено тем, что внимание биологов и экологов было привлечено в основном к проблеме флуктуирующей асимметрии (ФА). Одни видели в этом феномене возможность вскрыть некоторые механизмы онтогенеза (Астауров, 1927; Васильев и др., 2007; Kellner, Alford, 2003). Другие – перспективу использования ФА как меры стабильности развития для оценки качества среды обитания в процедуре биомониторинга (Захаров, 1987; Трубянов, Глотов, 2010; Зорина, 2012; Palmer, Strobeck, 2003). Оба направления дали интересные и впечатляющие результаты, но ограничение их широкого применения обусловлено тем, что ФА является частным случаем в спектре приложений теории симметрии. Кроме того, идеальная симметрия является математической абстракцией, тогда как в природе чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные (псевдосимметричные) системы, об инвариантности которых относительно операций симметрии также можно говорить лишь приблизительно. Д. Б. Гелашвили с соавторами (2004) было обосновано применение алгоритма, основанного на свертке функций для количественной оценки степени псевдосимметричности биообъектов. Принципиальным отличием предложенного подхода от существующих является возможность оценивать степень псевдосимметричности биообъектов не только относительно билатеральных признаков, но и других возможных типов преобразований (поворотов, инверсий, трансляций и др.). В свою очередь, это открыло перспективу создания автоматизированной системы оценки псевдосимметрии, а также явилось предпосылкой для разработки приложений псевдосимметрии в биоиндикации (Гелашвили и др., 2010). Так, например, венчик правильных, или актиноморфных цветков инвариантен относительно отражений в нескольких плоскостях симметрии и одновременно относительно поворотов вокруг оси, перпендикулярной этим плоскостям и проходящей через точку их пересечения. Поэтому количественные оценки псевдосимметрии и других геометрических параметров вегетативных и генеративных органов растений могут служить эффективным инструментом биомониторинга, селекции. Однако практическое применение теоретических предпосылок требует их апробирования и верификации на большом числе модельных объектов (Аникьев и др., 2008; Маркелов и др., 2012; Bruno et al., 2008). В контексте псевдосимметричности венчика цветка удобным модельным объектом может служить примула многоцветковая (*Primula × polyantha* Miller, 1768). Род примула, или первоцвет (*Primula* L.), известен большим числом видов, сортов и культурных форм. По данным разных авторов (Федоров, 1952; Губанов и др., 1976; Егорова, 1981; Вавилова, 1990; Halda, 1992), в природе насчитывается от 450 до 600 видов этих растений. При этом до сих пор открывают новые виды примул. Центрами видового разнообразия первоцветов являются Гималаи, горы Юго-Западного Китая и Средней Азии, Кавказ и Альпы (Егорова, 1981).

Исходя из вышеизложенного, целью настоящей статьи был статистический анализ варьирования геометрических показателей венчика цветка культурных форм примулы многоцветковой (*Primula × polyantha*) как потенциального претендент-биоиндикатора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа были использованы пять выборок цветков примулы многоцветковой следующих культурных форм: Alba, Atropurpurea, Aurea, Lutea и Flava, вы-

ращенных в НИИ Ботанический сад Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского в однотипных микроклиматических условиях. Оцифрованные изображения венчиков собранных цветков были получены с использованием сканера Epson 4490 Photo, общим количеством 393 изображения. В качестве геометрических показателей венчика цветка *P. × polyantha* использовались показатели поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b), а также индекс изрезанности цветка (I_r), которые измеряли с помощью ранее разработанного авторами статьи на основе интегрального алгоритма свертки пакета прикладных программ (ППП) BioPS (Гелашвили и др., 2010). Программы позволяют рассчитывать зеркальную или поворотную симметрию как для однородно закрасенного объекта, так и с учётом его тонких особенностей. Практически удобным и необходимым для компьютерной обработки способом выявления таких особенностей является получение цифрового яркостного изображения исследуемого объекта. Это изображение характеризуется числовой матрицей, некоторая внутренняя часть которой содержит информацию о яркостях пикселей, принадлежащих объекту. Выражение интегральной свертки приобретает вид конечной суммы:

