

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования «Нижегородский государственный университет
им. Н. И. Лобачевского»
Национальный исследовательский университет

На правах рукописи

**МАРКЕЛОВ
ИВАН НИКОЛАЕВИЧ**

**ГЕОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПСЕВДОСИММЕТРИИ
ВЕНЧИКА АКТИНОМОРФНОГО ЦВЕТКА КАК ИНДИКАЦИОННЫЕ
ПОКАЗАТЕЛИ СОСТОЯНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ**

03.02.08 — экология (биология)

**Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор Д.Б. Гелашвили

Нижегород

2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1. Обзор литературы. Псевдосимметрия и биоиндикация: современные аспекты	8
1.1. Принципы и методы биоиндикации с применением растительных объектов.....	12
1.2. Современные аспекты биосимметрии.....	23
1.3. Псевдосимметрия и методы ее оценки.....	26
СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	
Глава 2. Материалы и методы исследования	30
2.1. Объекты и районы исследований.....	30
2.1.1. Примула многоцветковая (<i>Primula × polyantha</i>).....	30
2.1.2. Гвоздика Фишера (<i>Dianthus fischeri</i>).....	30
2.2. Получение, обработка оцифрованных изображений венчика цветка и порядок оценки его геометрических характеристик.....	32
2.3. Оценка состояния среды.....	34
2.4. Статистические методы обработки экспериментальных данных.....	35
Глава 3. Оценка классификационных возможностей геометрических характеристик венчика цветка на примере различных культурных форм <i>Primula × polyantha</i>	36
3.1. Сравнительная оценка цветков культурных форм <i>Primula × polyantha</i> с различным количеством лопастей отгиба венчика по геометрическим характеристикам.....	37
3.2. Дискриминация культурных форм <i>Primula × polyantha</i> по геометрическим показателям венчика цветка.....	40
Глава 4. Регрессионный анализ геометрических характеристик венчика цветка гвоздики Фишера (<i>Dianthus fischeri</i>)	48
4.1. Парный регрессионный анализ геометрических характеристик венчика цветка <i>Dianthus fischeri</i>	50
4.2. Множественный регрессионный анализ геометрических характеристик венчика цветка <i>Dianthus fischeri</i>	59
4.3. Оценка работоспособности уравнений регрессии на фактическом материале (на примере экзаменационной выборки (ПП №6)).....	64
Глава 5. Оценка индикационных свойств геометрических характеристик цветков <i>Dianthus fischeri</i>	67
5.1. Экологическая характеристика изученных местообитаний <i>Dianthus fischeri</i> и ее экологическая пластичность.....	67

5.2. Анализ геометрических характеристик венчика цветка <i>Dianthus fischeri</i> произрастающей в однородных микроклиматических условиях.....	71
5.3. Оценка влияния уровня антропогенной нагрузки на геометрические показатели венчика цветка <i>Dianthus fischeri</i>	82
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	92
ВЫВОДЫ	95
СПИСОК ЦИТИРОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	96

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Симметрия как имманентное свойство природных систем проявляется на всех уровнях организации материи и заключается в неизменности (инвариантности) процессов, структуры и отношений объектов относительно различного рода преобразований. Теория симметрии нашла свое приложение в различных областях естественнонаучных дисциплин – кристаллографии, химии элементов, биосимметрии и т.д. (Чупрунов и др., 2004; Заренков, 2009; Фет, 2010). Так, в биоиндикации одним из методов, связанным с понятием симметрии, является оценка флуктуирующей асимметрии (ФА) биообъектов как меры нарушенности стабильности их развития (Захаров, 1987; Вершинин, 2007; Трубянов, Глотов, 2010; Зорина, 2012; Собчак и др., 2013; Palmer, 2003). Однако ФА является частным случаем в широком спектре приложений теории симметрии и подходы к ее оценке известны в отношении билатерально симметричных объектов. Д.Б. Гелашвили и др. (2004, 2010) был предложен и обоснован подход по определению псевдосимметричности (приблизительной симметричности) биообъектов, базирующийся на свертке функций, и разработана автоматизированная система количественной оценки степени псевдосимметрии биообъектов в рамках пакета прикладных программ (ППП) BioPS. 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.). Так, например, правильные, или актиноморфные цветки инвариантны относительно отражений в нескольких плоскостях симметрии и одновременно относительно поворотов вокруг оси, перпендикулярной этим плоскостям и проходящей через точку их пересечения. Количественная оценка этих параметров наряду с другими геометрическими характеристиками может служить эффективным инструментом биомониторинга. Однако практическое применение теоретических предпосылок

требует их апробирования и верификации на большом числе модельных объектов. Вышеизложенное позволяет считать тему диссертации актуальной.

Цель работы. Оценка возможностей и ограничений применения геометрических характеристик венчика актиноморфного цветка — показателей поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b), индексов изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}) – гвоздики Фишера (*Dianthus fischeri* Spreng.) и примулы многоцветковой (*Primula* × *polyantha* Mill.) в качестве индикаторов состояния окружающей среды.

В соответствии с целью работы были поставлены следующие **задачи**:

1. Оценить классификационные возможности геометрических характеристик псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка на примере различных культурных форм *Primula* × *polyantha* с помощью непараметрического дискриминантного анализа.

2. Оценить характер связи и форму зависимости между геометрическими характеристиками псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri* с помощью корреляционного и регрессионного анализов.

3. Провести анализ геометрических характеристик псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri*, произрастающей в однородных микроклиматических условиях.

4. Изучить влияние уровня антропогенной нагрузки на геометрические характеристики псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri*.

Научная новизна работы. Впервые показано, что геометрические характеристики псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка *Primula* × *polyantha* по вкладу в дискриминацию различных культурных форм образуют убывающий ряд $I_r > \eta_r > I_{pc} > \eta_b$, где I_r – индекс изрезанности, η_r – показатель поворотной, I_{pc} – индекс «проективного покрытия», η_b – показатель билатеральной псевдосимметрии. Впервые установлено, что геометрические характеристики псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri* являются достаточно чувствительными для экодиагностики различий в биотопах,

однородных по режимам абиотических экологических факторов (шкалы Д.Н. Цыганова, 1983). На модели эколого-экономического районирования Нижегородской области впервые показано, что увеличение антропогенной нагрузки закономерно ведет к увеличению показателей поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b) и уменьшению индекса изрезанности (I_r) венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri*.

Научно-практическая значимость. Полученные результаты представляют интерес для учреждений и организаций, осуществляющих экологический мониторинг на охраняемых и антропогенно трансформированных территориях (АНО «Приволжский центр здоровья среды», Горкомэкологии г. Нижнего Новгорода, Марийский государственный университет), а также используются в учебном процессе в Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского.

На защиту выносятся следующие положения:

1. Геометрические характеристики псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка *Primula × polyantha* (показатели поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b), индексы изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc})) по вкладу в дискриминацию различных культурных форм примулы образуют убывающий ряд: $I_r > \eta_r > I_{pc} > \eta_b$.

2. Величина поворотной псевдосимметрии может быть определена в рамках линейной регрессионной модели по значениям показателя билатеральной псевдосимметрии (η_b), индексов изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}).

3. Геометрические характеристики псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri* могут статистически значимо различаться в биотопах, однородных по режимам абиотических экологических факторов (шкалы Д.Н. Цыганова).

4. Увеличение антропогенной нагрузки, независимо оцениваемое по аддитивному индексу эколого-экономических показателей и индексу синантропизации, закономерно ведет к увеличению показателей поворотной (η_r) и

билатеральной псевдосимметрии (η_b) венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri*.

Апробация работы и публикации. Материалы диссертационного исследования были доложены на научно-практических конференциях: «Modern Phytomorphology» (2-я Международная научная конференция по морфологии растений, Львов, 2013); «Индикация состояния окружающей среды: теория, практика, образование» (2-я международная научно-практическая конференция молодых ученых, Москва, 2013); «Ботанические чтения – 2013» (II Международная научно-практическая конференция); «Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий» (III Международная научная конференция, Нижний Новгород, 2014); «Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем» (Международная научная конференция, Самара; Тольятти, 2014). По материалам диссертации опубликовано 8 научных работ, из них 3 – в журналах, рекомендованных ВАК.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в постановке задач исследования, выполнения всех его этапов, включая сбор, подготовку, обработку экспериментального материала, обсуждение и теоретическое осмысление полученных результатов.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка цитированной литературы. Диссертация иллюстрирована 25 рисунками и 39 таблицами. Основной текст изложен на 111 страницах. Библиографический указатель включает в себя 149 источников (117 отечественных и 32 иностранных).

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПСЕВДОСИММЕТРИЯ И БИОИНДИКАЦИЯ: СОВРЕМЕННЫЕ АСПЕКТЫ

В систему комплексного экологического мониторинга входит множество различных методов оценки состояния окружающей среды (Израэль, 1979). В настоящее время, большая роль отводится физическим и химическим методам экологического мониторинга. Однако с помощью этих методов не всегда можно получить адекватную картину воздействия того или иного фактора на биологические системы и объекты. Наряду с высокой стоимостью получения репрезентативных данных к недостаткам физико-химических методов мониторинга можно отнести: 1) невозможность учета в практической деятельности синергического и антагонистического эффектов поллютантов; 2) неразрешимость проблемы оценки влияния на токсичность или иные лимитирующие свойства поллютантов разнообразных природных факторов; 3) невозможность получения информации о вторичных эффектах действия поллютантов, вызванных их накоплением и трансформацией в различных звеньях экосистем (Опекунова, 2004). Поэтому изучение последствий антропогенного воздействия на окружающую среду невозможно без применения приемов биологического мониторинга, которая дает прямую информацию о реакции организмов на стрессорные факторы.

Биомониторинг включает в себя два основных направления: биотестирование и биоиндикация. Биотестирование – это метод, который подразумевает использование биологических объектов (тест-объектов) для выявления и оценки действия факторов окружающей среды в контролируемых условиях (Филенко, 1985). Биоиндикация, напротив, это обнаружение и определение экологически значимых природных и антропогенных нагрузок на основе реакций на них живых организмов непосредственно в среде их обитания (Млехова и др. 2007). Ключевыми понятиями в биоиндикации являются «индикат» и «индикатор». Индикатами или объектами индикации, могут выступать различные природные системы, тела и протекающие в них процессы. Организмы, которые при этом используются называются индикаторами (Опекунова, 2004). В рамках

программы Международного союза биологических наук (МСБН) «Биоиндикаторы» (Гелашвили, 1995; Каплин, 2001) была разработана классификация биологических систем, применение которых возможно для выявления вредных антропогенных веществ, соответствующая шести биологическим дисциплинам:

Клеточная биология и генетика. Превосходными биоиндикаторами являются клеточные и субклеточные (в том числе и хромосомы) элементы организма, адаптированные к определенным условиям окружающей среды. В этом направлении проведено большое количество исследований и выявлен обширный спектр тест-систем для кратковременного и долгосрочного слежения за состоянием окружающей среды (Полявина, 2003; Markert, 2010).

Сравнительная физиология. Особенности условий обитания и образа жизни животных оказывает влияние на морфофизиологические параметры организма (Шварц, 1963). Поллютанты, проникая в организм воздействуют на функциональные особенности важнейших систем и органов (иммунной, нервной и т.д.), обеспечивающих гомеостаз (Земляной, Шульман, 2003; Романова, 2010).

Микробиология. Микроорганизмы чувствительны к загрязнению воды и почвы (Гузев, Левин, 1991; Våh et al, 1998). Некоторые микроорганизмы чувствительны к определенным веществам (Юхневич, Колесник, 2012; Zakaria et al., 2004), другие способны к биодegradации таких серьезных загрязнителей как нефть и нефтепродукты (Струпуль и др., 2009).

Ботаника. Использование низших растений, грибов, лишайников, а также многих высших растений в индикационных целях дает положительные результаты при оценке загрязнений воздушного бассейна, характеристики почвенных условий (рН почв, плодородие, концентрации тяжелых металлов и т.д.) (Викторов, Ремезова, 1988; Щеглов, Цветнова, 2002; Красногорская и др., 2004; Курочкина и др., 2013; Nash, 1973; Manning, Godzik, Musselman, 2002; Sawidis et al., 2011; Alquezar, Glendenning, Costanzo, 2013)

Гидробиология. В целях получения интегральной оценки состояния гидроэкосистем и их антропогенных изменений могут применяться практически

любые гидробионты, их популяции и сообщества (Шуйский и др., 2002; Гальцова, Дмитриев, 2007; Платонов, 2010; Frouin, 2000).

Зоология. Отдельные виды и сообщества животных могут стать источником сведений о состоянии окружающей природной среды, а в частности служить индикаторами загрязнения тяжелыми металлами, радионуклидами и другими поллютантами (Радченко, Шабунов, 2006; Безель, Мухачева, 2012; Гашев, Моисеенко, 2012).

В зависимости от свойств и реакций, проявляемых индикаторами, они подразделяются на ряд сопряженных групп (табл. 1).

Таблица 1

Классификация биоиндикаторов (по М.Г. Опекуновой, 2004)

Биоиндикаторы	Характеристика
Прямые	Реакция живого организма вызвана непосредственным воздействием внешнего фактора.
Косвенные	Реакция на стрессовое воздействие возникает через систему опосредованных взаимосвязанных реакций и напрямую не связана с этим воздействием.
Положительные	Характеризуется увеличением реакции (количественных характеристик) при нарастании стресса.
Отрицательные	Характеризуется уменьшением реакции (количественных характеристик) при нарастании стресса.
Специфические	Обладает характерной для какого-либо определенного стрессора реакцией.
Неспецифические	Организм этого индикатора реагирует однотипно на действие одного или нескольких стрессоров, или их сочетаний.
Частные	Если при биоиндикационных исследованиях используется один (частный) параметр
Комплексный	Если при биоиндикационном исследовании применяется система биоиндикационных признаков.
Аэрофотогеничные	Хорошо заметные на материалах дистанционных съемок.
Деципиентные	Заметные при детальном наземном исследовании.
Панареальные	Охраняют единообразную связь с объектом индикации на всей территории, в пределах которой они встречаются, т.е. в пределах всего ареала.
Региональные	Сохраняют свое значение лишь в пределах одной или нескольких областей со сходными физико-химическими условиями.
Локальные	Обладают устойчивой связью с объектом индикации только на какой-то определенной территории.

Биоиндикационные исследования могут осуществляться на разных уровнях организации живой материи (молекулярном, клеточном, органно-тканевом, организменном, популяционном, биогеоценотическом). В соответствии с организационными уровнями биологических систем выделяют следующие и уровни биоиндикации (Биоиндикация..., 1988; Опекунова, 2004):

1) *биохимические и физиологические реакции* – на этом уровне биоиндикации объединены так называемые невидимые повреждения, возникающие в результате воздействия очень незначительных концентраций загрязнителя (рис. 1). При достижении определенных количественных параметров стрессора невидимые повреждения приводят к снижению продуктивности, появлению морфологической изменчивости или тератов и т. д.;

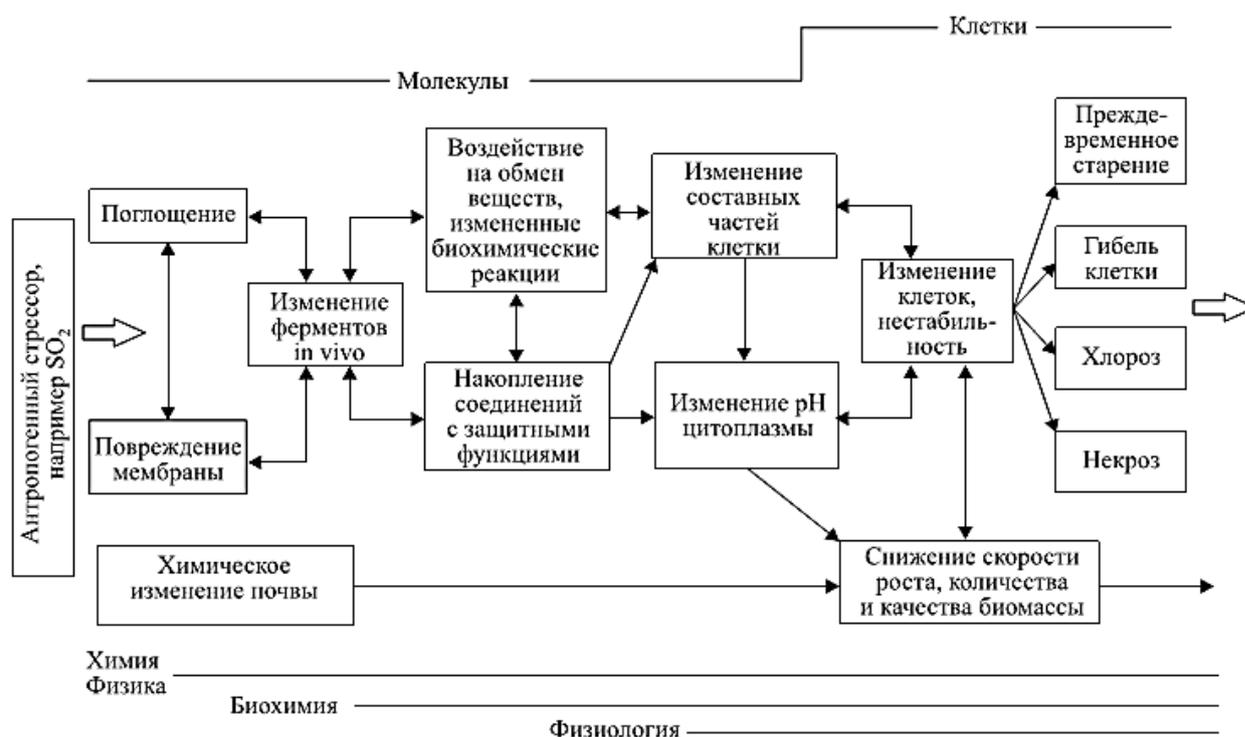


Рис. 1. Пути возможных воздействий антропогенного стрессора на молекулярном и клеточном уровнях биообъектов (Биоиндикация..., 1988)

2) *анатомические, морфологические, биоритмические и поведенческие отклонения* – это индикация изменений строения тканей, органов и в целом модификации диагностических признаков видов, возникающей в следствии накопления

поллютантов в организме при эмиссионных воздействиях, нарушения метаболизма при параметрических и ландшафтно-деструктивных изменениях экосистем;

3) *флористические, фаунистические и хорологические изменения* – оценка изменения видового состава и пространственного размещения организмов и их сообществ под воздействием антропогенеза на природные экосистемы;

4) *ценотические изменения* – этот уровень подразумевает выявление антропогенных сукцессионных рядов, то есть смены коренных зональных сообществ вторичными под комплексным антропогенным воздействием;

5) *региональные и глобальные изменения (биогеоценотические изменения и изменения ландшафтов)* – этот уровень биоиндикации включает оценку изменений естественных границ биогеоценозов и их видовой насыщенности вследствие антропогенного воздействия, анализ пищевых цепей, установление гомеостатичности (окультуренности) природно-территориальных комплексов.

Приведенные уровни биоиндикации последовательно взаимосвязаны друг с другом и четкое разграничение их не всегда возможно, при этом для каждого уровня характерны свои объекты и методы исследований.

1.1. Принципы и методы биоиндикации с применением растительных объектов

Растения – незаменимый и обязательный компонент многих экосистем. Ввиду прикрепленного образа жизни растения непрерывно подвергаются воздействию находящихся в окружающей среде поллютантов, вследствие чего могут служить оптимальными индикаторами и характеризовать экологическую ситуацию непосредственно в месте своего произрастания. Находясь на базовом уровне пищевых цепочек, растения испытывают воздействие токсических агентов раньше, чем организмы более высоких трофических уровней. Растения обладают способностью эффективно концентрировать и преобразовывать находящиеся в окружающей среде вещества, что увеличивает чувствительность и информативность их использования в целях контроля качества окружающей среды (Левина, Трушин, Ратушняк, 2012). В связи с особым положением растений, в

биоиндикации выделяют специальное направление – фитоиндикация – метод оценки абиотических и биотических факторов местообитания при помощи растительных организмов и их сообществ (фитоценозов) (Воротников и др., 1995).

Одним из первых отечественных исследователей который показал возможность применения растений для индикации условий окружающей среды был А.М. Карпинский (1841; цит. по: Бондарева, 2009). В своей работе «Могут ли живые растения быть указателями горных пород и формаций на которых они встречаются, и заслуживают ли местопрозябания их особенного внимания геогноста» он предложил перечень растений для оценки свойств почв и подстилающих горных пород по особенности развития растений и составу растительного покрова. В 60-х годах 20-го века сформировалось одно из первых направлений получившее широкое развитие в биоиндикации – индикационная геоботаника (Викторов, Востокова, Вышивкин, 1962). Известный исследователь в области индикационной геоботаники Б.В. Виноградов (1964, с. 5) отмечал, что "...растительными индикаторами могут служить как отдельные растения и фитоценозы, так и особенности строения и состава растений, которые в силу тесной их связи с различными элементами ландшафта указывают на характер, распределение и динамику условий окружающей среды".

При решении задач фитоиндикации выделяется ряд походов – оценка состояния среды по отдельным индикаторным видам, по растительным ассоциациям-индикаторам и по так называемым индикаторным группам (Миркин, Розенберг, 1978).

К подходу фитоиндикации связанному с использованием отдельных индикаторных видов можно отнести использование растений для выявления антропогенной нагрузки на клеточном, анатомо-морфологическом и популяционном уровнях биоиндикации. Для решения задач индикационной геоботаники отдельные виды-индикаторы используются очень ограниченно – в условиях жесткой связи почв и растительности аридной полосы (Миркин, Розенберг, 1978).

Многие биохимические и физиологические процессы растений обладают высокой чувствительностью по отношению к антропогенному воздействию (Николаевский, 1979; Неверова, 2009). Так при длительном воздействии стрессовых факторов в клетках растений происходит активация процессов свободно-радикального окисления и липопероксидации, основных процессов повреждения внутриклеточных мембранных структур (Чиркова, 1997; Курганова, 2001; Ткачев, 2004). В норме перекисное окисление липидов (ПОЛ) поддерживается на постоянном уровне благодаря многоуровневой антиоксидантной системе защиты (Бурлакова, Храпова, 1985). Как отмечено в ряде работ (Ерофеева, Наумова, 2009, 2010; Shalini, Durbey, 2003), при увеличении антропогенной нагрузки происходит смещение этого баланса, что ведет к увеличению продуктов ПОЛ.

В условиях сильно нарушенных экосистем серьезные изменения затрагивают фотосинтетические системы растений. По данным В.К. Жирова (2006) происходит уменьшение размеров и увеличение количества хлоропластов на фоне их ультраструктурных изменений. Многие исследователи отмечают, что в условиях атмосферного загрязнения окружающей среды (в условиях урбоэкосистем) происходит изменение активности фотосинтетического аппарата растений (Николаевский, 1979; Сергейчик, 1984). О.А. Нестерова и О.Л. Цандекова (2010) показали, на примете широко распространенных в городских фитоценозах древесных растениях – липе мелколистной и рябине сибирской, что интенсивность фотосинтеза с увеличением суммарного атмосферного загрязнения закономерно снижается у обоих видов, о чем судили по уровню восстановленных ассимилятов. Однако газометрический метод определения интенсивности фотосинтеза достаточно трудоемкий, требует специального оборудования вследствие чего осложняется его широкое применение в биоиндикации. Альтернативный метод определения интенсивности фотосинтеза разработан О.Д. Быковым (1974), который основан на определении относительного изменения в удельном содержании восстановленных веществ за единицу времени. Исходя из явления подавления фотосинтеза В.С. Николаевским и Т.В. Николаевской (1988) был

предложен метод определения физиологических ПДК допустимого загрязнения воздуха для растительности и определены нормативы ПДК для 11 соединений – диоксид серы, аммиак, диоксид азота, хлор, сероводород, метанол, бензол, формальдегид, циклогексан, пары серной кислоты, оксид углерода. Таким образом, фотосинтетическая активности высших растений, являясь чувствительным физиологическим процессом к экологическим и антропогенным воздействиям, может использоваться в процедуре биомониторинга для индикации чистоты воздуха (Неверова, 2009).

Использование в фитоиндикации анатомо-морфологических нарушений вегетативных и генеративных органов растений обусловлено в первую очередь незначительными затратами труда и средств при наблюдении и оценке этих явлений. Хвойные деревья более остро реагируют на ухудшение состояния среды, по сравнению с лиственными, так как в связи с довольно большой продолжительностью жизни хвои в ней происходит накопление поллютантов, что приводит к ее повреждению и отмиранию в первые 2-3 года (Собчак, Папина, 2006а). Оставшаяся одно- и двухлетняя хвоя не способна обеспечить рост и развитие дерева, так как однолетняя начинает нормально функционировать лишь с середины лета, а двухлетняя хвоя, уже подвергшаяся влиянию токсических соединений, значительно ослаблена, что в целом приводит к гибели дерева (Николаевский, 1964). Анатомо-морфологические повреждения хвойных деревьев, применяемых для индикаторных исследований, сводятся к следующим проявлениям: изменение окраски хвои (хлороз, побурение или побронзовение), точечные и апикальные некрозы хвои, уменьшение продолжительности жизни хвои, увеличение числа хвоинок на побеге, изменение размеров отдельных органов, изреживание кроны, снижение линейного прироста оси ствола и ветвей, нарушение распределения фитомассы хвои по высоте кроны, изменение габитуса молодых деревьев, гибель деревьев (Биоиндикация..., 1988; Воротников, Сидоренко, Широков, 1995; Неверова, 2002; Собчак, Папина, 2006а). Анатомо-морфологические повреждения лиственных деревьев в первую очередь отражается на вегетативных органах. Так точечные и пятнистые хлорозы могут проявляться

уже на ранних этапах онтогенеза листа (Собчак, Папина, 2006а). Изменение окраски листьев – неспецифическая реакция на многие стрессоры. К примеру, повышенное содержание озона, вызывает различные типы хлороза (Manning, Godzik, Musselman, 2002; Iriti et al. 2006). Повреждения взрослых листьев более разнообразны: хлороз, феофитиновые пятна, некроз. Форма (точечные и пятнистые) и топография (верхушечные, краевые, межжилковые) этих изменений могут служить индикаторами интенсивности атмосферного загрязнения (Воротников, Сидоренко, Широков, 1995; Собчак, Папина, 2006а; Видякина, Семенова, 2012). В соответствии с бальной шкалой предложенной Р.О. Собчак (2006б) можно определить состояние древесных растений по состоянию габитуальных признаков (табл. 2).

Таблица 2

Шкала бальной оценки состояния деревьев по габитуальным признакам (Собчак, 2006б)

Балл	Характеристика состояния
1	Здоровые деревья, без внешних признаков повреждения, величина прироста соответствует норме.
2	Ослабленные деревья. Крона слабо ажурная, отдельные ветви усохли. Листья и хвоя часто с желтым оттенком. У хвойных деревьев на стволе сильное смолотечение и отмирание кроны на отдельных участках.
3	Сильно ослабленные деревья. Крона изрежена, со значительным усыханием ветвей, сухая вершина. Листья светло-зеленые, хвоя с бурым оттенком и держится 1-2 года. Листья мелкие, но бывают и увеличены. Прирост уменьшен или отсутствует. Смолотечение сильное. Значительные участки коры отмерли.
4	Усыхающие деревья. Усыхание ветвей по всей кроне. Листья мелкие, недоразвитые, бледно-зеленые с желтым оттенком, отмечается ранняя дефолиация. Хвоя повреждена на 60% от общего количества. Прирост отсутствует. На стволах признаки заселения короедами, усачами, златками и др.
5	Сухие деревья. Крона сухая. Листьев нет, хвоя желтая или бурая, осыпается или осыпалась. Кора на стволах отслаивается или полностью опала. Стволы заселены ксилофагами (потребителями древесины).

В зоне влияния крупных промышленных центров ряд авторов отмечает появление признаков ксероморфизации вегетативных органов растений: уменьшение размеров листьев, измельчание клеток, утолщение эпидермиса и

кутикулы, сужение устьиц (Собчак, Папина, 2006а; Неверова, 2009; Асадулаев, Рамазанова, 2012; Зиятдинова, Уразгильдин, Денисова, 2012). Явление ксероморфоза наряду с антропогенным прессом могут быть вызваны и другими неблагоприятными факторами среды – дефицитом воды (Иванова, Костюченко, 2011; Скобельцина, 2011) и минеральных веществ (Нестерова, 2009), интенсивным освещением, постоянное нагревание (Сафонова, Булычева, 2008).

Промышленное и транспортное загрязнение окружающей среды затрагивает и генеративные органы растений приводя к изменению размеров и числа лепестков в цветке, срастанию цветков, уменьшению их количества в соцветиях, изменению окраски околоцветника (Солнцева, Глазунова, 2010; Опекунова, 2013). В целом анатомо-морфологические изменения растений служат эффективным средством биоиндикации.

На популяционном уровне биоиндикационных исследований одной из индикаторных характеристик ценопопуляций растений может служить их демографический состав. В процессе индивидуального развития любой организм проходит ряд возрастных этапов которые характеризуются определенными анатомо-морфологическими, физиологическими и другими признаками. Процесс онтогенеза очень динамичен, но не смотря на это выделяют следующие возрастные этапы (периоды) и состояния (Уранов, 1975; Воротников, Сидоренко, Широков, 1995):

1 период – латентный.

- Покоящиеся семена (*sm*). Это наименее уязвимое для внешних факторов возрастное состояние растений. Сохраняясь в почве длительное время они образуют своеобразный «банк семян» который используется для восстановления популяций после угнетающего воздействия стрессовых факторов (Петров, 1985).

2 период – прегенеративный.

- Проросток, всход (*p*). Характеризуется морфологической связью семени с зародышевыми структурами – семядолей, зародышевым побегом и корнем.

- Ювенильное состояние (*j*). Растение характеризуется простотой строения, отличными от взрослых особей морфологическими признаками (иные листья, тип

нарастания и ветвления), сохраняются зародышевые структуры, отсутствует связь с семенем и как правило семядоли. В связи со слабым развитием анатомо-морфологических структур адаптивные возможности ювенильных и прорастающих особей ограничены и как следствие они являются наиболее уязвимой частью популяции.

- Имматурное состояние (*im*). Развиваются системы переходного к взрослым особям состояния (развитие листьев, побеговой и корневой систем переходного полувзрослого типа, смена типов нарастания и ветвления), сохраняются отдельные элементы первичных структур.

- Виргинильное состояние (*v*). Черты взросло растения преобладают в структуре особи: развитие характерных листьев, побеговой и корневой систем.

3 период — генеративный.

- Молодое генеративное состояние (*g₁*). Характеризуется появлением генеративных побегов. Процессы нарастания (появление новых побегов и корней) преобладают над процессами отмирания.

- Зрелое генеративное состояние (*g₂*). Растение достигает наибольшей семяпродуктивности и биомассы. Процессы нарастания отмирания уравниваются.

- Старое генеративное состояние (*g₃*). Количество генерирующих побегов резко сокращается, процессы отмирания преобладают над ростом.

4 период — постгенеративный.

- Субсенильное состояние (*SS*). Прекращается рост и плодоношение, строение корней и побегов резко упрощается. Преобладают процессы отмирания.

- Сенильное состояние (*S*). Продолжают отмирать старые органы, размеры особи уменьшаются (травянистые растения сенильной возрастной стадии по габитусу приближаются к ювенильным).

На основании соотношения особей различных возрастных состояний составляется возрастной спектр исследуемой ценопопуляции, исходя из которого можно сделать вывод о перспективах ее развития. Выделяют следующие типы ценопопуляций (Работнов, 1950; цит. по: Воротников, Сидоренко, Широков, 1995): инвазионный (присутствуют только особи прегенеративного состояния,

способность к самоподдержанию не выражена), нормальный (в популяции присутствуют особи всех возрастных состояний, способна к самоподдержанию), регрессивный (наиболее уязвимое состояние популяции, возрастной спектр представлен постгенеративными особями). Наиболее устойчивые ценопопуляции характеризуются нормальным типом возрастного спектра, при изменении экологических условий и возрастании антропогенной нагрузки, может происходить смещение возрастного спектра ценопопуляции в сторону инвазионного (Данилова, 2011) или регрессивного типов (Верещагина, Шибанова, Антипина, 2009; Hegazy et al., 2010).

Подход с использованием растительных ассоциаций-индикаторов (ценотический уровень биоиндикации), используемый в индикационной геоботанике для индикации почвенных условий (богатства, кислотности, увлажнения механического состава почв и др.), глубины залегания и минерализации грунтовых вод, многолетней мерзлоты, геоморфологический процессов форм рельефа и климатологических характеристик, принадлежит С.В. Викторову и его многочисленной школе. В рамках этого подхода общими методами, для выявления индикационного значения растительности, при всех видах индикации являются метод ключевых участков и экологических профилей и метод эталонов (эталонных участков).

Как указываю С.В. Викторов и Г.Л. Ремезова (1988) метод ключевых участков и экологических профилей применяется для первичного выявления индикаторов в тех случаях, когда в качестве индиката выступают природные объекты (или свойства их), имеющие сплошное повсеместное распространение, например, почвы и горные породы. Ключевой участок представляет типичное постоянно повторяющееся в данном районе сочетание нескольких растительных сообществ с типичными условиями рельефа, почв и других компонентов физико-географической среды. На ключевом участке производится детальное описание всех встреченных растительных сообществ методами, принятыми в общей геоботанике. Также в пределах ключевого участка прокладывается так называемый экологический профиль, пересекающий «вкрест» рельеф участка. Цель такого

приема состоит в отражении распределения растительных сообществ вдоль рельефа.

Метод эталонов подразумевает выбор участков с естественным растительным покровом, которые служат образцом (эталонном) определенных условий и сопряженных с этими условиями растительных сообществ. Эталонный участок выбирается на территории, где заранее известно о наличие индиката для которого следует установить фитоиндикаторы. Как отмечает С.В. Викторов и др. (1962) при использовании этого метода отдельно должны рассматриваться морфологические аномалии и характеристики фенологических явлений.

В рамках этих методов, количественными критериями оценки индикационной пригодности растений и их сообществ служат показатели достоверности и значимости, отражающие силу сопряженности индикаторов с индикатом. В простейшем случае оценка достоверности производится на основе процентного соотношения случаев, в которых исследуемый индикатор и индикат встречены совместно, и тех, когда индикатор встречен без индиката; общее число исследованных пробных площадок принимается за 100% (Викторов, Ремезова, 1988). С.В. Викторов, Е.А. Востокова, Д.Д. Вышивкин (1962) предлагают следующую ориентировочную шкалу достоверности индикатора (табл. 3).

Таблица 3

**Шкала достоверности биоиндикаторов
(Викторов, Востокова, Вышивкин, 1962)**

Общее число пробных площадок (%)		Степень достоверности
с сопряжением индикатора и индиката	без сопряжения индикатора и индиката	
100	0	наивысшая (абсолютный индикатор)
Более 90	менее 10	высокая (верный индикатор)
От 75 до 90	от 10 до 25	достаточная (удовлетворительный индикатор)
От 60 до 75	от 25 до 40	низкая (сомнительный индикатор)
Менее 60	более 40	ничтожная (индикация невозможна)

Значимость биоиндикатора отражает частоту встречаемости индикатора в пределах площади, на которой присутствует индикат. Исходя из этого

С.В. Викторов и Г.Л. Ремезова (1988) выделяют следующие уровни значимости индикатора:

- *отличная* – индикатор встречается на >90% участках объекта индикации;
- *хорошая* – индикатор встречается на 75-90% участках объекта индикации;
- *нормальная* – индикатор встречается на 50-75% участках объекта индикации;
- *низкая* – индикатор встречается на 10-50% участках объекта индикации;
- *ничтожная* – индикатор встречается на <10% участках объекта индикации;

Однако, Б.М. Миркин (1986, с. 127) отмечает, что «...даже эти меры большинству специалистов по связям растительности и среды казались излишними». Также точность методов была несколько завышена в виду отсутствия критериев статистической оценки показателей достоверности и значимости индикаторов. Рассматриваемые методы дают неплохие результаты в условиях жестких связей ландшафтов аридной полосы, но малонадежны в условиях степи и речных пойм, где связи размыты переменностью режимов (Миркин, 1985).

Использование индикаторных групп растений при оценке состояния среды по теоретическим предпосылкам, как пишет Б.М. Миркин и Г.С. Розенберг (1978) близко к подходу С.В. Викторова (1962). Однако отличается тем, что индикаторные виды выбираются из всех доступных, в дальнейшем каждое исследуемое сообщество оценивается по соотношению участия представителей разных индикаторных групп. Этот подход использовался Л.Г. Раменским и его учениками для составления экологических шкал по факторам увлажнения, богатства и засоленности почв, пастбищной дигрессии, переменности увлажнения, аллювиальности (Раменский и др., 1956). Эти шкалы составлены для европейской части бывшего СССР и содержат около 1400 видов растений. В настоящее время подобные шкалы разработаны и другими учеными: Э. Ландольтом (Landolt, 1977) для растений флоры Швейцарии (включает более 3400 видов), Д.Н. Цыгановым (1983) для Европейской части России (включает более 3000 видов), Г. Элленбергом (Ellenberg, 1974, 1991) для флоры средней части Европы (включает более 2700 видов), и используются многими исследователями для установления значений экологических режимов абиотических факторов (Зверев, Бабешина, 2009; Селедец,

2010; Ertsen, Alkemade, Wassen, 1998; Didukh, 2011). Экологические шкалы не универсальны и требуют уточнения для соответствующего региона. Региональные экологические шкалы на основе шкал Л.Г. Раменского составлены для растительности Средней Азии, Алтая и Урала (Цаценкин, 1967), Дальнего Востока (Селедец, 1976; Комарова и др., 2003) и других регионов (Цаценкин, 1970; Цаценкин, Касач, 1970).

Фитоиндикационные исследования, проводимые на ценоотическом уровне, позволяют установить степень рекреационной нагрузки на растительные сообщества. Изменения лесных фитоценозов, вызванные рекреационными нагрузками, А.К. Ибрагимов и др. (1998) разделяет на шесть стадий дигрессии:

0 стадия – ненарушенные насаждения. Сохранность всех ярусов, полная сомкнутость древесного полога, отсутствие чужеродных флористических элементов.

I стадия – слабонарушенные насаждения. Разреживание мохово-лишайникового покрова, заметное повреждение подроста ранних возрастных состояний, нелесные виды – $\leq 10\%$.

II стадия – средняя степень нарушения сообщества. Практически полное сохранение древостоя, заметные повреждения подлеска, полное исчезновение мохового покрова, собственно-лесные виды – $> 50\%$.

III стадия – значительно нарушенные насаждения. Нарушена сомкнутость древостоя, сомкнутый подрост и подлесок отсутствует, лесные виды – $10-20\%$.

IV стадия – полностью разрушенное лесное сообщество. Низкая полнота древостоя, значительная эрозия песчаных почв и переуплотнение суглинистых, лесные виды – $< 10\%$

V стадия – отсутствие сомкнутой растительности (полный кризис локальной экосистемы). Отдельные куртины древостоя или угнетенные отдельные деревья, голая переуплотненная или разбитая почва с несомкнутыми разрозненным пятнами сорно-лугового или остепненного покрова;

В.П. Воротников и др. (1995) отмечают, что такая классификация не универсальна, но отражает основные структурные изменения лесных фитоценозов под влиянием рекреационных нагрузок.

В целом фитоиндикационные методы и подходы довольно разнообразны и упомянутыми ранее не ограничиваются. На их фоне весьма интересной представляется группа методов, связанная с таким фундаментальным понятием как симметрия.

1.2. Современные аспекты биосимметрии

Проблема симметрии стоит в ряду наиболее фундаментальных в современной биологии (Беклемишев, 1964; Вейль, 1968; Урманцев, 1974; Захаров, 1987; Заренков, 2009; Гелашвили и др., 2010, Van Valen, 1962). Ее (симметрию) можно определить, как имманентную характеристику тел материального мира, заключающаяся в инвариантности физической или геометрической системы по отношению к различного рода преобразованиям (Вейль, 1968; Чупрунов и др., 2004). Исходя из этого, симметричным можно назвать такой объект, который состоит из частей, равных относительно какого-либо признака. Преобразования пространства относительно которых инвариантны биологические объекты – изометрические, то есть не приводят к изменению расстояния между точками пространства. Для трехмерного пространства Е.В. Чупрунов и др. (2004) выделяют четыре типа изометрических преобразований: поворот вокруг прямой линии, отражение относительно плоскости (зеркальные отражения), отражение относительно точки (инверсия), параллельные переносы пространства как целого (трансляция). При этом каждый тип преобразований характеризуется своим движением (операцией симметрии) относительно которого инвариантен объект. А операция симметрии в свою очередь, связана с определенным геометрическим образом, так называемым элементом симметрии. Для операции поворота, элементом симметрии является прямая (поворотная ось симметрии); для операции отражения – плоскость (зеркальная плоскость симметрии); для операции инверсии

– точка (центр инверсии); для операции трансляции элемент симметрии отсутствует (Чупрунов и др., 2004).

Биологические объекты характеризуется типами симметрии, которые существовали в мире молекул и минералов еще до появления генов (Лима-де-Фариа, 1991). Так наблюдаемые у минералов оси поворотной симметрии 1 – 6 порядков находят свои аналоги у живых организмов. Ось симметрии 5 порядка, не свойственная минералам, но встречающаяся у квазикристаллов, довольно распространена у многих семейств растений (например, Rosaceae) и иглокожих (морских звезд и морских ежей). Также встречаются организмы и с более высоким порядком оси поворотной симметрии – 7-13 порядка, чье появление объясняется удвоением исходного числа составляющих частей и/или однократным повторением компонента. Таким образом живые организмы унаследовали типы симметрии, существовавшие у минералов и квазикристаллов скомбинировав их и повысив порядок (Чупрунов и др., 2004; Lima-de-Faria, 1997).

Согласно определению биосимметрии данного Ю. А. Урманцевым (1971, с. 361; цит по: Заренков, 2009) это «...наука о симметризации и дисимметризации в живой природе; иначе – это наука о биологических инвариантах, в том числе законах сохранения и соответствующих группах преобразований, а также случаях нарушения их в живой природе». Наряду с симметриями биоморф (общее название организмов и их частей – биомеров) объектами биосимметрии могут выступать постройки животных (конусовидные логовища-колпачки тенетных пауков, пчелиные соты и др.), как воплощение строения организма и его симметрий через строительные пространственные инстинкты, траектории движения организмов и создаваемые ими токи воды (например, губками и простейшими), как объекты симметризации среды организмами и в целом Геомерида – совокупность всех живых организмов, населяющих Землю (Петухов, 1988; Заренков, 2009).

Формирующее влияние среды на организмы, нашло свое отражение в общесистемном принципе носящее имя французского физика Пьера Кюри. Так симметрия внешней среды в виде физических полей, одностороннего освещения нагревания и пр., накладывается, на физические тела (в том числе и организмы)

образующиеся в этой среде, в результате чего они сохраняют только те элементы симметрии, которые совпадают с элементами симметрии среды (Кюри, 1966; Шафрановский, 1985). Действие принципа Кюри можно продемонстрировать на примере геотропизма (положительный, отрицательный и поперечный) побегов растений, который выражается в характере их ориентирования в пространстве относительно действия силы тяжести. Вертикальные (ортотропные) побеги, преимущественно отрицательно геотропичны и обладают поворотной (радиальной) симметрией, а горизонтальные (плагиотропные) побеги характеризующиеся поперечным геотропизмом – зеркально симметричны (дорзовентральны). Таким образом сохраняются лишь те операции симметрии побега, которые совпадают с операциями симметрии воздействия. Д.Б. Гелашвили и др. (2010) были продемонстрированы возможные пути диссимметризации пятичленного актиноморфного цветка, симметрия которого описывается группой $C_{5v} = \{e, 5^1, 5^2, 5^3, 5^4, m_1, m_2, m_3, m_4, m_5\}$ (точечной группой с поворотной осью пятого порядка и параллельными ей плоскостями симметрии (m_n)), под влиянием внешнего воздействия. Так, при одновременном изменении формы лепестков венчика и потере их инвариантности относительно операции отражения в зеркальной плоскости симметрии, система (цветок в целом) остается симметрична относительно оси пятого порядка (C_5), в связи с тем, что все лепестки одинаковы, но билатерально несимметричны. При диссимметризации нескольких лепестков (но не всех) относительно зеркальных преобразований, инвариантность цветка сохраняется только относительно группы симметрии C_s (зеркального отражения). При отсутствии как билатеральной симметрии одного или нескольких лепестков, так и симметрии относительно оси пятого порядка, симметрия цветка понижается до тривиальной подгруппы $C_1 = \{e\}$. Таким образом, возможная диссимметризация пятичленного актиноморфного цветка описывается переходом одну из подгрупп группы симметрии системы (рис. 2).