$$\eta = \frac{\sum_{i,j} A_{i,j} \cdot B_{i,j}}{\sum_{i,j} A_{i,j}^2},$$

где η – степень симметричности, A – матрица яркостей исходного изображения, B – матрица яркостей, полученная в результате отражения матрицы A относительно выбранной плоскости. Так как мы имеем дело с суммой положительных чисел, задающих яркости пикселей, то диапазон изменения степени симметрии лежит в пределах от нуля (для полностью несимметричного объекта) до единицы (для абсолютно симметричного). Индекс изрезанности венчика цветка вычислялся по формуле:

$$I_r = \frac{P_n}{L},$$

где P_n – периметр венчика цветка, L – длина окружности, ограничивающая круг по площади равной площади венчика цветка.

Кроме того, был применен индекс проективного покрытия (I_{pc}), описанный в работе И. Н. Маркелова с соавторами (2012), который вычислялся по формуле:

$$I_{pc} = \frac{S_{im} - S_{fl}}{S_{im}},$$

где S_{im} – площадь изображения, S_{fl} – площадь цветка. Индекс проективного покрытия оценивает долю занимаемого изображением цветка пространства на плоскости, величина которой зависит от ширины лопастей отгиба и от степени их взаимного перекрытия (т.е. от геометрических характеристик лопастей отгиба). Таким образом, псевдосимметричность венчика цветка примулы характеризовалась четырьмя показателями: η_r , η_b , I_r , I_{pc} .

С помощью графического редактора «Adobe Photoshop CS5» фон изображения приводился к абсолютно черному цвету, так как при измерении псевдосимметрии в ППП BioPS контур венчика цветка должен быть четко обозначен.

Предварительный анализ типа распределения значений геометрических характеристик цветков *P. × polyantha* показал, что они подчиняются нормальному закону, однако результаты теста Левина свидетельствуют о различии дисперсий исследуемых показателей. Поэтому для дальнейшего анализа были использованы непараметрические методы статистического анализа, включая непараметрический дискриминантный анализ с помощью модуля «General Discriminant Analysis». Расчеты проведены с применением пакета «Statistica 10» и рекомендаций, изложенных в работах У. Р. Клекки и А. А. Халафяна (Клекка, 1989; Халафян, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для рассматриваемых актиноморфных цветков *P. × polyantha* характерна вариабельностью в количестве лопастей отгиба венчика у цветков каждой культурной формы (табл. 1).

Поскольку пять лопастей отгиба венчика для рода *Primula* является номинальным признаком (Гаммерман, Гром, 1976), то другие вариации *P. × polyantha* на данном этапе исследования были исключены и в дальнейшем рассмотрении не участвовали. Таким образом, в анализе были использованы 277 экз. пятилопастной вариации, представленные во всех культурных формах.

Различия венчиков цветков пятилопастной вариации пяти культурных форм *P. × polyantha* по каждому геометрическому

Таблица 1
Распределение цветков культурных форм *Primula × polyantha* Mill. по количеству лопастей отгиба венчика

Культурная форма	Объем выборки, экз.	Количество лопастей отгиба			
		4	5	6	7
Alba	107	–	24	78	5
Atropurpurea	84	–	61	23	–
Aurea	71	2	69	–	–
Flava	50	–	42	8	–
Lutea	81	–	81	–	–

показателю оценивали с помощью критерия Краскела – Уоллиса, являющегося непараметрическим аналогом дисперсионного анализа, который показал, что пятилопастные вариации венчика рассматриваемых культурных форм примул статистически значительно различаются между собой по каждому из используемых геометрических показателей. Однако критерий Краскела – Уоллиса, указывая на межгрупповые различия между всеми пятью культурными формами по геометрическим показателям, не отвечает на вопрос: между какими парами форм эти различия существуют/отсутствуют и по каким показателям?. Поэтому на следующем этапе анализа было проведено множественное попарное сравнение цветков пятилопастной вариации венчика культурных форм с помощью критерия Данна, так как выборки (формы) различались по численности. Полученные результаты позволяют заключить, что формы Alba и Flava являются наиболее близкими, поскольку статистически значимо не различаются по 3 из 4 геометрических показателей (η_r , η_b , I_r). Далее по уменьшению количества показателей, не имеющих статистически значимых различий, идут следующие пары форм: по двум показателям – Alba/Atropurpurea (I_r , I_{pc}), Alba/Lutea (η_r , η_b), Atropurpurea/Aurea (η_r , η_b); по одному показателю – Atropurpurea/Flava (I_r), Atropurpurea/Lutea (I_{pc}), Flava/Lutea (η_r).