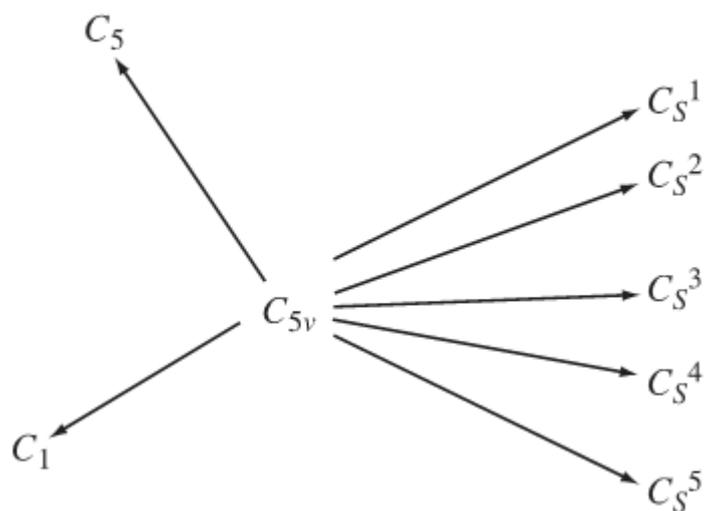


Рис. 2. Возможные варианты диссимметризации точечной группы симметрии C_{5v} пятичленного актиноморфного цветка (Гелашвили и др., 2010)

Подробный феноменологический анализ применимости принципа Кюри к биообъектам проводит Н.А. Заренков (2005), опирающийся в своих построениях на основополагающие идеи Л.А. Зенкевича (1948) и В.Н. Беклемишева (1964). Формообразующее влияние окружающей среды на живые организмы, находящее свое отражение в их симметриях, требует корректного математического анализа степени симметрии-асимметрии биообъектов.

1.3. Псевдосимметрия и методы ее оценки

В настоящее время существуют различные подходы в количественной оценке степени симметрии-асимметрии биологических объектов (Захаров, 1987; Гелашвили и др., 2004, 2007, 2010; Palmer, Strobeck, 1986; Leung, Forbes, 1997; Klingenberg, Nijhout, 1999). В этом направлении наиболее распространенным методом является оценка флуктуирующей асимметрии организма (ФА) – незначительных ненаправленных отклонений от симметрии билатерально-симметричных признаков (Ludwig, 1932). Некоторые ученые рассматривают ФА как неспособность систем организма точно следовать процессам онтогенеза и выражается в остаточной изменчивости признака после того, как не прямые

воздействия генотипа и среды были удалены (Mather, 1953; Palmer, 1996; Leung, Forbes, 1997). Считается, что при увеличении негативного (стрессового) воздействия возрастает величина флуктуирующей асимметрии как в природных популяциях, так и в контролируемых лабораторных группах особей (Захаров, 1987, 2001; Parsons, 1992; Clarke, 1993; Kozlov et al., 1996). По этой причине ФА широко изучается во многих экологических и эволюционных контекстах.

В настоящее время известно большое число интегральных индексов ФА (Зорина, 2012), основным различием между ними служит способ объединения (принцип нормировки) показателей асимметрии отдельных признаков в новый (сложный) признак. Некоторые из них приведены ниже:

1. Данный алгоритм был предложен В. Leung, M.R. Forbes и D. Houle (2000):

$$FA = \frac{1}{n \cdot m} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{\text{avg}|L_{ij} - R_{ij}|},$$

где n – число признаков, m – число особей, L_{ij} , R_{ij} – значения j -го признака ($j = 1, \dots, n$) соответственно, слева и справа у i -й особи ($i = 1, \dots, m$), $\text{avg}|L_{ij} - R_{ij}|$ – усреднение по всем выборкам, рассматриваемым в исследовании.

2. Алгоритмов расчёта ФА, предложенный В.М. Захаровым и др. (2000):

$$FA = \frac{1}{n \cdot m} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{(L_{ij} + R_{ij})},$$

где n – число признаков, m – число особей, L_{ij} , R_{ij} – значения j -го признака ($j = 1, \dots, n$) соответственно, слева и справа у i -й особи ($i = 1, \dots, m$).

3. А.В. Коросовым и А.А. Зориной (2007) предложено в качестве показателя флуктуирующей асимметрии использовать дисперсию разности нормированных отклонений билатеральных промеров:

$$FA = S_{fa_i}^2 \cdot 100\%$$

где $fa_i = S_{(t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})}$ – дисперсия разности нормированных отклонений, а $t_{R_{ij}} = (R_{ij} - M)/S$ и $t_{L_{ij}} = (L_{ij} - M)/S$ – соответствующие нормировки признака слева

и справа, j -го у i -й особи признака на стандартное отклонение (S), M – среднее арифметическое.

4. Кроме приведенных выше алгоритмов, Д.Б. Гелашвили и др. (2004; 2007) была предложена свертка функций, которая позволяет количественно оценить степень симметричности (инвариантности) биообъектов. Под степенью инвариантности действительной функции $f(x_1, x_2, x_3)$ относительно некоторого преобразования \hat{g} понимают функционал $\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)]$, представляющий собой свертку. В общем виде она выглядит следующим образом:

$$\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)] = \frac{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3) f(\hat{g}(x_1, x_2, x_3)) dx_1 dx_2 dx_3}{\int_{\Omega} (f(x_1, x_2, x_3))^2 dx_1 dx_2 dx_3},$$

где интегрирование ведется по всей области Ω определения функции $f(x_1, x_2, x_3)$.

В случае флуктуирующей асимметрии, где для исследований необходима функция двух переменных ($f(x, y)$), рассматриваемый функционал принимает вид:

$$\bar{A} = 1 - \eta_g = 1 - \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{2 \sum_{i=1}^n L_{ji} R_{ji}}{\sum_{i=1}^n (L_{ji}^2 + R_{ji}^2)}.$$

Этот подход оказался эффективным при анализе краниометрических признаков млекопитающих, признаков окраски и остеологии у амфибий, фолидоза у рептилий, линейных размеров листовой пластинки растений и жилкования крыльев у насекомых (Радаев, 2001; Логинов, 2004; Мокров, 2005).

Выражение интегральной свертки является достаточно универсальным и дает возможность оценивать степень симметричности биообъектов практически по любой комбинации признаков по единому алгоритму, величина $\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)]$ находящаяся в интервале $[-1; 1]$ позволяет использовать его для оценки симметрии, асимметрии и антисимметрии не только относительно билатеральных признаков, но и других возможных типов изометрических преобразований.

На основе этого алгоритма был разработан пакет прикладных программ BioPs (Гелашвили и др., 2010) который позволяет рассчитывать зеркальную и

поворотную псевдосимметрию как для однородно закрашенного 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 или поворота матрицы A относительно выбранной плоскости или оси симметрии. 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).

Обобщая вышесказанное можно заключить, что подход, предложенный Д.Б. Гелашвили и др. (2010), дающий возможность количественной оценки псевдосимметрии биообъектов относительно преобразований любого типа, обладает высоким потенциалом и является необходимой предпосылкой возможности применения теории групп для описания псевдосимметрии биообъектов. Поэтому практически необходимым является апробирование и верификация этого подхода на большом числе модельных объектов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объекты и районы исследований

Материалом для настоящей работы послужили сборы цветков гвоздики Фишера (*Dianthus fischeri* Spreng.) и примулы многоцветковой (*Primula × polyantha* Miller.) различных культурных форм. Сбор цветков производился в полевые сезоны 2011-2012 гг.

2.1.1. Примула многоцветковая (*Primula × polyantha*)

Цветки примулы многоцветковой были собраны в 2011 году в НИИ Ботанический сад ННГУ им. Н.И. Лобачевского (НИИ БС ННГУ), где растения произрастали на опытном участке в однотипных условиях. *P. × polyantha* в работе представлена шестью культурными формами: Alba, Atropurpurea, Lutea, Flava, Rubra и Sanguinea (табл. 4). Общий объем отобранного материала составил 483 цветка.

Таблица 4

Количество цветков культурных форм *Primula × polyantha*

Культурная форма	Количество цветков в выборке, шт.
Alba	107
Atropurpurea	84
Flava	50
Lutea	81
Rubra	93
Sanguinea	68
Всего	483

2.1.2. Гвоздика Фишера (*Dianthus fischeri*)

Сбор цветков гвоздики Фишера осуществлялся в 2011-2012 году на 16 пробных площадях (ПП), расположенных в различных районах Нижегородской области (рис. 3). Общее число цветков гвоздики Фишера составило 1362 шт. (табл. 5).

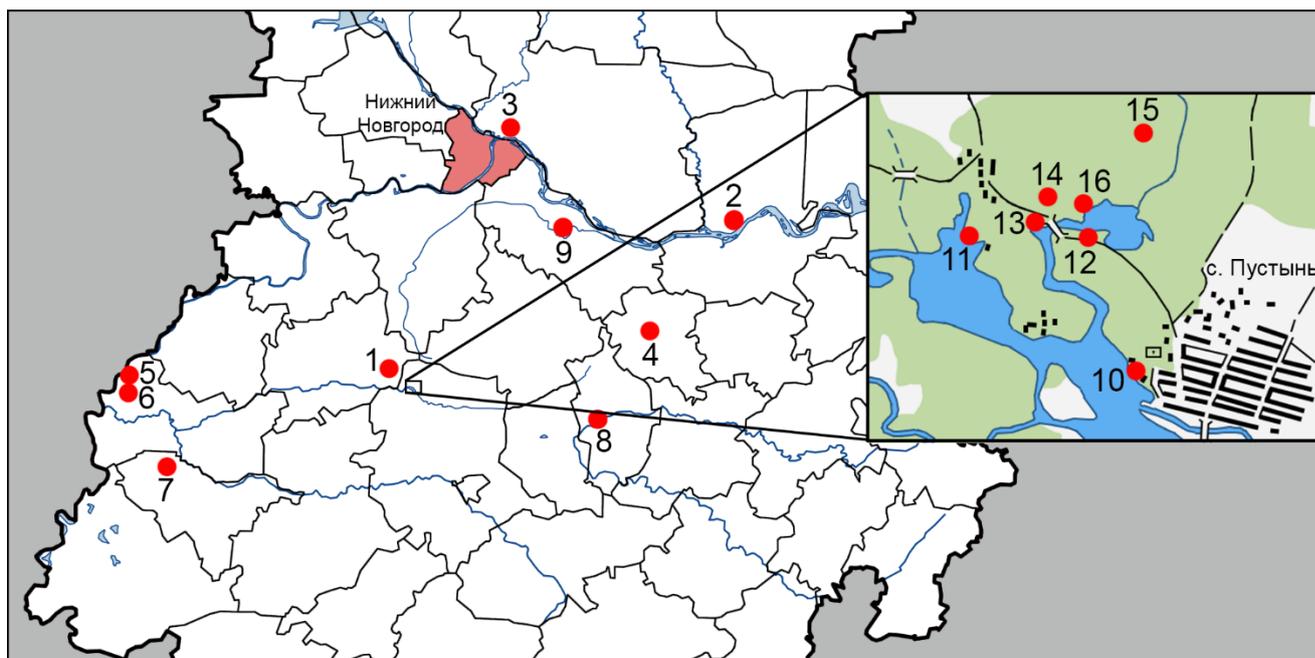


Рис. 3. Карта-схема Нижегородской области с указанием точек сбора материала (2011 – 2012 гг.)

Таблица 5

Количество цветков *Dianthus fischeri* собранных в Нижегородской области в 2011 – 2012 гг.

№ ПП	Район исследования	Ближайший географический пункт	GPS-координаты пробной площади		Объем выборки, экз.	Год отбора
			с.ш.	в.д.		
1	Сосновский	д. Бочиха	55.716567	43.424867	117	2011
2	Лысковский	п. Макарьево	56.094167	45.027667	64	2012
3	Борский	г. Бор	56.344533	44.046617	106	2012
4	Большемурашкинский	с. Григорово	55.774517	44.602200	100	2012
5	Навашенский	с. Монаково	55.760800	42.342350	39	2012
6	Навашенский	с. Дедово	55.649467	42.289250	84	2011
					33	2012
7	Кулебакский	с. Саваслейка	55.467967	42.328417	44	2012
8	Перевозский	с. Ичалки	55.441983	44.459817	97	2012
9	Кстовский	д. Ветчак	56.073850	44.293517	48	2012
10	Арзамасский	с. Пустынь	55.662917	43.590667	107	2012
11	Арзамасский	с. Пустынь	55.672850	43.566817	77	2012
12	Арзамасский	с. Пустынь	55.672800	43.583083	76	2012
13	Арзамасский	с. Пустынь	55.673900	43.577167	109	2012
14	Арзамасский	с. Пустынь	55.676733	43.577650	100	2012
15	Арзамасский	с. Пустынь	55.685033	43.595150	74	2012
16	Арзамасский	с. Пустынь	55.675400	43.584117	87	2012
Всего	-	-	-	-	1362	-

Геоботанические описания растительных сообществ исследуемых пробных площадей (10×10 м), проводились с использованием общепринятых методов (Полевая геоботаника, 1964). Для оценки обилия видов использовалась шкала Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Характеристика абиотических условий местообитаний *D. fischeri* проведена с помощью диапазонных шкал Д.Н. Цыганова (1983).

2.2. Получение, обработка оцифрованных изображений венчика цветка и порядок оценки его геометрических характеристик

Оцифрованные изображения цветков получали непосредственно после их сбора, чтобы исключить деформацию венчика цветка связанную с транспортировкой и увяданием. Также исключались цветки имеющие механические повреждения венчика.

В условиях стационара НИИ БС ННГУ использовался цифровой сканер. Для оцифровки, цветки располагались группами на плоскости сканера, таким образом, чтобы не нарушалась естественное взаиморасположение лепестков венчика.

В полевых условиях изображения венчика цветка получали при помощи цифрового фотоаппарата. При этом были соблюдены следующие условия: расстояние между матрицей фотоаппарата и объектом (цветком) было постоянным; плоскость венчика цветка располагалась «параллельно» плоскости матрицы фотоаппарата.

Подготовка изображений, для работы в пакете прикладных программ (ППП) BioPS (Гелашвили и др., 2010), проводилась в графическом редакторе «Adobe Photoshop CS6» и заключалась в приведении фона, на котором расположен цветок, к черному цвету (рис. 4).

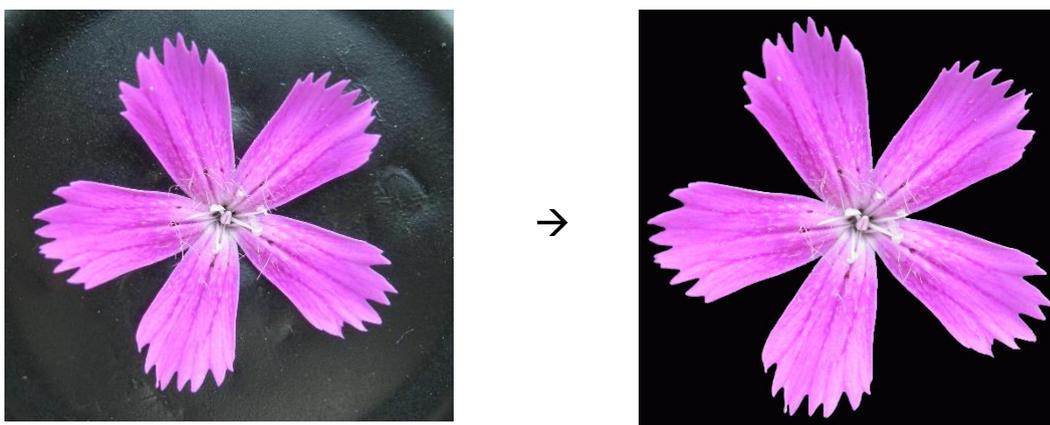


Рис. 4. Пример графической обработки изображения цветка

В качестве геометрических характеристик венчика цветка использовали показатели поворотной (η_r) и билатеральной (η_b) псевдосимметрии которые измеряли с помощью ППП BioPS, разработанного на основе интегрального алгоритма свертки (Гелашвили и др., 2010). Также использовался индекс изрезанности (I_r) венчика цветка, автоматически рассчитываемый в ППП BioPS по формуле:

$$I_r = \frac{P_{fl}}{L},$$

где P_{fl} – периметр листа, L – длина окружности, ограничивающая круг по площади равной площади листа.

Кроме того, был применен предложенный нами индекс «проективного покрытия» (I_{pc}) (Маркелов и др., 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 изображения которая не занята изображением цветка, величина которой зависит от ширины лепестков (лопастей отгиба) и от степени их взаимного перекрывания.

2.3. Оценка состояния среды

Зонирование Нижегородской области. В настоящей работе для экологического зонирования использовался индекс антропогенной нагрузки (Гелашвили и др., 2003), который рассчитывается по формуле:

$$J_{ан} = (\alpha^{-1} - \beta) \frac{\sum_{i=1}^n b_i I_i}{\sum_{i=1}^n b_i}, \quad (1)$$

где α^{-1} – коэффициент нарушенности территории; β – доля ООПТ в площади района; b_i – весовые коэффициенты, равные величине обратной дисперсии данного признака; I_i – базовые и производные эколого-экономические показатели.

Предварительно был рассчитан эмпирический коэффициент ненарушенности территории для каждого административного района, который отражает соотношение ненарушенных и нарушенных хозяйственной деятельностью территорий с учетом почвенно-климатического зонирования:

$$\alpha = L_{факт} / L_{опт},$$

где $L_{факт}$ – фактическая лесистость, %; $L_{опт}$ – оптимальная лесистость, %. Фактическая лесистость оценивалась как отношение лесопокрытых площадей к площади района, а значения оптимальной лесистости были ранее рассчитаны В.В. Сидоренко (1992). Величина обратная эмпирическому коэффициенту ненарушенности (α) является коэффициентом нарушенности (α^{-1}), который наряду с показателем доли особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в площади района (β) использовался в составе выражения $(\alpha^{-1} - \beta)$, выступавшего в качестве самостоятельного показателя.

Оценка степени антропогенной трансформации фитоценозов производилась путем оценки доли участия синантропных видов растений в % от всего флористического состава (Горчаковский, Шиятов, 1985; Горчаковский, 1999).

2.4. Статистические методы обработки экспериментальных данных

Соответствие распределения экспериментальных данных закону нормального распределения анализировалось при помощи критериев Колмогорова–Смирнова (с поправкой Лиллиефорса) и Шапиро–Уилка. В соответствии с распределением были применены параметрические (t-критерий Стьюдента, дисперсионный анализ, коэффициент корреляции Пирсона, парный и множественный регрессионный анализ) и непараметрические (критерии Крускала–Уоллиса, Манна–Уитни, Данна, непараметрический дискриминантный анализ, метод главных компонент, кластерный анализ) методы анализа данных.

Статистические расчеты проводились в пакетах Statistica 10, SPSS Statistics 20 в соответствии с рекомендациями, изложенными в работах Клекки (1989), Гланца (1999), Ребровой (2003), Дрейпера, Смита (2007), Халафяна (2007), Ивантера, Коросова (2010), Унгурияну, Гржибовского (2011).

ГЛАВА 3. ОЦЕНКА КЛАССИФИКАЦИОННЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ВЕНЧИКА ЦВЕТКА НА ПРИМЕРЕ РАЗЛИЧНЫХ КУЛЬТУРНЫХ ФОРМ *Primula × polyantha*

В настоящее время известно большое количество культурных форм примулы многоцветковой (*Primula × polyantha*). Цветовая характеристика культурных форм примулы позволяет без труда их идентифицировать (рис. 5, а), однако абстрагируясь от неё, и оперируя только формой венчика (рис. 5, б), это сделать гораздо сложнее, в следствии чего примула явилась удобным модельным объектом для оценки классификационных возможностей геометрических характеристик венчика цветка.

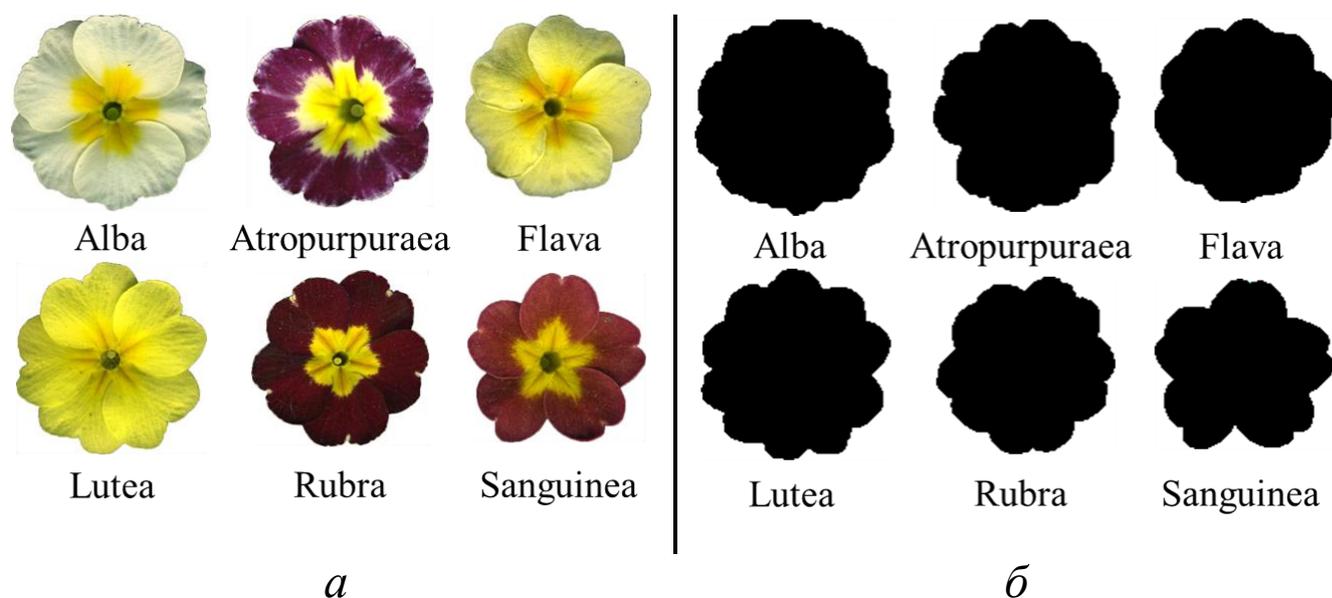


Рис. 5. Цветовая (а) и контурная (б) характеристика венчика цветка рассматриваемых культурных форм *Primula × polyantha*

3.1. Сравнительная оценка цветков культурных форм *Primula* × *polyantha* с различным количеством лопастей отгиба венчика по геометрическим характеристикам

Большинство рассматриваемых культурных форм *P.* × *polyantha* характеризуется вариабельность в количестве лопастей отгиба венчика цветка (табл. 6).

Таблица 6

Распределение цветков культурных форм *Primula* × *polyantha* по количеству лопастей отгиба венчика

Культурная форма	Объем выборки, экз.	Количество лопастей отгиба		
		5	6	7
Alba	107	24	78	5
Atropurpurea	84	61	23	-
Flava	50	42	8	-
Lutea	81	81	-	-
Rubra	93	70	21	2
Sanguinea	68	46	17	5
Всего	483	324	147	12

Поэтому целью первого этапа анализа геометрических характеристик венчика цветка культурных форм *P.* × *polyantha*, было получение ответа на вопрос: различаются ли цветки с разным количеством лопастей отгиба венчика, но принадлежащие одной культурной форме, по геометрическим характеристикам? Для этого при помощи рангового критерия Манна-Уитни сравнивали две группы: пяти- и шестилопастные вариации (как наиболее представленные) форм Alba и Atropurpurea по каждому из четырех показателей (табл. 7).

Результаты анализа свидетельствуют, что вариации культурной формы Alba с пятью и шестью лопастями отгиба венчика статистически значимо различаются по трем из четырех геометрических характеристик, а именно: η_r , η_b , I_{pc} . Напротив, у культурной формы Atropurpurea для этих же вариаций цветков статистически значимых различий не выявлено ни по одной из четырех геометрических характеристик. Это свидетельствует, что анализируемые культурные формы могут характеризоваться, как наличием, так и отсутствием геометрической

изменчивости. Поскольку пять лепестков отгиба для рода *Primula* является номинативным признаком (Шмальгаузен, 1897; Гаммерман, Гром, 1976) то другие вариации *P. × polyantha* на данном этапе исследования из дальнейшего рассмотрения были исключены.

Таблица 7

Сравнение венчиков цветков с пятью и шестью лепестками отгиба различных культурных форм *Primula × polyantha* по геометрическим показателям при помощи критерия Манна-Уитни

Геометрические характеристики	Культурная форма			
	Alba		Atropurpurea	
	Статистические показатели		Статистические показатели	
	Z	p	Z	p
Показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)	-3.195	0.001	1.083	0.279
Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	-2.556	0.011	0.727	0.467
Индекс изрезанности (I_r)	1.270	0.204	-1.595	0.111
Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	2.627	0.009	1.861	0.063

Различия цветков пятилопастной вариации пяти культурных форм *P. × polyantha* по каждому геометрическому показателю оценивали с помощью критерия Крускала-Уоллиса, являющегося непараметрическим аналогом дисперсионного анализа (табл. 8).

Таблица 8

Статистический анализ различий культурных форм *Primula × polyantha* по геометрическим показателям венчика цветка при помощи критерия Крускала–Уоллиса

Геометрические характеристики	Статистические показатели	
	H	p
Показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)	184.76	<0.001
Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	171.35	<0.001
Индекс изрезанности (I_r)	169.38	<0.001
Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	90.40	<0.001

Исходя из полученных результатов (табл. 8), пятилопастные вариации культурных форм примул многоцветковой статистически значимо различаются между собой по всем геометрическим характеристикам. Однако критерий Крускала–Уоллиса указывая на межгрупповые различия между культурными формами, 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 пятилопастной вариации культурных форм с помощью критерия Данна, т.к. выборки (формы) различались по численности (табл. 9).

Таблица 9

Сравнение культурных форм *Primula* × *polyantha* по геометрическим показателям венчика цветка при помощи критерия Данна

Сравниваемые пары культурных форм		Q			
		η_r	η_b	I_r	I_{pc}
Alba	Atropurpurea	7.763*	7.141	0.241	1.426
	Flava	1.560	2.423	0.522	3.108
	Lutea	1.032	0.491	5.934	0.540
	Rubra	4.696	3.444	2.388	2.004
	Sanguinea	4.749	3.156	3.674	4.150
Atropurpurea	Flava	11.320	11.674	0.376	5.680
	Lutea	9.619	9.476	7.793	2.767
	Rubra	4.338	5.172	3.557	0.745
	Sanguinea	3.455	4.742	4.441	3.592
Flava	Lutea	3.361	3.861	6.551	3.522
	Rubra	7.736	7.351	3.578	6.504
	Sanguinea	7.474	6.629	3.710	8.623
Lutea	Rubra	5.336	4.293	11.913	3.675
	Sanguinea	5.178	3.686	2.458	6.340
Rubra	Sanguinea	0.449	0.106	7.851	3.008

* – значения, выделенные жирным шрифтом, статистически значимы ($p < 0.05$)

Полученные результаты позволяют заключить, что формы Alba и Flava являются наиболее близкими, поскольку статистически значимо не различаются по 3 из 4 геометрических характеристик (η_r , η_b , I_r). Далее по уменьшению количества характеристик, не имеющих статистически значимых различий, идут следующие пары форм: по 2 показателям – Alba / Atropurpurea (I_r , I_{pc}), Alba / Lutea (η_r , η_b), Rubra / Sanguinea (η_r , η_b); по 1-му показателю – Atropurpurea / Flava (I_r), Atropurpurea / Lutea (I_{pc}), Atropurpurea / Rubra (I_{pc}), Lutea / Sanguinea (I_r). Остальные сравниваемые пары различаются по всем показателям (табл. 9). На этом доказательные возможности примененных ранговых непараметрических методов исчерпываются.

Для оценки успешности классификации цветков *P. × polyantha* различных культурных форм, а также величины вклада дискриминацию каждого из четырех геометрических характеристик венчика, был использован метод непараметрического дискриминантного анализа.

3.2. Дискриминация культурных форм *Primula × polyantha* по геометрическим показателям венчика цветка

По итогам дискриминантного анализа была построена математическая модель, представляющая комбинацию линейных дискриминантных функций. Лямбда-статистика Уилкса, используемая для оценки мощности дискриминации, составила 0.11 ($\chi^2 = 692.9$, $p < 0.001$), что говорит о хорошей разделяющей способности модели.

Полученные значения частной лямбды (табл. 10), статистически значимы и, следовательно, не одна из используемых геометрических характеристик венчика цветка не может быть исключен из модели.

Значения частной лямбды Уилкса для геометрических характеристик венчика цветка *Primula* × *polyantha* различных культурных форм

Геометрические характеристики	Статистические показатели		
	Частная лямбда	F	p
Показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)	0.702	26.74	<0.001
Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	0.792	16.50	<0.001
Индекс изрезанности (I_r)	0.391	97.93	<0.001
Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	0.766	19.28	<0.001

Величину вклада каждого из показателей в дискриминацию анализируемых совокупностей (культурных форм), можно оценить исходя из значений частной лямбды (табл. 10). Так индекс изрезанности (I_r) характеризуется наименьшим значением и вносит наибольший вклад в дискриминацию культурных форм примул. Вторым по значимости вклада является показатель поворотной псевдосимметрии (η_r). Третьим – индекс «проективного покрытия» (I_{pc}). Наименьший вклад в разделение культурных форм примул вносит показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b).

Поскольку для анализируемого материала число дискриминантных переменных (геометрических характеристик) равно четырем и, соответственно, меньше числа классов (культурных форм – их шесть), то максимальное число дискриминантных функций равно числу переменных (Клекка, 1989).

В табл. 11 приведены величины структурных коэффициентов дискриминантных функций с помощью которых можно интерпретировать значение этих функций.

Таблица 11

Структурные коэффициенты дискриминантных функций для различных культурных форм *Primula × polyantha* Mill.

Переменная	Структурные коэффициенты			
	Функция 1	Функция 2	Функция 3	Функция 4
Показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)	0.571	0.608	0.547	-0.064
Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	0.508	0.691	0.291	-0.425
Индекс изрезанности (I_r)	0.476	-0.644	-0.583	-0.140
Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	-0.193	0.055	-0.721	0.663
Собственное значение	2.83	0.64	0.36	0.03
Относительное процентное содержание	0.73	0.17	0.09	0.01

Структурные коэффициенты, являющиеся корреляциями между переменными и соответствующей дискриминантной функцией, 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 (табл. 11). Для функции 1 структурные коэффициенты переменной η_r и η_b являются положительными и имеют наибольшие абсолютные значение. Следовательно, функции 1 можно дать следующее название - «увеличение поворотной псевдосимметрии венчика цветка». Аналогичным образом были интерпретировали и остальные функции: функция 2 – «увеличение поворотной и билатеральной псевдосимметрии, уменьшение изрезанности венчика цветка», функция 3 – «уменьшение «проективного покрытия» и изрезанности венчика цветка», функция 4 – «увеличение «покрытия проективного» венчика цветка».

Относительное процентное содержание собственных значений дискриминантных функций и канонические корреляции показывают, какими дискриминантными возможностями обладают функции, а также реальную полезность этих функций. Обращаясь к данным, приведенным в таблице 12, можно

заклучить, что функции 1 и 2 имеют наибольшие величины, как относительного процентного содержания дискриминантных функций, так и канонических корреляций. Это говорит о сильной связи геометрических характеристик венчика цветка культурных форм с этими дискриминантными функциями. Напротив, функции 3 и 4 имеют меньшие собственные значения дискриминантных функций и меры значимости. Также исходя из значений хи-квадрат, можно заключить, что все дискриминантные функции являются статистически значимыми.

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 (рис. 6).

Таблица 12

Собственные значения и меры значимости дискриминантных функций для различных культурных форм *Primula × polyantha*

Функция	Собственное значение	Относительное процентное содержание	Каноническая корреляция	χ^2	p
1	2.83	0.73	0.86	692.91	<0.001
2	0.64	0.17	0.63	265.76	<0.001
3	0.36	0.09	0.51	108.36	<0.001
4	0.03	0.01	0.18	10.60	0.005

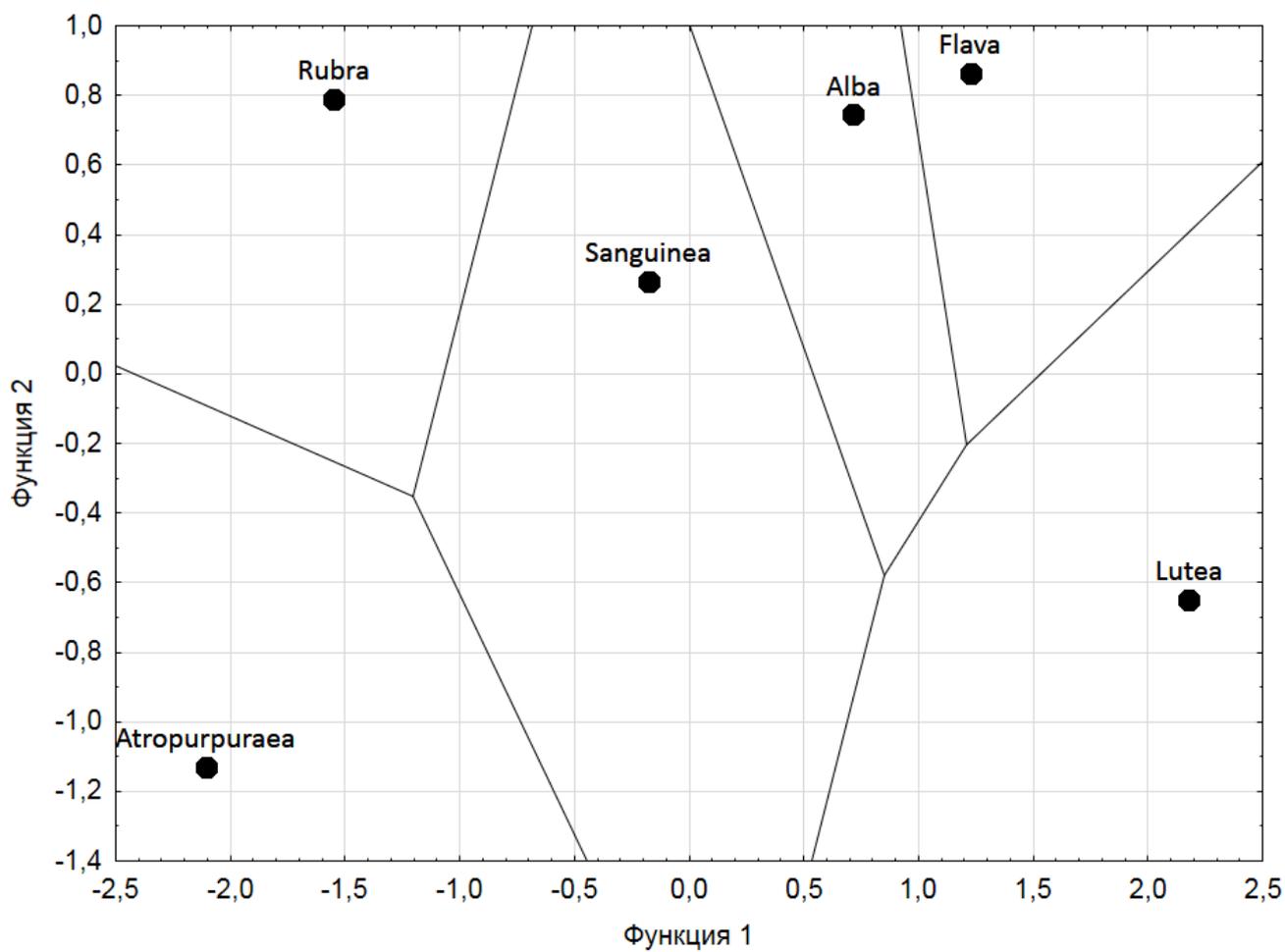


Рис. 6. Диаграмма рассеяния Вороного для средних значений дискриминантных функций различных культурных форм *Primula × polyantha*

Эта диаграмма позволяет определить те культурные формы, которые наилучшим образом разделяются дискриминантными функциями. Соотнося значения квадратов расстояний Махаланобиса между центроидами форм (табл. 13) и диаграмму рассеяния (рис. 6) можно заключить, что пары форм *Atropurpureaea* / *Lutea*, *Atropurpureaea* / *Flava* и *Lutea* / *Rubra* классифицируются наиболее удачно, так как квадраты расстояний Махаланобиса между центроидами этих групп принимают наибольшие значения и в пространстве дискриминантных функций они наиболее удалены друг от друга. Напротив, квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами форм *Alba* и *Flava* принимает наименьшее значение, что говорит о самой слабой дискриминации среди представленных форм.

Таблица 13

Квадраты расстояний Махаланобиса (P_0) между средними значениями дискриминантных функций различных культурных форм *Primula × polyantha* и их критерий значимости (F^*)

Культурная форма	Культурная форма				
	Atropurpurea	Flava	Lutea	Rubra	Sanguinea
Alba	$\frac{11.84}{50.50}$	$\frac{1.07}{4.05}$	$\frac{4.86}{22.29}$	$\frac{5.91}{26.16}$	$\frac{4.36}{17.03}$
Atropurpurea	-	$\frac{15.36}{94.60}$	$\frac{18.89}{162.75}$	$\frac{4.27}{34.43}$	$\frac{8.15}{52.93}$
Flava	-	-	$\frac{4.28}{29.32}$	$\frac{8.74}{56.84}$	$\frac{6.54}{35.58}$
Lutea	-	-	-	$\frac{15.98}{148.63}$	$\frac{7.47}{54.25}$
Rubra	-	-	-	-	$\frac{3.28}{22.57}$

* в числителе P_0 , в знаменателе F-критерий, все значения F-критерия, приведенные в таблице, статистически значимы ($p < 0.01$)

На примере наиболее удаленных, в пространстве дискриминантных функций, культурных форм (Atropurpurea и Lutea (рис. 6)), можно продемонстрировать интерпретацию основных геометрических характеристик венчиков, по которым была произведена дискриминация. Так, исходя из значений структурных коэффициентов функций 1 и 2 (табл. 11) и их вербальных характеристик можно заключить, что для венчиков цветков формы Atropurpurea характерны более низкие значения средней поворотной и билатеральной псевдосимметрии и высокие значения индекса изрезанности по сравнению с этими же характеристиками венчиков цветков формы Lutea.

Ошибочно классифицированные наблюдения (цветки) в разной степени представлены во всех культурных формах, но в наименьшей степени затрагивают форму Atropurpurea. Это говорит о том, что цветки этой культурной формы обладают наиболее отличными геометрическими характеристиками от других форм (табл. 14).

**Матрица классификации цветков
различных культурных форм *Primula × polyantha***

Культурная форма	Alba	Atropurpurea	Flava	Lutea	Rubra	Sanguinea	Априорные вероятности	Процент правильно классифицированных цветков
Alba	3*	0	12	1	7	1	0.074	12.50
Atropurpurea	0	49	0	0	11	1	0.188	80.33
Flava	1	0	31	7	2	1	0.130	73.81
Lutea	0	0	18	59	0	4	0.250	72.84
Rubra	1	10	1	0	50	8	0.216	71.43
Sanguinea	1	1	0	2	9	33	0.142	71.74

*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 (225 наблюдений); n_{\bullet} – общее число наблюдений по всем классам (324 наблюдения); g – число классов; p_i – априорная вероятность принадлежности

к классу; n_i – число объектов в классе. Сумма $\sum_{i=1}^g p_i n_i = 60.606$ 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. Используя данные классификационной матрицы (табл. 14) было рассчитано значение τ -статистики, составившее 0.624. Это означает, что классификация, произведенная с помощью дискриминантных функций, делает на 62.4% меньше ошибок, чем ожидалось при случайной классификации. Действительно, при случайной классификации общее число совершаемых ошибок составит 263.4 (значение знаменателя в выражении для τ -статистики), тогда как число действительных ошибок составляет разность $n_{\bullet} - n_c = 99$. Следовательно, на 263.4 ожидаемых ошибок приходится 99 действительных ошибок.

Используемый набор параметров венчика цветка (η_r , η_b , I_r , I_{pc}) позволяет статистически значимо дискриминировать культурные формы примулы многоцветковой (лямбда Уилкса составляет 0.11). При этом наибольший вклад в дискриминацию, исходя из значений частной лямбды, вносит индекс изрезанности (I_r). Следует также отметить, что близость расположения культурных форм Alba и Flava в пространстве дискриминантных функций (рис. 5) позволяет сделать предположение, что они являются не отдельными культурными формами, а относятся к разным цветовым вариациям одной культурной формы.

Таким образом, можно заключить, что геометрические характеристики по вкладу в дискриминацию различных культурных форм примулы многоцветковой образуют убывающий ряд: $I_r > \eta_r > I_{pc} > \eta_b$ и при этом обладают достаточной информативностью которая позволяет статистически значимо дискриминировать культурные формы. Вышеизложенное позволяет перейти к следующему этапу работы, а именно оценке характера связи и формы зависимости между геометрическими характеристиками венчика цветка гвоздики Фишера с помощью корреляционного и регрессионного анализов.

ГЛАВА 4. РЕГРЕССИОННЫЙ АНАЛИЗ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ВЕНЧИКА ЦВЕТКА ГВОЗДИКИ ФИШЕРА (*Dianthus fischeri*)

В ранее проведенных исследованиях (Гелашвили и др., 2010) было высказано предположение что поворотная псевдосимметрия является может рассматриваться как интегральный показатель геометрии актиноморфного цветка. При этом симметрия рассматриваемого актиноморфного цветка гвоздики Фишера (рис. 7, а) приближенно описывается группой C_{5v} , содержащей 6 нетривиальных подгрупп: одну подгруппу C_5 и пять подгрупп C_s , что говорит об оси симметрии 5-го порядка и подтверждается полученной симметрограммой (рис. 7, б). Такой цветок инвариантен относительно отражений в 5 плоскостях симметрии (m_1, \dots, m_5), проходящих через центральную жилку каждого лепестка и одновременно относительно поворотов вокруг оси, совпадающей с линией их пересечения.

Количественная оценка степени симметрии актиноморфного цветка показывает, что инвариантность (симметричность) такого цветка в целом может характеризоваться одной числовой характеристикой – минимальным значением симметрии среди всех ее локальных максимумов для степени поворотной симметрии и степеней симметрии относительно зеркальных отражений. Для гвоздики Фишера такой интегральной характеристикой является значение поворотной псевдосимметрии для подгруппы C_5 (т.е. циклической группы с одной поворотной осью n -порядка).

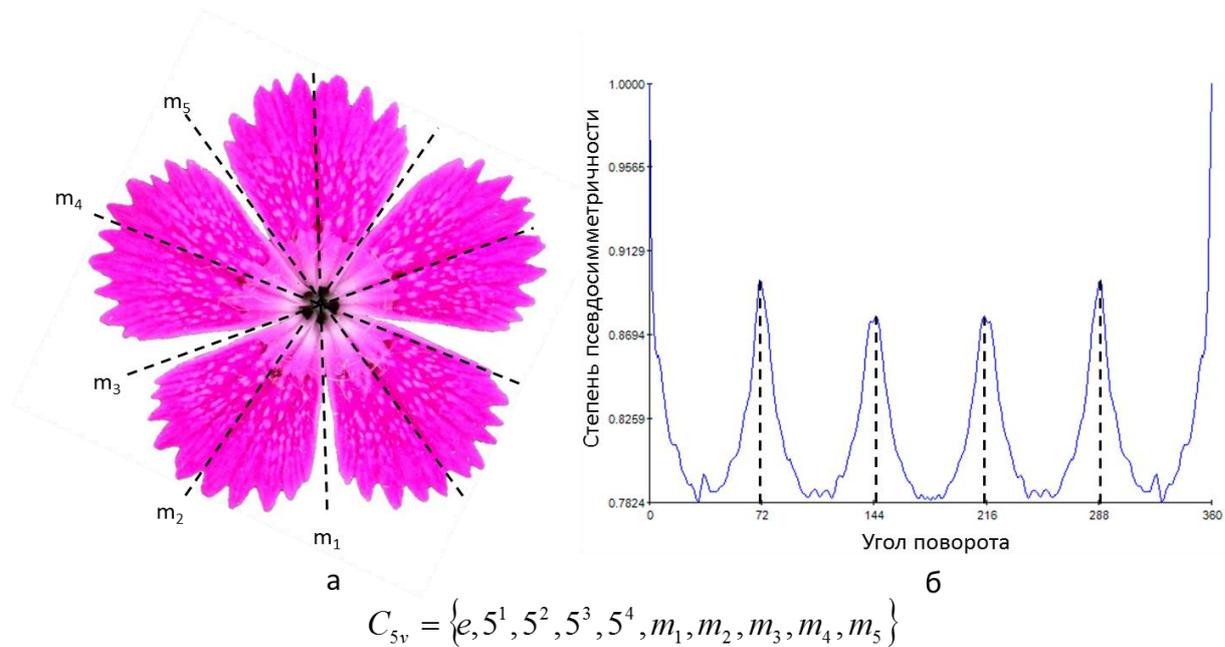


Рис. 7. Актиноморфный цветок *Dianthus fischeri* (а) и его симметрограмма (б)

Поэтому предметом дальнейшего анализа стала количественная оценка зависимости параметров *поворотной псевдосимметрии* венчика цветка *D. fischeri* от следующих геометрических характеристик: показателя билатеральной псевдосимметрии (η_b), индексов изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}). Для этого, были сформированы обучающая и экзаменационная выборки. В качестве обучающей, была использована выборка цветков *D. fischeri* ПП № 1 (Сосновский р-н), а экзаменационная — ПП № 6 (Навашенский р-н) собранные в 2011 году.