Остальные сравниваемые пары различаются по всем показателям. Исходя из этого можно предположить, что именно индекс проективного покрытия (I_{pc}) наиболее информативен в анализе геометрии цветка пятилопастной вариации венчика рассматриваемых культурных форм примулы. Однако доказательные возможности примененных ранговых непараметрических методов этим предположением исчерпываются.

Поэтому на следующем этапе с помощью непараметрического дискриминантного анализа была проведена оценка дискриминирующей роли и вклада каждого из четырех геометрических показателей венчика цветка *P. × polyantha* в различении пятилопастной вариации культурных форм.

Вначале была рассчитана лямбда Уилкса, которая характеризует разделяющую способность модели, включающую все четыре геометрических показателя. Значение лямбды Уилкса составило 0.028 (критерий $\chi^2 = 967.1$ при $p < 0.01$), ее величина говорит о хорошей разделяющей способности модели.

Затем были рассчитаны значения частной лямбды Уилкса, являющиеся результатом одиночного вклада соответствующей переменной в дискриминацию между анализируемыми совокупностями (культурными формами). Как видно из табл. 2, показатель поворотной псевдосимметрии (η_r) характеризуется наименьшим значением частной лямбды Уилкса и вносит наибольший вклад в дискриминацию культурных форм примул. Следовательно, дальнейшие сведения о природе дискриминации были получены в ходе анализа дискриминантных функций. Поскольку для анализируемого материала число дискриминантных переменных (геометрических показателей) равно четырем и, соответственно, меньше числа классов (культурных форм – их пять), то максимальное число дискриминантных функций равно числу переменных (Клекка, 1989).

Таблица 2

Значения частной лямбды Уилкса для геометрических показателей венчика цветка *Primula × polyantha* Mill. различных культурных форм

Геометрические показатели	Частная лямбда	F-критерий	p
Средняя поворотная псевдосимметрия (η_r)	0.452	81.458	<0.001
Средняя билатеральная псевдосимметрия (η_b)	0.542	56.931	<0.001
Индекс изрезанности (I_r)	0.458	79.527	<0.001
Индекс проективного покрытия (I_{pc})	0.507	65.357	<0.001

В табл. 3 приведены величины структурных коэффициентов дискриминантных функций, с помощью которых можно интерпретировать значение этих функций.

Структурные коэффициенты являются корреляциями между переменными и соответствующей дискриминантной функцией, следовательно, отражают силу и направленность связи между последними. Название функции (ее вербальная характеристика) дается в соответствии с наиболее сильно коррелированными с ней переменными с учетом знака структурных коэффициентов. Для функции 1 структурный коэффициент переменной I_r является положительным и имеет наибольшее абсолютное значение. Следовательно, функции 1 можно дать следующее назва-

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

ние – «увеличение изрезанности венчика цветка». Аналогичным образом были интерпретированы и остальные функции: функция 2 – «уменьшение поворотной и билатеральной псевдосимметрии венчика цветка», функция 3 – «уменьшение изрезанности венчика цветка», функция 4 – «уменьшение билатеральной псевдосимметрии и увеличение покрытия проективного венчика цветка».

Таблица 3

Структурные коэффициенты дискриминантных функций

Переменная	Структурные коэффициенты			
	Функция 1	Функция 2	Функция 3	Функция 4
Средняя поворотная псевдосимметрия (η_r)	-0.544	-0.644	0.118	-0.525
Средняя билатеральная псевдосимметрия (η_b)	-0.232	-0.573	0.130	-0.775
Индекс изрезанности (I_r)	0.645	-0.209	-0.676	0.290
Индекс проективного покрытия (I_{pc})	0.521	0.148	0.381	0.749

Относительное процентное содержание собственных значений дискриминантных функций и канонические корреляции показывают, какими дискриминантными возможностями обладают функции, а также реальную полезность этих функций. Обращаясь к

Таблица 4

Собственные значения и меры значимости дискриминантных функций

Функция	Собственное значение	Относительное процентное содержание	Каноническая корреляция
1	4.211	54.74	0.899
2	2.759	35.86	0.857
3	0.597	7.76	0.612
4	0.126	1.64	0.334

данным, приведенным в табл. 4, можно заключить, что функции 1 и 2 имеют наибольшие величины как относительного процентного содержания дискриминантных функций, так и канонических корреляций. Это говорит о сильной связи геометрических показателей венчика цветка культурных форм с этими дискриминантными функциями. Напротив, функции 3 и 4 имеют меньшие собственные значения дискриминантных функций и меры значимости.