На первом этапе в соответствии с требованиями к регрессионному анализу была проведена оценка связи показателя поворотной псевдосимметрии с другими рассматриваемыми геометрическими характеристиками на основе обучающей выборки (ПП № 1). Для этого был использован коэффициент корреляции Пирсона (табл. 16).

**Оценка связи геометрических характеристик венчика цветка
Dianthus fischeri при помощи коэффициента корреляции Пирсона**

Геометрические характеристики	Геометрические характеристики		
	η_b	I_r	I_{pc}
η_r	0.86	-0.39	-0.77
η_b	-	-0.29	-0.68
I_r	-	-	0.30

все коэффициенты корреляции значимы, их значимость оценивалась с помощью t-критерия с поправкой Бофферони

Полученные результаты позволяют заключить, что с показателем поворотной псевдосимметрии (η_r) наиболее тесно связан показателем билатеральной псевдосимметрии (η_b), второй по силе связи – индекс «проективного покрытия» (I_{pc}). Индекс изрезанности (I_r) с показателем поворотной псевдосимметрии коррелирует слабо, но статистически значимо. Все это дает основание на проведение регрессионного анализа.

4.1. Парный регрессионный анализ геометрических характеристик венчика цветка *Dianthus fischeri*

Для решения вопроса о зависимости величины показателя поворотной псевдосимметрии (η_r) от значений билатеральной псевдосимметрии (η_b), индексов изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}) венчика цветка был применен парный и множественный регрессионный анализ. С помощью парного регрессионного анализа были определены параметры прямой (рис. 8), которая наилучшим способом предсказывает значение показателя поворотной псевдосимметрии (η_r) на основании значений билатеральной псевдосимметрии (η_b), индексов изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}). Эмпирические уравнения регрессии имеют следующий вид:

$$\eta_r = 0.085 + 0.845 \cdot \eta_b, \quad (2)$$

$$\eta_r = 0.853 - 0.052 \cdot I_r, \quad (3)$$

$$\eta_r = 1.023 - 0.812 \cdot I_{pc}. \quad (4)$$

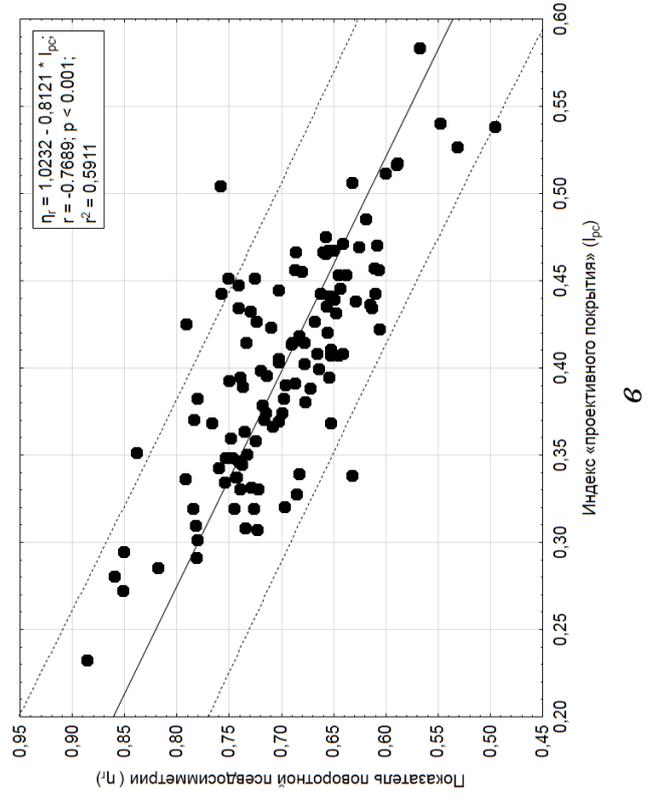
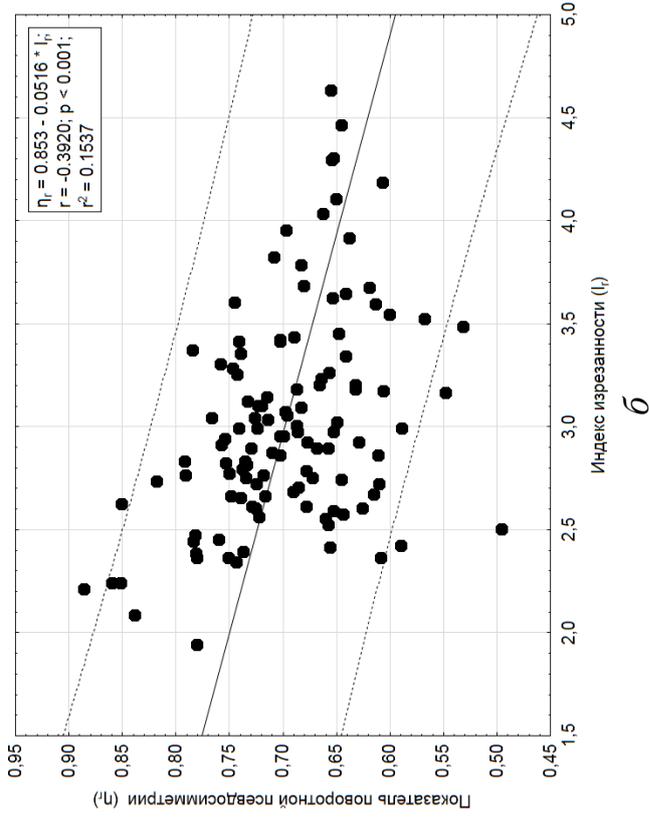
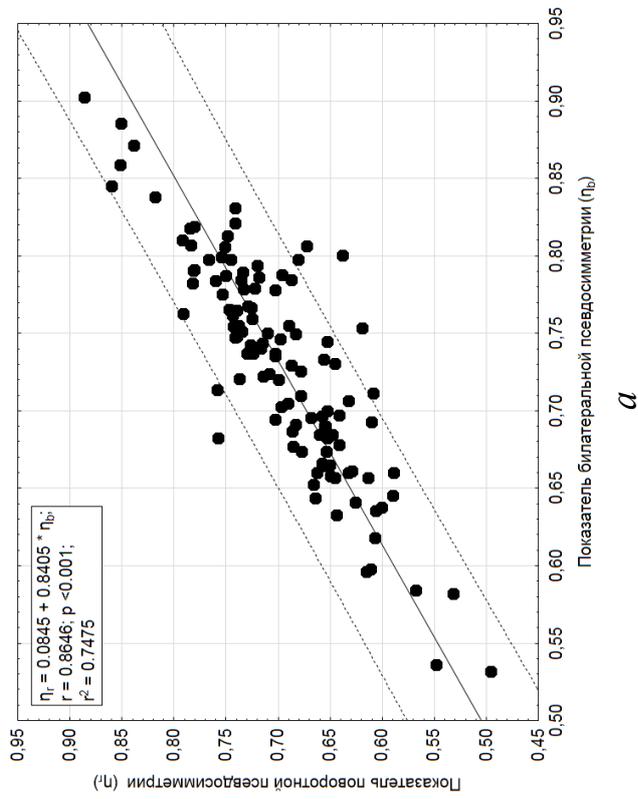
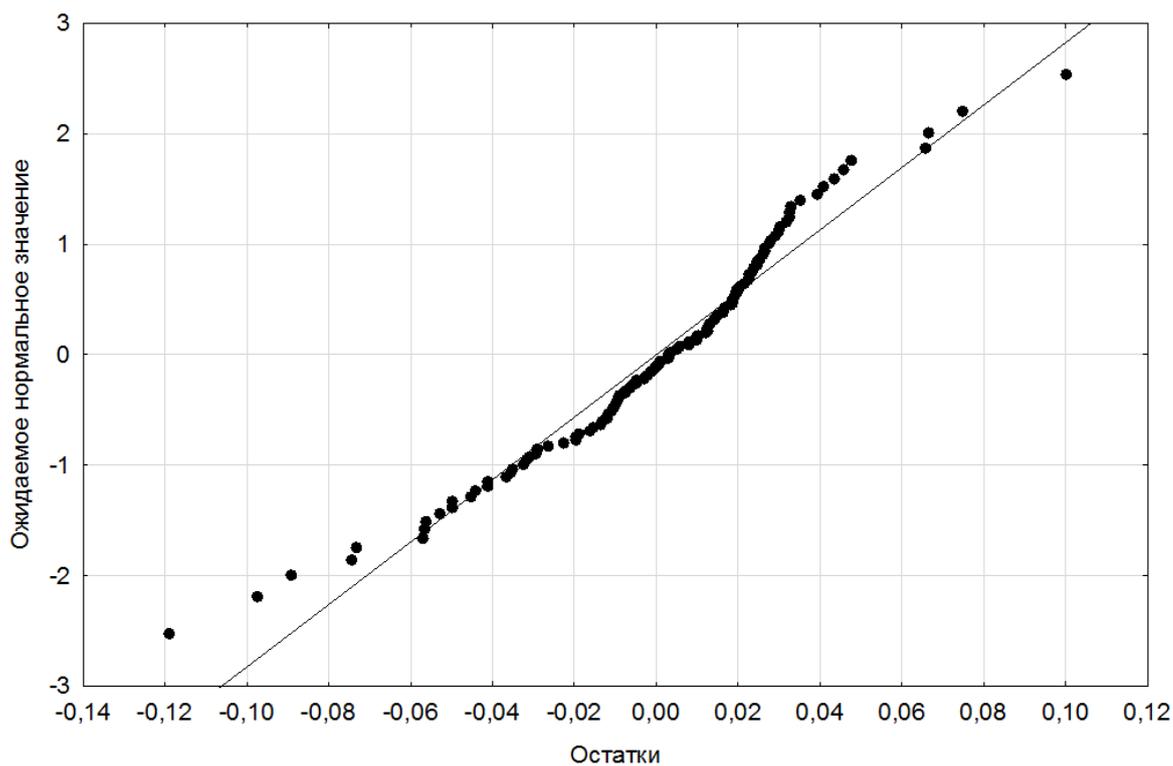


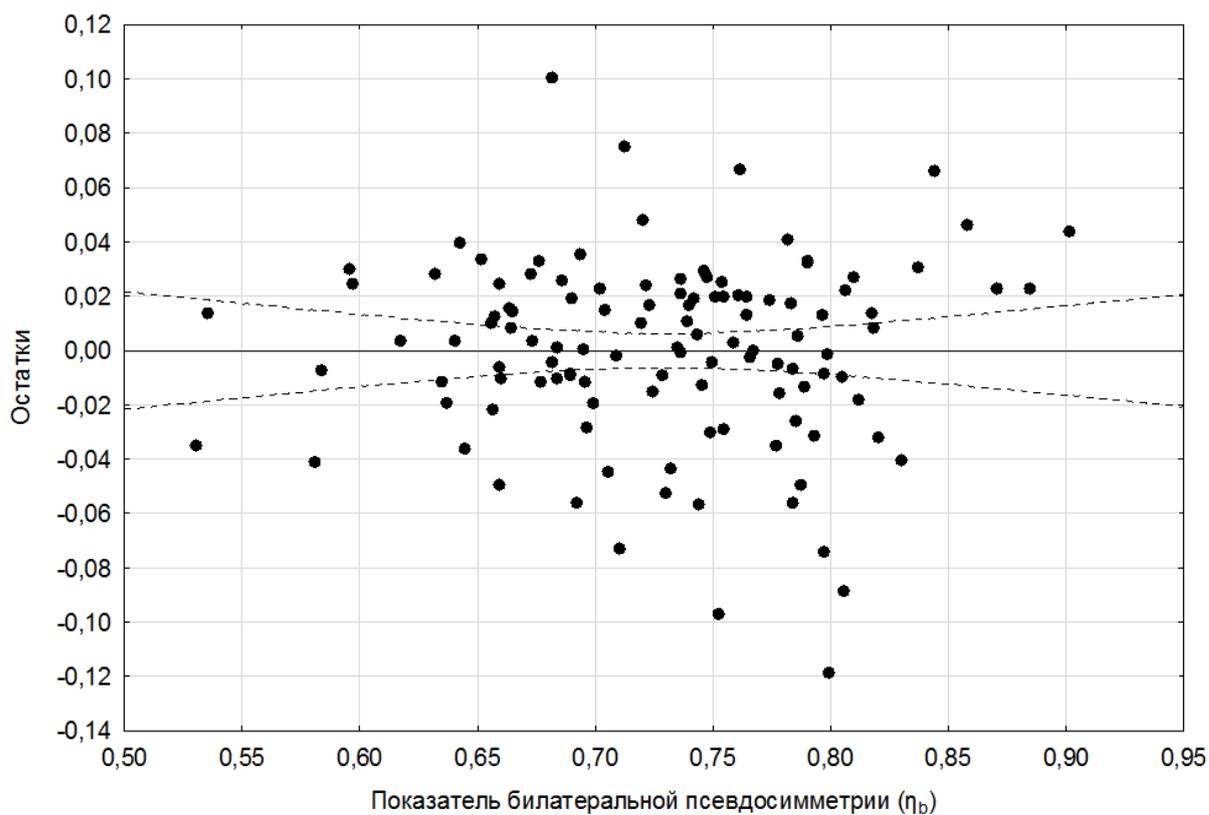
Рис. 8. Зависимость показателя поворотной псевдосимметрии (η_r) от показателя билатеральной псевдосимметрии (η_b) (а), индекса изрезанности (Γ_r) (б) и индекса «проективного покрытия» ($\Gamma_{рс}$) (е) и венчика цветка *Dianthus fischeri* выборки ПШ № 1

Оценка адекватности полученных уравнений регрессии исходным данным, была проведена с помощью визуального анализа остатков и дисперсионного анализа (Дрейпер, Смит, 2007; Ивантер, Коросов, 2010).

Для каждого из уравнений регрессии была построена серия графиков остатков (рис. 9-14). О нормальности распределения остатков можно судить по графикам на нормальной вероятностной бумаге (рис.9, 11а, 13а). Распределение остатков для рассматриваемых моделей регрессии близко к нормальному виду, так как значения остатков достаточно хорошо ложатся на прямую линию. Графики зависимости остатков от независимых переменных (геометрических характеристик η_b , I_r , I_{pc}) (рис. 9б, 11б, 13б), также позволяют выявить аномалии в распределении. Как видно из графиков, остатки представляют приблизительно горизонтальную полосу. Это говорит о том, что пересмотра модели (преобразования или ввода новых переменных, перехода от линейной модели к нелинейной) не требуется. На основании графиков зависимость регрессионных остатков от предсказанных значений зависимой переменной (показателя поворотной псевдосимметрии (η_r)) (рис. 10а, 12а, 14а) можно заключить об относительном постоянстве дисперсии ошибки уравнения (выраженного увеличения или уменьшения дисперсии с изменением значений зависимой переменной не происходит). Это также является подтверждением адекватности анализируемых моделей. Также удобным визуальным способом оценки адекватности регрессионной модели является анализ графического изображения опытных и полученных по регрессионному уравнению значений зависимой переменной (показателя поворотной псевдосимметрии (η_r)) (рис. 10б, 12б, 14б). Полученные распределения говорят о том, что линейный вид построенных моделей хорошо описывает зависимость показателя поворотной псевдосимметрии (η_r) от показателя билатеральной псевдосимметрии (η_b), индекса изрезанности (I_r) и индекса «проективного покрытия» (I_{pc}) венчика цветка *D. fischeri*. Эта связь носит линейный характер. Несмотря на то что на графиках остатков имеются выбросы (например, на рис. 9а, 11а, 13а), в целом распределение остатков не противоречит предположению об адекватности построенных моделей.

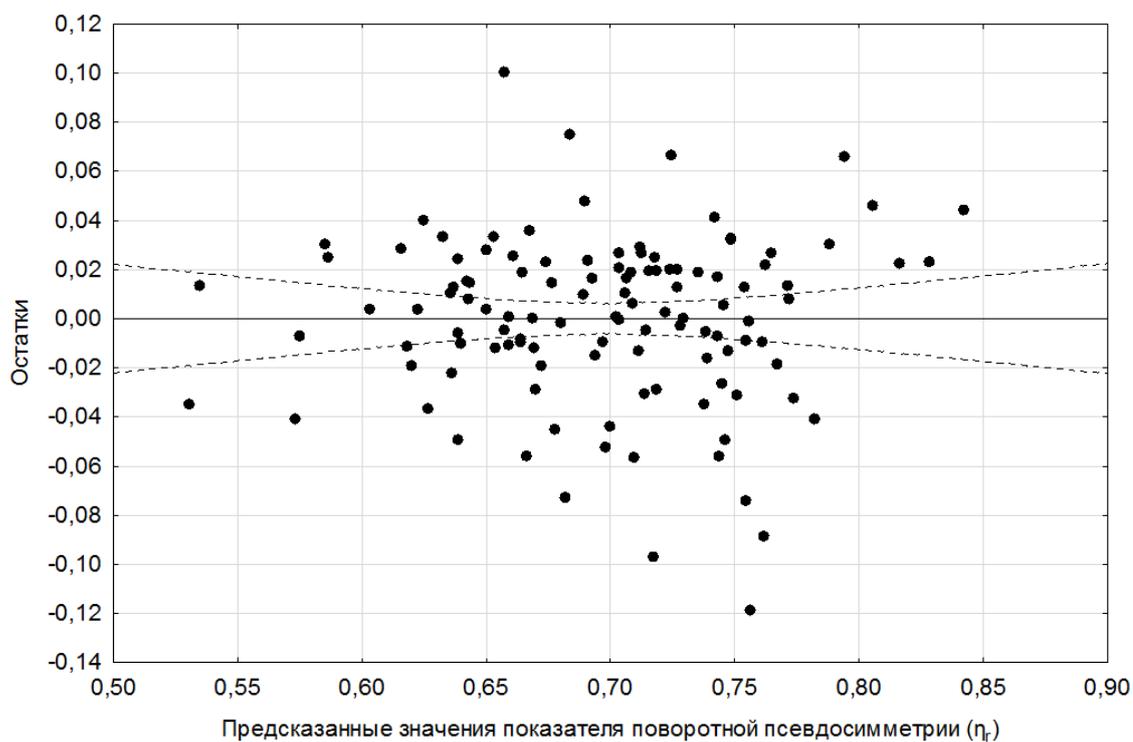


а

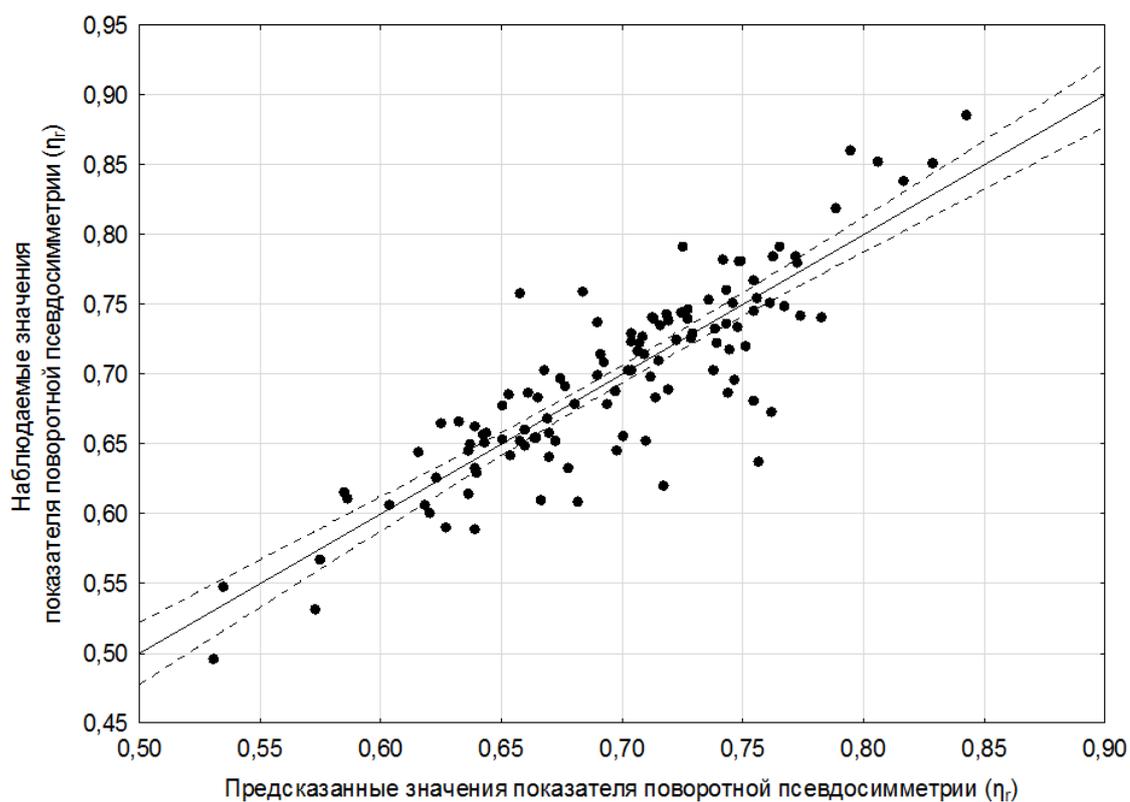


б

Рис. 9. Графики остатков для уравнения регрессии (2):
а) график остатков на нормальной вероятностной бумаге; *б*) зависимость регрессионных остатков от значений билатеральной псевдосимметрии (η_b)