Таким образом, для графического представления данных наиболее подходящими являются функции 1 и 2, так как они обладают наибольшими дискриминирующими возможностями построенной модели. С этой целью была построена диаграмма рассеяния Вороного для средних значений дискриминантных функций различных культурных форм примул (рисунок).

Эта диаграмма позволяет определить культурные формы, которые наилучшим образом разделяются дискриминантными функциями. Соотнося значения квадратов расстояний Махаланобиса между центроидами форм (табл. 5) и диаграмму рассеяния (см. рисунок) можно заключить, что пары форм *Atropurpurea*/*Aurea*, *Aurea*/*Flava* и *Alba*/*Aurea* классифицируются наиболее удачно, так как квадраты расстояний Махаланобиса принимают наибольшие значения и в пространстве дискриминантных функций они наиболее удалены друг от друга. Так, например, исходя из значений структурных коэффициентов (см. табл. 3) и вербальных характе-

ристик функций 1 и 2, можно заключить, что для венчиков цветков формы *Atropurpurea* (см. рисунок, точка 2) характерны более низкие значения индекса изрезанности и высокие значения средней поворотной и билатеральной псевдосимметрии по сравнению с этими же характеристиками венчиков цветков формы

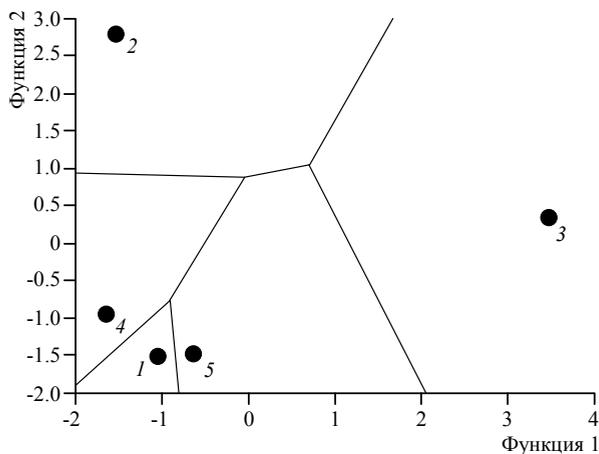


Диаграмма рассеяния Вороного для средних значений дискриминантных функций различных культурных форм *Primula × polyantha* Mill.: 1 – Alba, 2 – *Atropurpurea*, 3 – Aurea, 4 – Flava, 5 – Lutea

тра тяжести в многомерном пространстве, которое задается коррелированными (неортогональными) независимыми переменными, а значения дискриминантных функций являются линейными комбинациями независимых переменных и представлены в двумерном пространстве.

Aurea (см. рисунок, точка 3).

Напротив, квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами форм *Flava* (см. рисунок, точка 4) и *Lutea* (см. рисунок, точка 5) принимает наименьшее значение, что говорит о самой слабой дискриминации среди представленных форм. Но на диаграмме (см. рисунок) эти формы разнесены дальше чем, скажем, *Alba* (см. рисунок, точка 1) и *Lutea* (см. рисунок, точка 5), однако это не является ошибочным, так как квадрат расстояния Махаланобиса определяется как расстояние от наблюдаемой точки до центра тяжести в многомерном пространстве, которое задается коррелированными (неортогональными) независимыми переменными, а значения дискриминантных функций являются линейными комбинациями независимых переменных и представлены в двумерном пространстве.

Таблица 5

Квадраты расстояний Махаланобиса (P_0) между центроидами классов (культурных форм *Primula × polyantha* Mill) и их критерии значимости (F)

Культурная форма	Критерий	Культурная форма			
		<i>Atropurpurea</i>	<i>Aurea</i>	<i>Flava</i>	<i>Lutea</i>
Alba	P_0	23.17	27.63	4.62	8.26
	F	98.65	121.65	17.44	37.82
<i>Atropurpurea</i>	P_0		31.06	14.93	19.56
	F		248.66	91.85	168.30
<i>Aurea</i>	P_0			28.32	21.17
	F			182.81	194.98
<i>Flava</i>	P_0				3.89
	F				26.62

Примечание. Все значения F -критерия, приведенные в таблице, статистически значимы ($p < 0.01$).

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

В силу близости расположения культурные формы Alba, Flava, Lutea имеют наибольшее количество наблюдений классифицированных ошибочно (в основном между собой). Это связано с тем, что эти формы обладают наиболее близкими геометрическими характеристиками среди рассматриваемых. При этом ошибки классификации мало затрагивают формы Aurea и Atropurpurea (табл. 6).

Таблица 6

Матрица классификации цветков различных культурных форм *Primula × polyantha* Mill. по геометрическим показателям

Культурная форма	Alba	Atropurpurea	Aurea	Flava	Lutea	Априорные вероятности
Alba	15	0	0	8	1	0.086
Atropurpurea	0	59	0	2	0	0.220
Aurea	0	0	68	0	1	0.249
Flava	1	2	0	32	7	0.152
Lutea	1	0	1	20	59	0.292

Примечание. Значения, находящиеся в закрашенных ячейках, отражают число правильно классифицированных цветков соответствующей культурной формы.

Для оценки точности процедуры классификации с помощью дискриминантных функций относительно случайной классификации была применена τ -статистика ошибок (Клекка, 1989), значения которой рассчитывали по выражению:

$$\tau = \frac{n_c - \sum_{i=1}^g p_i n_i}{n_{\bullet} - \sum_{i=1}^g p_i n_i},$$

где n_c – общее число правильно классифицированных объектов по всем классам (233 наблюдения); n_{\bullet} – общее число наблюдений по всем классам (277 наблюдений); g – число классов; p_i – априорная вероятность принадлежности к классу; n_i – число объектов в классе. Сумма $\sum_{i=1}^g p_i n_i = 62.7$ представляет собой число цветков, которые будут правильно отнесены к своим классам при случайной классификации пропорционально априорным вероятностям. Максимальное значение τ -статистики равно 1 и оно достигается в случае безошибочного предсказания. С использованием данных классификационной матрицы (см. табл. 6) было рассчитано значение τ -статистики, составившее 0.795. Это означает, что классификация, произведенная с помощью дискриминантных функций, делает на 79.5% меньше ошибок, чем ожидалось при случайной классификации. Действительно, при случайной классификации общее число совершаемых ошибок составит 214.3 (значение знаменателя в выражении для τ -статистики), тогда как число действительных ошибок составляет разность $n_{\bullet} - n_c = 44$. Следовательно, на 214.3 ожидаемых ошибок приходится 44 действительных ошибки.

Подводя итоги дискриминантного анализа геометрических характеристик венчиков цветков различных культурных форм *P. × polyantha*, можно заключить, что используемый набор параметров венчика цветка ($\eta_r, \eta_b, I_r, I_{pc}$) позволяет стати-