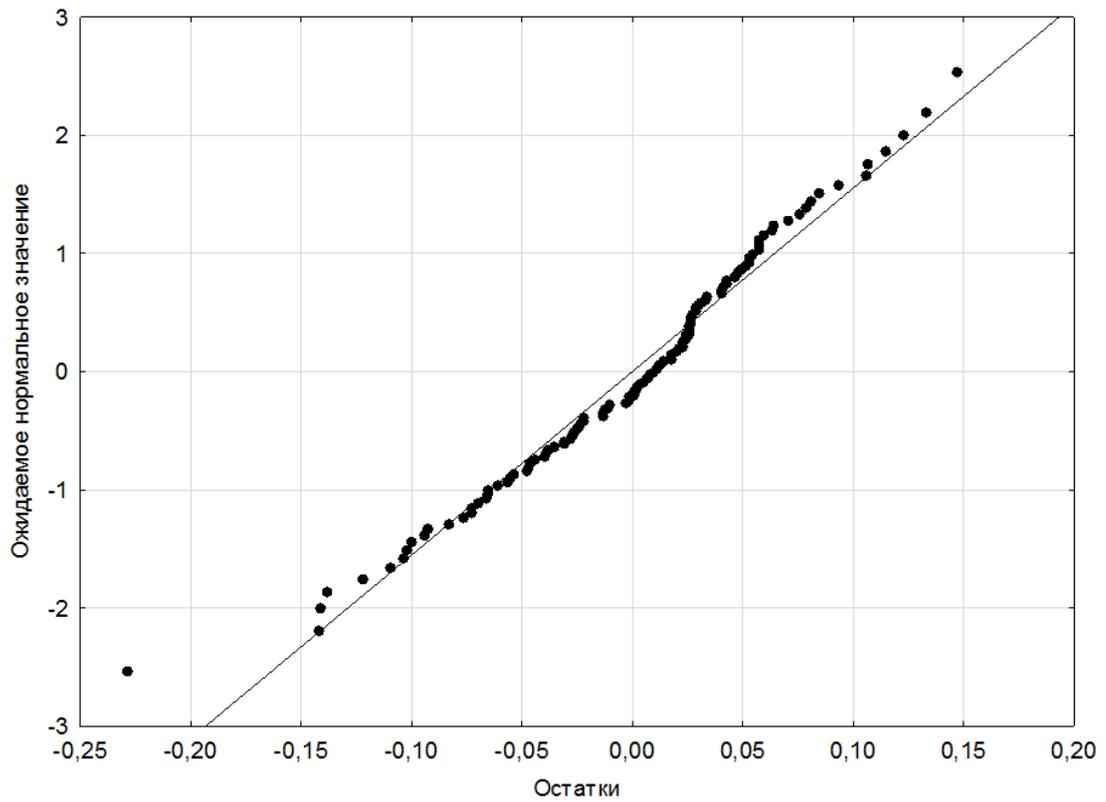


a

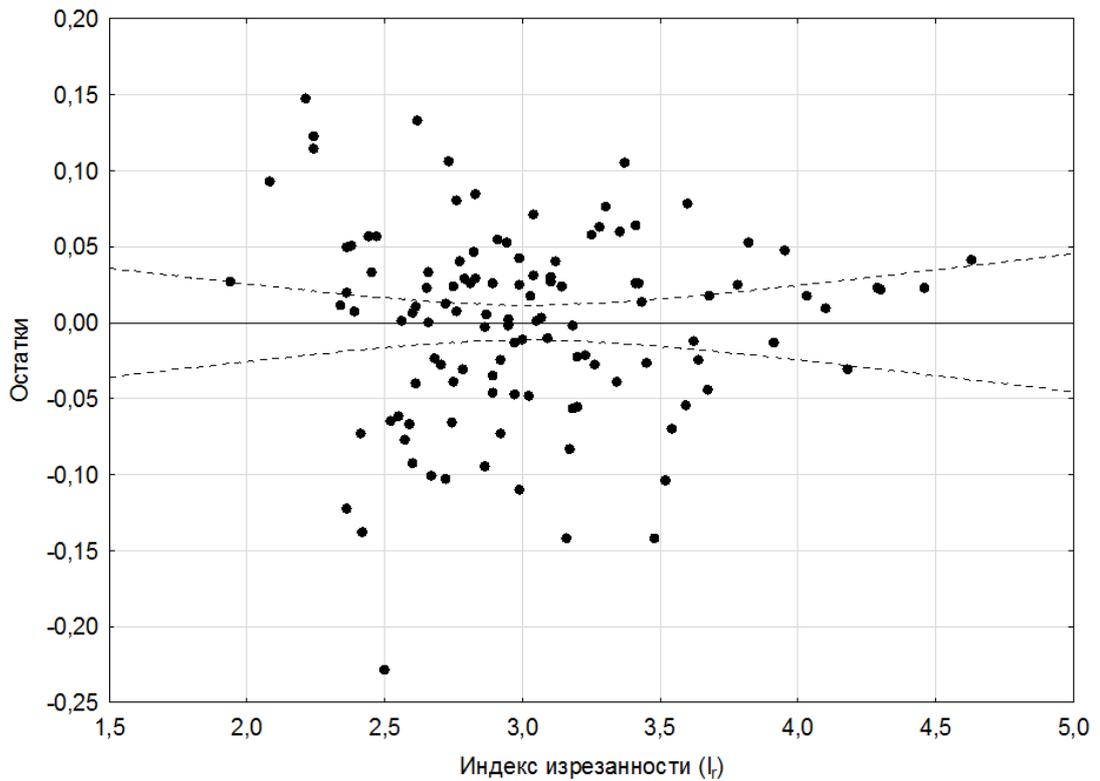


б

Рис. 10. Графики остатков для уравнения регрессии (2):
a) зависимость регрессионных остатков от предсказанных значений поворотной псевдосимметрии; *б*) линия регрессии, наблюдаемые и полученные по регрессионному уравнению (2) значений поворотной псевдосимметрии

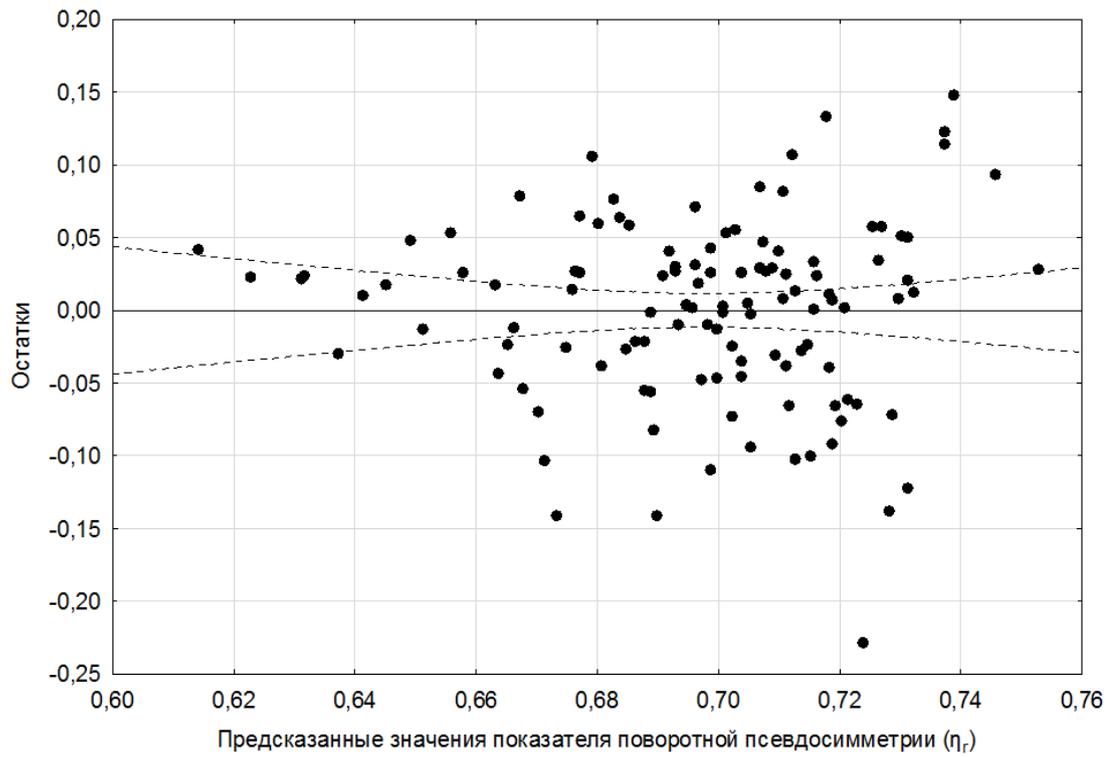


a

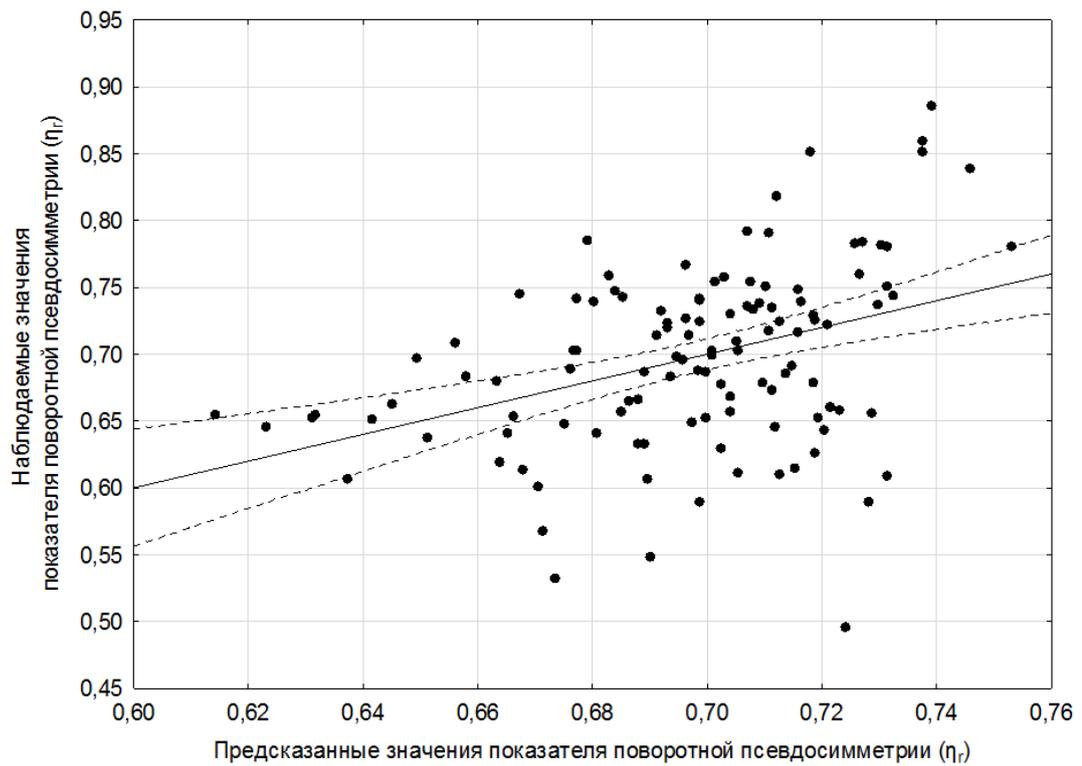


б

Рис. 11. Графики остатков для уравнения регрессии (3):
a) график остатков на нормальной вероятностной бумаге; *б*) зависимость
 регрессионных остатков от значений индекса изрезанности (I_f)

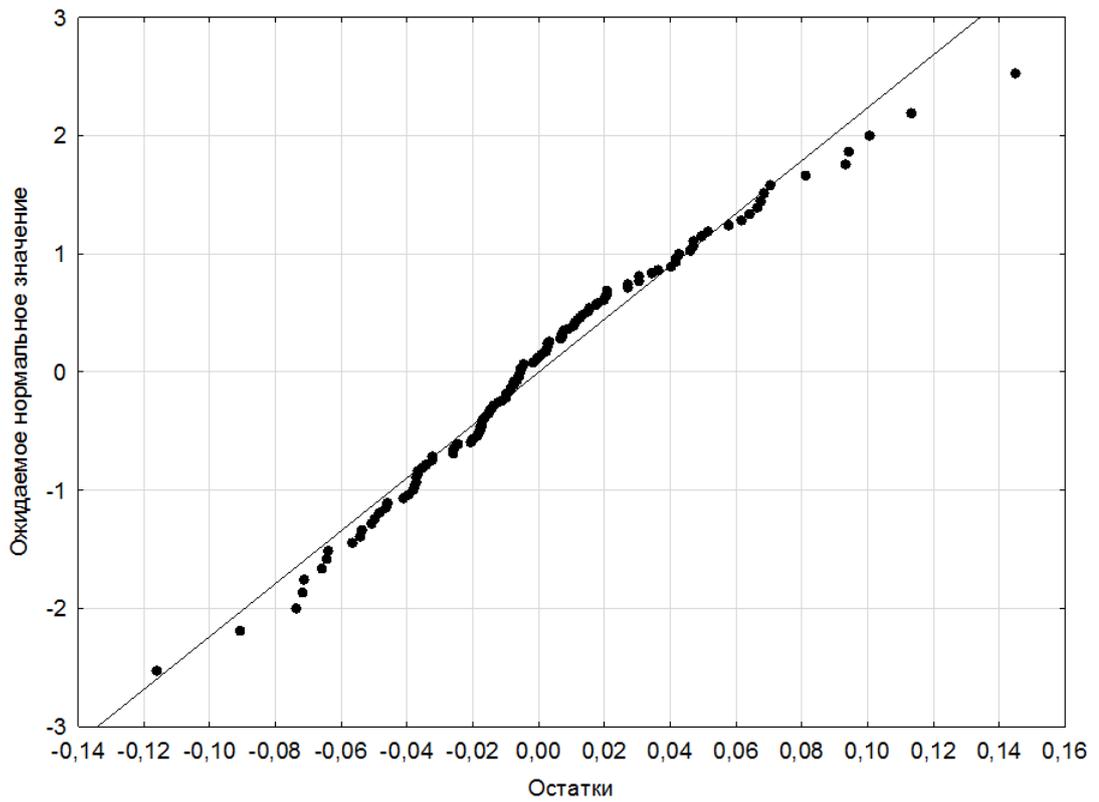


a

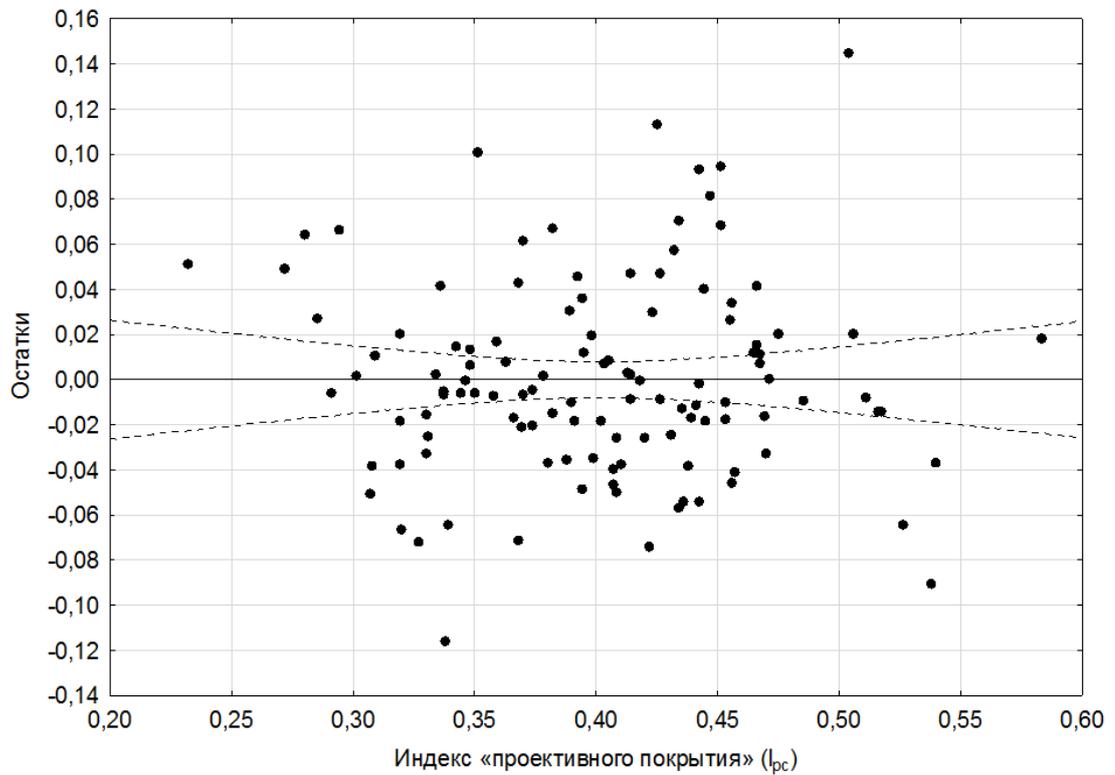


б

Рис. 12. Графики остатков для уравнения регрессии (3):
a) зависимость регрессионных остатков от предсказанных значений поворотной псевдосимметрии; *б*) линия регрессии, наблюдаемые и полученные по регрессионному уравнению значения поворотной псевдосимметрии

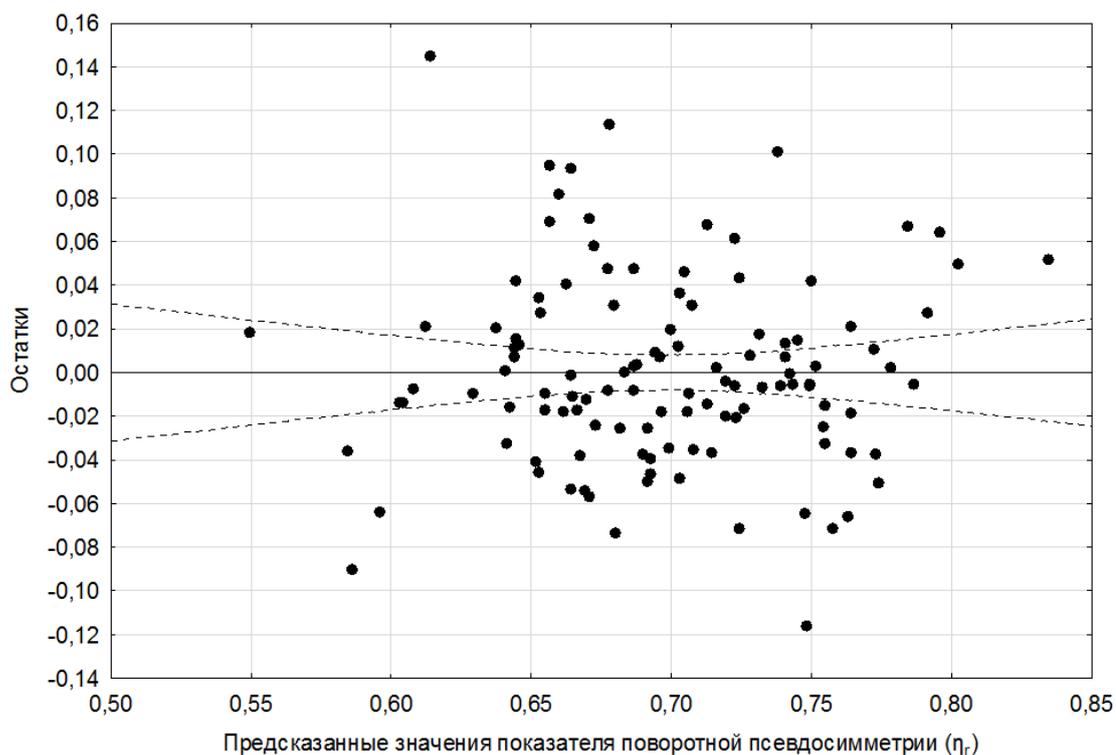


a

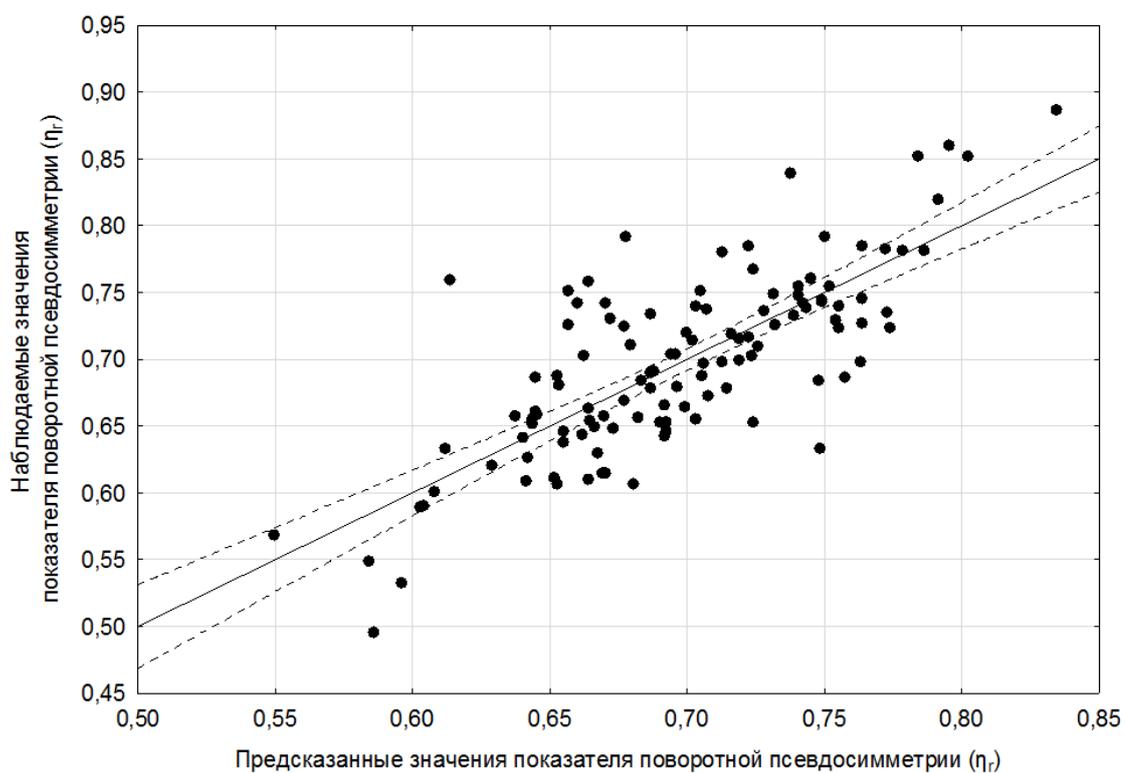


б

Рис. 13. Графики остатков для уравнения регрессии (4):
a) график остатков на нормальной вероятностной бумаге; *б*) зависимость регрессионных остатков от значений индекса «проективного покрытия» (I_{pc})



a



б

Рис. 14. Графики остатков для уравнения регрессии (4):
a) зависимость регрессионных остатков от предсказанных значений поворотной псевдосимметрии (η_r); *б*) линия регрессии, наблюдаемые и полученные по регрессионному уравнению значения поворотной псевдосимметрии (η_r)

Дисперсионный показал, что расчетные значения критерия Фишера выше табличных (табл. 17), следовательно, исходные данные и модельные расчеты хорошо согласуются друг с другом, построенные модели адекватна реальности.

Таблица 17

Оценка адекватности и работоспособности полученных уравнений регрессии при помощи критерия Фишера и коэффициента детерминации

Уравнение регрессии	Статистические показатели		
	F	p	R ²
2	340	<0.001	0.75
3	20	<0.001	0.15
4	166	<0.001	0.59

Но адекватность регрессионной модели не гарантирует ее пригодность к практическому использованию в задачах прогнозирования и поиска оптимальных решений. Поэтому опираясь на значения коэффициента детерминации можно заключить, что наибольшем процентом объясненной дисперсии показателя поворотной псевдосимметрии обладает уравнение 2, следовательно, оно является наиболее работоспособным из полученных.

4.2. Множественный регрессионный анализ геометрических характеристик венчика цветка *Dianthus fischeri*

Так как поворотная псевдосимметрия венчика цветка функционально связана со всеми рассматриваемыми геометрическими характеристиками (η_b , I_r , I_{pc}), совместное их использование для постройки регрессионной модели, может повысить ее работоспособность по сравнению с ранее полученными моделями. Для этого был применен множественный регрессионный анализ, его результаты приведены в таблице 19.

Статистически значимыми являются все предикторы (геометрические характеристики η_b , I_r , I_{pc}). Исходя из величины β -коэффициентов наиболее важным предиктором для независимой переменной (поворотной псевдосимметрии)

является билатеральная псевдосимметрия (η_b). Индексы изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}) также вносят свой вклад, но меньший и имеющий обратную направленность (табл. 19).

Таблица 19

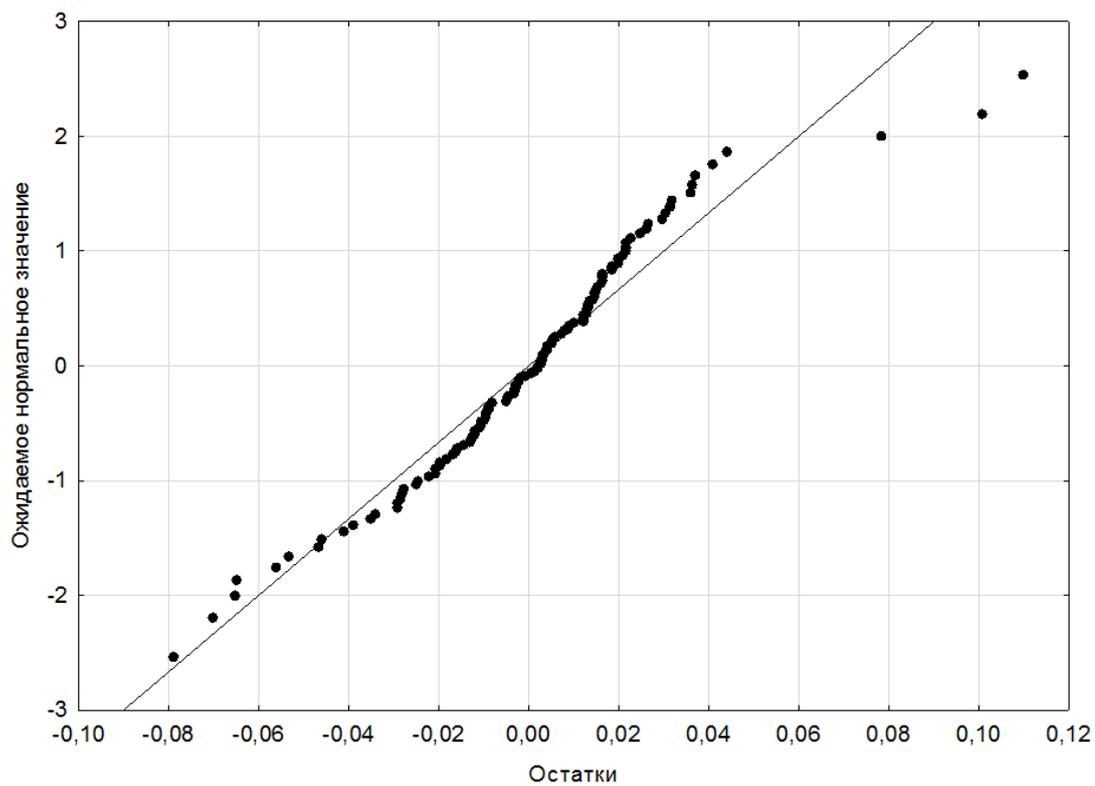
Итоги множественного регрессионного анализа связи геометрических характеристик венчика цветка *Dianthus fischeri*

Независимые переменные	Статистические показатели					
	Зависимая переменная: показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)					
	β -коэффициент	b-коэффициент	t	p	R	R ²
Свободный член	-	0.442±0.059	7.51	<0.001	0.91	0.82
Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	0.62±0.05	0.599±0.053	11.38	<0.001		
Индекс изрезанности (I_r)	-0.12±0.04	-0.016±0.005	-2.93	0.004		
Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	-0.31±0.05	-0.332±0.057	-5.78	<0.001		

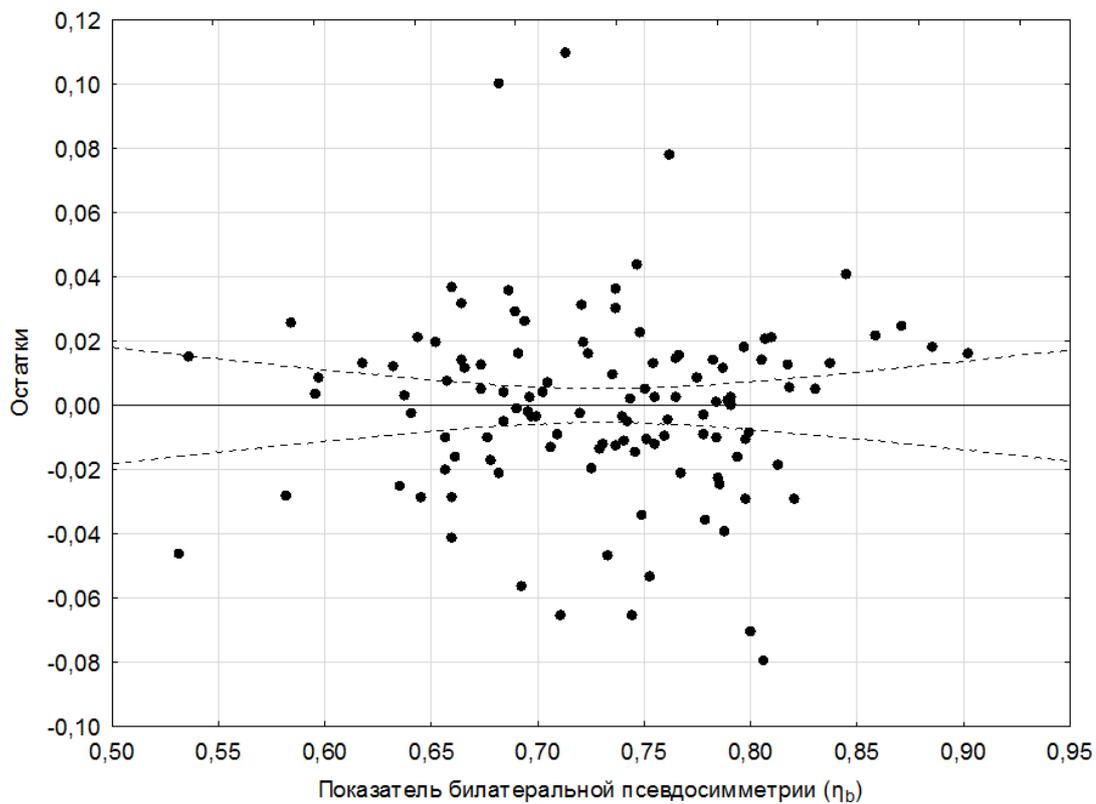
Уравнение множественной регрессии для поворотной псевдосимметрии (η_r) с учетом значений b-коэффициентов имеет следующий вид:

$$\eta_r = 0.422 + 0.599 \cdot \eta_b - 0.016 \cdot I_r - 0.332 \cdot I_{pc} \quad (5)$$

Для оценки адекватности построенной линейной модели был применен дисперсионный анализ и рассмотрены графики остатков. Распределение остатков (рис. 15-17) не противоречит предположению об адекватности построенной модели, а расчетное значение критерия Фишера выше табличного ($F = 175.2$, $p < 0.001$), следовательно, исходные данные и модельные расчеты хорошо согласуются друг с другом, построенная модель адекватна реальности. Значение коэффициента детерминации полученного уравнения (табл. 19) выше чем у ранее полученных уравнений (табл. 17), следовательно, одновременное включение всех трех независимых переменных (η_b , I_r , I_{pc}) в модель оправданно.

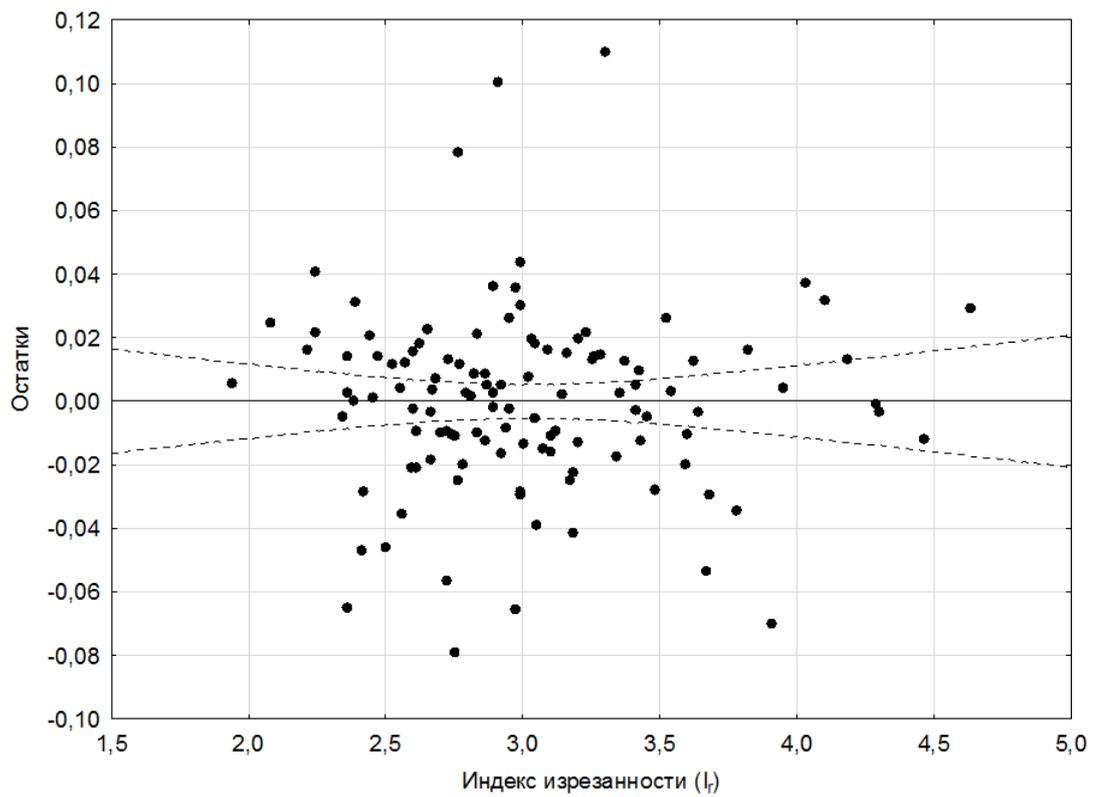


a

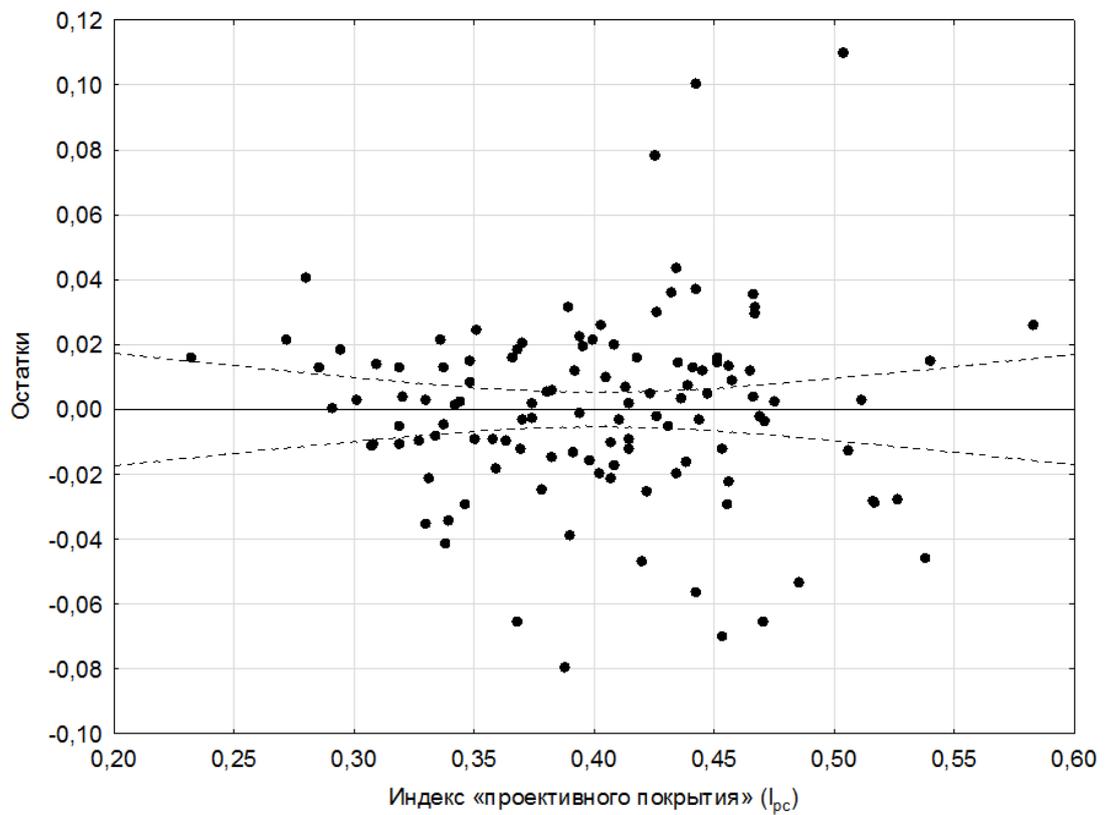


б

Рис. 15. Графики остатков для уравнения регрессии (5):
a) график остатков на нормальной вероятностной бумаге; *б*) зависимость
 регрессионных остатков от значений билатеральной псевдосимметрии (η_b)

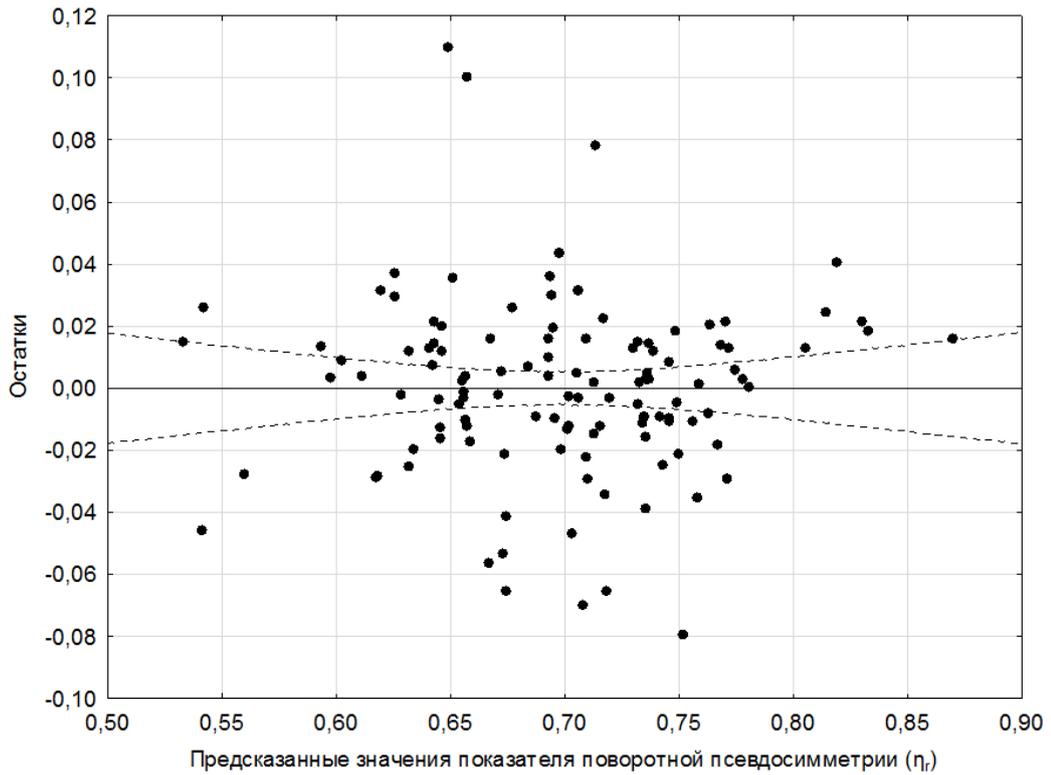


a

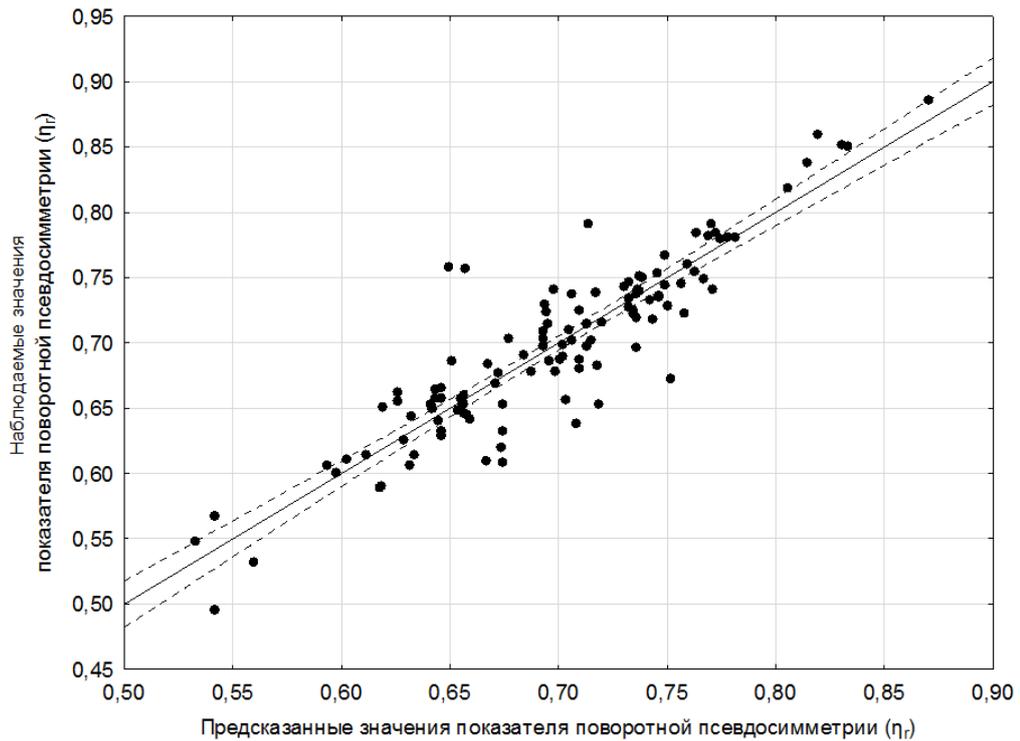


б

Рис. 16. Зависимость регрессионных остатков: *a*) от значений индекса изрезанности (I_f); *б*) от значений индекса «проективного покрытия» (I_{pc})



а



б

Рис. 17. Графики остатков для уравнения регрессии (4):
 а) зависимость регрессионных остатков от предсказанных значений поворотной псевдосимметрии (η_r); б) линия регрессии, наблюдаемые и полученные по регрессионному уравнению значения поворотной псевдосимметрии (η_r)

4.3. Оценка работоспособности уравнений регрессии на примере экзаменационной выборки ПП № 6

Также для верификации работоспособности уравнений регрессии, полученных на основе обучающей выборки (ПП № 1), была использована выборка цветков гвоздики Фишера ПП № 6, в роли экзаменационной. Основанием для выбора этой выборки послужило то, что фактические значения геометрических характеристик лежат в пределах значений геометрических характеристик выборки ПП № 1 (табл. 20, рис. 18). Последнее является необходимым условием для применимости уравнения регрессии, так как построенная регрессионная модель будет приемлемо точна, при условии, что независимые переменные (предикторы) лежат в пределах, заданных таблицей данных; вне этих пределов модель может оказаться абсолютно ненадежной (Дрейпер, Смит, 2007; Халафян, 2007)

Таблица 20

Статистические характеристики геометрических показателей *Dianthus fischeri* выборок ПП № 1 и 6

Геометрические характеристики	Выборка					
	ПП № 1			ПП № 6		
	M±m	Min	Max	M±m	Min	Max
Показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)	0.698±0.006	0.496	0.886	0.736±0.008	0.559	0.880
Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	0.730±0.007	0.531	0.902	0.777±0.006	0.622	0.886
Индекс изрезанности (I_r)	3.016±0.048	1.940	4.630	3.082±0.061	2.080	4.550
Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	0.401±0.006	0.232	0.583	0.415±0.007	0.281	0.575

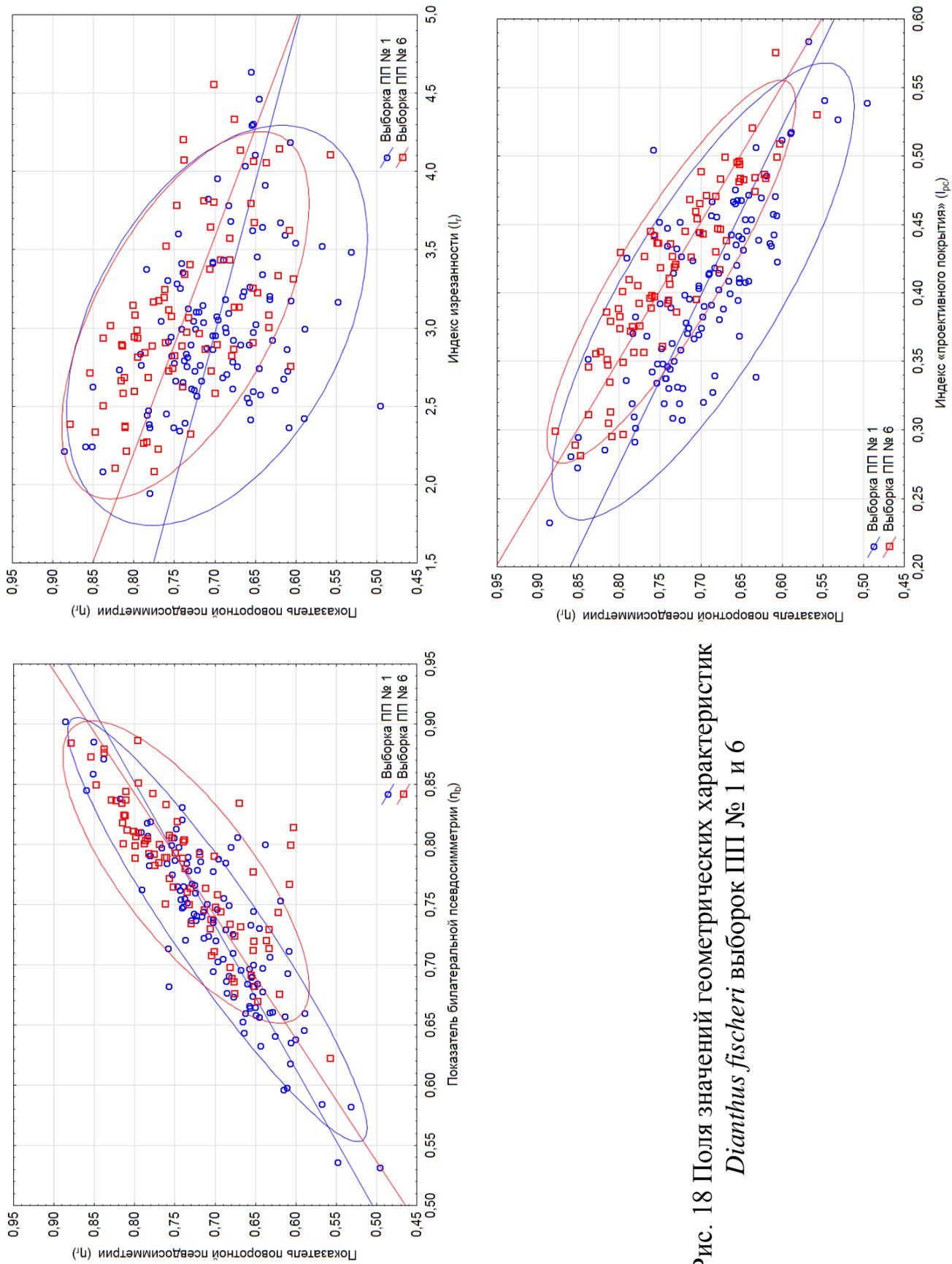


Рис. 18 Поля значений геометрических характеристик *Dianthus fischeri* выборок ПП № 1 и 6

С помощью уравнений регрессии 2–5 на основе фактических значений геометрических характеристик венчиков цветков гвоздики Фишера выборки ПП № 6 были рассчитаны значения поворотной псевдосимметрии. Сравнительный анализ наблюдаемых и рассчитанных значения поворотной псевдосимметрии венчика цветка гвоздики Фишера провели при помощи критериев Крускала-Уоллиса и Данна (табл. 21).