стически значимо дискриминировать культурные формы примулы многоцветковой (лямбда Уилкса составляет 0.028). При этом наибольший вклад в дискриминацию, исходя из значений частной лямбды, вносит показатель поворотной псевдосимметрии (η_r). Следует также отметить, что близость расположения форм Flava, Lutea и Alba в пространстве дискриминантных функций (см. рисунок) позволяет предположить, что они являются не отдельными культурными формами, а относятся к разным цветовым вариациям одной культурной формы. В свою очередь, внутри формы Alba можно выделить 2 геометрические вариации с пятью и шестью лопастями отгиба.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение морфологических признаков растений, их изменчивости и сортовой устойчивости дает богатую информацию о взаимодействии генотипа со средой. Нестабильное число лопастей отгиба у видов рода *Primula* L. свидетельствует, по видимому, о продолжающемся процессе видообразования. В рассматриваемом ключе исследование псевдосимметрии цветка помогает вскрывать механизмы эволюции цветка в какой-либо группе. Как было показано ранее авторами статьи (Гелашвили и др., 2010), переход от анемофилии (актиноморфный цветок) к энтомофилии (зигоморфный цветок) характеризуется закономерными изменениями геометрических показателей (η_r , η_b). Таким образом, чувствительность предлагаемого метода измерения геометрических характеристик венчика цветка позволяет различать не только культурные формы, но и дает возможность дискриминировать экологические группы растений, тем самым открывая новые возможности в биомониторинге. В этом случае оценка степени инвариантности (псевдосимметричности) цветков различных растений, выступающих в роли биоиндикаторов, позволит осуществить построение ординационного ряда зависимости геометрических характеристик цветка от условий местообитания растения. Такой подход может способствовать получению шкал оценки местообитания по тому или иному экологическому фактору, а также их совокупности. В результате геометрические показатели цветка могут послужить своеобразной «мерной линейкой» для оценки условий местообитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникьев А. А., Федоряка Н. И., Аникьева Э. Н. Способ количественной оценки формы листа как уникального сортового признака и его варибельности у растений земляники // Сельскохозяйственная биология. 2008. № 1. С. 116 – 122.
- Астауров Б. Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* Schin // Журн. экспериментальной биологии. Сер. А. 1927. Т. 3, вып. 1 – 2. С. 1 – 61.
- Вавилова Л. П. Золотые ключи Фрейи // Цветоводство. 1990. № 2. С. 39 – 40.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения Екатеринбург : Изд-во Уральск. ун-та, 2007. 280 с.
- Вейль Г. Симметрия. М. : Наука, 1969. 191 с.
- Гаммерман А. Ф., Гром И. И. Дикорастущие лекарственные растения СССР. М. : Медицина, 1976. 286 с.

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

Гелаишвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Иудин Д. И. Структурно-информационные показатели флуктуирующей асимметрии билатерально симметричных организмов // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65, № 4. С. 377 – 385.

Гелаишвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Марычев О. М., Сомов Н. В., Широков А. И., Нижегородцев А. А. Приложение теории групп к описанию псевдосимметрии биологических объектов // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71, № 6. С. 497 – 513.

Губанов И. А., Крылова И. Л., Тихонова В. Л. Дикорастущие полезные растения СССР. М. : Мысль, 1976. 360 с.

Егорова Т. В. Семейство Первоцветные (Primulaceae) // Жизнь растений : в 6 т. / под ред. А. Л. Тахтаджяна. М. : Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 110 – 115.

Заренков Н. А. Биосимметрия. М. : Кн. дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 320 с.

Захаров В. М. Асимметрия животных. М. : Наука, 1987. 216 с.

Зорина А. А. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 23 – 45.

Клекка У. Р. Дискриминантный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / пер. с англ. М. : Финансы и статистика, 1989. С. 78 – 138.

Маркелов И. Н., Нижегородцев А. А., Гелаишвили Д. Б. Регрессионный анализ показателей геометрии цветка гвоздики Фишера (*Dianthus fischeri* Spreng.) из различных биотопов нижегородской области // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. 2012. № 2 (3). С. 145– 148.

Трубянов А. Б., Глотов Н. В. Флуктуирующая асимметрия: вариация признака и корреляция левое-правое // Докл. АН. 2010. Т. 431, № 2. С. 283 – 285.

Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М. : Мысль, 1974. 229 с.

Федоров А. А. Род Первоцвет *Primula* L. // Флора СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 111 – 202.

Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. 3-е изд. М. : Бинном-Пресс, 2007. 512 с.

Шубников А. В., Концик В. А. Симметрия в науке и искусстве. М. : Наука, 1972. 339 с.

Bruno O. M., Oliveira Plotze R. de, Falvo M., Castro M. de. Fractal dimension applied to plant identification // Information Sciences. 2008. Vol. 178, № 12. P. 2722 – 2733.

Halda J. J. The genus *Primula* in cultivation and the wild. Denver : Tethys Books, 1992. 364 p.

Kellner J. R., Alford R. A. The ontogeny of fluctuating asymmetry // Amer. Natur. 2003. Vol. 161, № 6. P. 931 – 947.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analysis revisited // Developmental instability (DI) : causes and consequences / ed. M. Polak. New York : Oxford University Press, 2003. P. 279 – 319.