Таблица 21

Сравнение наблюдаемых и рассчитанных значений поворотной псевдосимметрии венчика цветка *Dianthus fischeri* с помощью уравнений регрессии при помощи критериев Крускала-Уоллиса и Данна

Сравниваемые значения поворотной псевдосимметрии		Критерий Крускала-Уоллиса		Критерий Данна	
		H	p	Q	p
Наблюдаемые значения	Рассчитанные с помощью уравнения (2)	69.77	<0.001	0.99	>0.05
	Рассчитанные с помощью уравнения (3)			5.04	<0.05
	Рассчитанные с помощью уравнения (4)			5.58	<0.05
	Рассчитанные с помощью уравнения (5)			1.55	>0.05

По результатам сравнения статистически значимые различия небыли обнаружены в случаях, когда для расчета поворотной псевдосимметрии использовали уравнения (2) и (5), что говорит о работоспособности этих уравнений и согласуется с заключением, сделанным на основе коэффициентов детерминации.

Таким образом, для вычисления значений поворотной псевдосимметрии (η_r), можно успешно применять уравнение $\eta_r = 0.085 + 0.845 \cdot \eta_b$ ($R^2 = 0.75$) используя значения показателя билатеральной псевдосимметрии (η_b). Включение в регрессионную модель дополнительных переменных таких как индекс изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}) позволяет повысить работоспособность модели ($R^2 = 0.82$).

ГЛАВА 5. ОЦЕНКА ИНДИКАЦИОННЫХ СВОЙСТВ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЦВЕТКОВ *Dianthus fischeri*

Убедившись в том, что используемый набор геометрических характеристик венчика цветка достаточно информативен и позволяет статистически значимо разделять совокупности объектов мы приступили к изучению этих характеристик венчика цветка гвоздики Фишера (*Dianthus fischeri*), произрастающей в однородных микроклиматических условиях. Для этого сначала были охарактеризованы режимы экологических факторов всех изученных местообитаний гвоздики Фишера.

5.1. Экологическая характеристика изученных местообитаний

Dianthus fischeri

Оценка экологических характеристик местообитаний *D. fischeri* была проведена с использованием шкал Д.Н. Цыганова (1983):

1) климатические шкалы – термоклиматическая шкала (Тм), шкала континентальности климата (Кн), омброклиматическая шкала аридности-гумидности (Om), криоклиматическая шкала (Cr);

2) почвенные шкалы – шкала увлажнения почв (Hd), шкала переменности увлажнения почв (fH), шкала богатства почв азотом (Nt), шкала солевого режима почв (Tr), шкала кислотности почв (Rc);

3) шкала освещенности-затенения (Lc).

На основе этих экологических шкал была построена лепестковая диаграмма (рис. 17), отражающая диапазон шкал и границы толерантности *D. fischeri* по всем факторам кроме шкалы переменности увлажнения, так как для этого вида отсутствует диапазон толерантности по данному фактору.

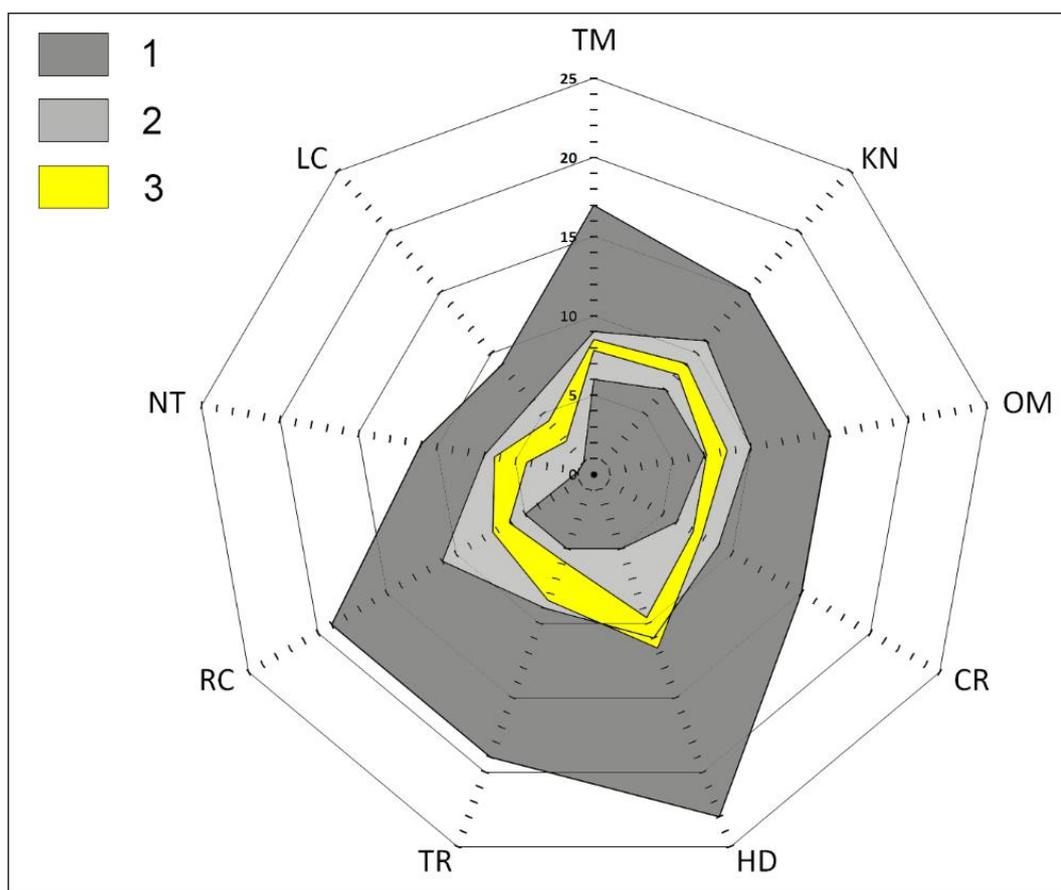


Рис. 19. Графическое представление экологической ниши гвоздики Фишера (по шкалам Д.Н. Цыганова), где: 1) диапазон шкал Д.Н. Цыганова; 2) границы толерантности *Dianthus fischeri* по шкалам Д.Н. Цыганова; 3) амплитуда экологического пространства изученных ценопопуляций гвоздики Фишера в условиях Нижегородской области.

Составленная диаграмма экологического пространства *D. fischeri* в пределах исследуемого ареала показала, что амплитуда экологического пространства ценопопуляций на данной территории не выходит за пределы диапазонов экологического ареала по шкалам Д.Н. Цыганова (1983), кроме шкалы влажности почв (рис. 19).

Таким образом, значения климатических факторов бальных оценок шкал Д.Н. Цыганова (1983) исследованных местообитаний находятся в диапазоне от суббореальной-неморальной до неморальной термозоны, от субматерикового-материкового до материкового типа континентальности, тип омброрежима от субаридного до субаридно-субгумидного, криорежим биотопов соответствует типу

умеренных – умеренных-мягких зим. Гвоздика Фишера встречается на кислых-слабокислых – слабокислых почвах, по шкале трофности почвы местообитания соответствует типу довольно богатых-богатых почв, по обеспеченности азотом – от очень бедных азотом-бедных азотом почв до бедных азотом-достаточно обеспеченных азотом почв. Влагообеспеченность местообитаний находится в пределах от луговостепного-сухолесолугового до сухолесолугового-влажнолесолугового и характеризуются от слабо переменного до умеренно переменного типа увлажнения. По шкале освещенности-затенения характеристика местообитания исследуемого вида соответствует типу режима полуоткрытых – пространств полуоткрытых пространств-светлых лесов.

В соответствии с методикой Л.Б. Жуковой (2004) и рекомендациями, изложенными в статье И.А. Гетманец (2010) была оценена экологическая валентность *D. fischeri* (табл. 22), на основе шкал Д.Н. Цыганова (1983).

Таблица 22

**Экологическая характеристика изученных ценопопуляций
Dianthus fischeri (по шкалам Д.Н. Цыганова)**

Экологические шкалы	Диапазон шкалы	Видовая амплитуда экологического ареала	Потенциальная экологическая валентность (REV)	Экологическая амплитуда изученных ЦП в условиях Нижегородской области	Реализованная экологическая валентность (REV)	Коэффициент экологической эффективности (Кэф), %
Климатические	Tm (1-17)	6-9	0.24	7.85-8.52	0.046	19.4
	Kn (1-15)	7-11	0.33	8.22-9.09	0.065	19.4
	Om (1-15)	7-10	0.27	7.17-8.48	0.093	35.0
	Cr (1-15)	6-9	0.27	7.16-7.82	0.051	19.0
Почвенные	Hd (1-23)	5-11	0.30	9.64-11.70	0.094	30.8
	Tr (1-19)	5-9	0.26	5.78-8.48	0.147	56.0
	Nt (1-11)	1-7	0.64	4.28-6.34	0.197	30.9
	Rc (1-19)	5-11	0.37	6.11-7.33	0.070	19.0
	fH (1-11)	-	-	4.94-6.93	0.190	-
Шкала освещенности-затенения	Lc (1-9)	1-6	0.67	2.73-4.39	0.195	29.3

На основе значений потенциальной экологической валентности (PEV) было сделано заключение, что *D. fischeri* является стенобионтным видом по отношению к большинству режимов экологических факторов (термоклиматическому фактору (Tm), континентальности климата (Kn), омброклиматическому фактору (Om), криоклиматическому фактору (Cr), условиям увлажнения почв (Hd), солевому режиму почв (Tr)), гемистенобионтным – по отношению к кислотности почв (Rc), гемизврибионтным – по отношению к богатству почв азотом (Nt) и эврибионтным к условиям освещенности-затенения (Lc). По шкале переменности увлажнения (fH), данные отсутствуют.

Низкие значения реализованной экологической валентности (REV) гвоздики Фишера в условиях Нижегородской области, вероятно, обусловлены тем, что были исследованы только те местообитания, где наблюдалось активное цветение данного вида. Наибольшая эффективность освоения экологического пространства (Кээ) *D. fischeri* в исследуемом регионе наблюдается по омброклиматической шкале (35%), почвенным шкалам (30,8-56%) кроме шкалы кислотности почв и по шкале освещенности-затенения (29,3).

Индекс толерантности *D. fischeri* составляет 0.37, что позволяет отнести ее к гемистенобионтным видам. Это говорит о том, что спектр местообитаний, которые данный вид может успешно занимать, достаточно узок в следствии чего гвоздика Фишера может являться хорошим индикаторным видом. Поэтому предметом дальнейшего анализа была оценка индикационных свойств *D. fischeri*.

5.2. Анализ геометрических характеристик венчика цветка *Dianthus fischeri* произрастающей в однородных микроклиматических условиях

На начальном этапе оценки индикационных свойств *D. fischeri* был проведен анализ различий геометрических характеристик венчика цветка растений, произрастающих в однородных микроклиматических условиях, с целью оценки чувствительности рассматриваемых показателей. Для этого, в качестве модельной, была выбрана территория Пустынского заказника, на которой было заложено семь пробных площадей (ПП № 10-16) в местах произрастания *D. fischeri*.

С помощью экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983) были охарактеризованы абиотические условия исследуемых биотопов (табл. 23). Оценка их однородности была проведена с помощью рангового критерия Фридмана. Исходя из полученных результатов можно заключить, что условия рассматриваемых биотопов между собой статистически значимо не различаются.

Таблица 23

Экологические характеристики биотопов ценопопуляций *Dianthus fischeri* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) и результаты оценки их однородности при помощи критерия Фридмана

Шкала	№ пробной площади						
	10	11	12	13	14	15	16
Термоклиматическая (Тм)	8	8	8	8	8	8	8
Континентальности климата (Кп)	9	8	9	9	9	9	9
Омброклиматическая (Ом)	8	8	8	7	8	8	8
Криоклиматическая (Ср)	7	8	8	8	7	8	7
Увлажнения почв (Нд)	11	11	11	10	12	10	11
Солевого режима почв (Tr)	8	6	7	8	6	7	7
Богатства почв азотом (Nt)	6	4	6	6	5	5	5
Кислотности почв (Rc)	7	7	7	7	6	6	7
Переменности увлажнения почв (fH)	6	5	6	6	6	5	6
Освещенности-затенения (Lc)	3	4	3	3	4	3	3
Критерий Фридмана	$\chi^2 = 5.042, p = 0.538$						

Наличие функциональной связи между геометрическими характеристиками венчика цветка *D. fischeri* позволяет применить статистические методы анализа,

которые направлены на сокращение количества переменных, но сохраняющие при этом их наиболее существенные черты. Поэтому первым этапом сравнительного анализа рассматриваемых выборок *D. fischeri* по геометрическим характеристикам венчика цветка был использован анализ главных компонент который позволяет произвести на снижение размерности данных путем создания векторного пространства главных компонент, которые являются линейными комбинациями исходных переменных (геометрических характеристик венчика цветка) (Халафян, 2007). В соответствии с числом переменных было выделено 4 главных компоненты (табл. 24). Исходя из их собственных значений наиболее важной является 1 главная компонента. Она обладает наибольшим процентом объясненной дисперсии исходных данных, которая составляет 73.45 %. В таблице 10 приведены величины факторных нагрузок (факторных координат) переменных, с помощью которых можно интерпретировать значения полученных главных компонент.

Таблица 24

Факторные нагрузки переменных (геометрических характеристик) и характеристики выделенных главных компонент

Переменные и характеристики главных компонент	Главные компоненты			
	1	2	3	4
Показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)	0.959	-0.102	0.123	0.235
Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	0.884	-0.326	-0.331	-0.047
Индекс изрезанности (I_r)	-0.581	-0.808	0.092	0.010
Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	-0.948	0.088	-0.241	0.188
Собственное значение	2.938	0.778	0.191	0.093
Процент объясненной дисперсии	73.45	19.46	4.78	2.31

Факторные нагрузки отражают относительный вклад переменных в дисперсию факторной оси и показывают, насколько хорошо они описывают структуру, представленную рассматриваемой главной компонентой. Исходя из этого, можно дать вербальную характеристику главным компонентам. Для 1 главной компоненты наибольшими абсолютными значениями обладают факторные нагрузки переменных η_r , η_b и I_{pc} . Показатели псевдосимметрии являются положительными, а индекс «проективного покрытия» – отрицательный. Следовательно, 1 главную компоненту можно интерпретировать следующим

образом – увеличение поворотной и билатеральной псевдосимметрии и уменьшение «проективного покрытия» венчика цветка. Аналогичным образом можно интерпретировать и 2 главную компоненту – уменьшение индекса изрезанности. С 3 и 4 главными компонентами переменные (геометрические характеристики) коррелированы слабо.

Также корреляцию переменных (геометрических характеристик) с главными компонентами можно представить графически (рис. 20) используя факторные координаты (нагрузки) переменных для 1 и 2 главной компоненты.

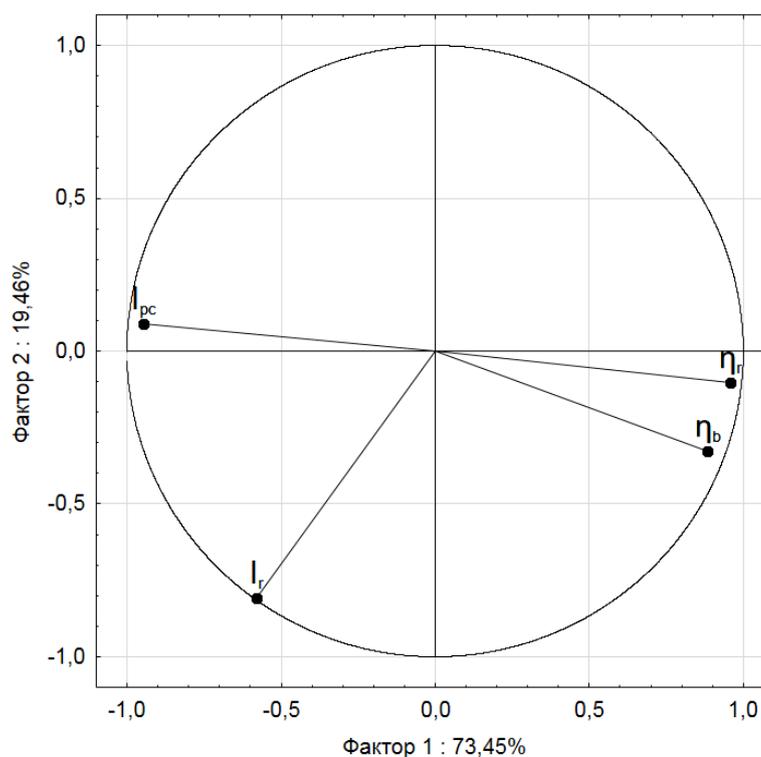


Рис. 20. Факторные координаты переменных (геометрических характеристик), где η_r – показатель поворотной псевдосимметрии, η_b – показатель билатеральной псевдосимметрии, I_r – индекс изрезанности, I_{rc} – индекс «проективного покрытия»

Переменные (геометрические характеристики) на рисунке 20 изображены в виде точек на единичном круге, так как корреляции (координаты точек) переменных с факторными осями принимают значения из интервала [0, 1]. Этот круг является визуальным индикатором того, насколько хорошо каждая переменная воспроизводится текущим набором выделенных главных компонент.

Все переменные расположены близко к окружности, следовательно, они хорошо воспроизводятся в найденной системе координат.

Выявление различий между выборками проходило в два этапа. Так на первом этапе анализа было проведено сравнение рассматриваемых выборок гвоздики Фишера по 1 и 2 главной компоненте, при помощи критерия Крускала–Уоллиса. Полученные результаты позволяют заключить, что выборки статистически значимо различаются между собой (табл. 25).

Таблица 25

Статистический анализ различий выборок *Dianthus fischeri* по главным компонентам при помощи критерия Крускала–Уоллиса

Главная компонента	Статистические показатели	
	H	p
1	142.43	<0.001
2	30.16	<0.001

На втором этапе анализа было проведено попарное сравнение выборок по 1 и 2 главной компоненте при помощи критерия Данна (табл. 26, 27 соответственно). Полученные результаты позволяют заключить, что выборки ПП № 10 и 15 в большинстве случаев статистически значимо отличаются от остальных выборок. Для выборок ПП № 11-14 и 16 статистически значимые различия обнаружены в меньшем количестве случаев. Это говорит о том, что они являются более сходными между собой, чем ПП № 10 и 15.

Таблица 26

Сравнение выборок *Dianthus fischeri* по 1 главной компоненте
при помощи критерия Данна(Q)

Выборка	10	11	12	13	14	15	16
10	-	$\frac{4.113}{0.001}$ *	$\frac{7.569}{< 0.001}$	$\frac{3.141}{0.035}$	$\frac{7.350}{< 0.001}$	$\frac{10.414}{< 0.001}$	$\frac{5.523}{< 0.001}$
11	$\frac{4.113}{0.001}$	-	$\frac{3.237}{0.025}$	$\frac{1.302}{1.000}$	$\frac{2.693}{0.149}$	$\frac{5.921}{< 0.001}$	$\frac{1.139}{1.000}$
12	$\frac{7.569}{< 0.001}$	$\frac{3.237}{0.025}$	-	$\frac{4.835}{< 0.001}$	$\frac{0.770}{1.000}$	$\frac{2.694}{0.148}$	$\frac{2.226}{0.546}$
13	$\frac{3.141}{0.035}$	$\frac{1.302}{1.000}$	$\frac{4.835}{< 0.001}$	-	$\frac{4.394}{< 0.001}$	$\frac{7.755}{< 0.001}$	$\frac{2.617}{0.186}$
14	$\frac{7.350}{< 0.001}$	$\frac{2.693}{0.149}$	$\frac{0.770}{1.000}$	$\frac{4.394}{< 0.001}$	-	$\frac{3.648}{0.006}$	$\frac{1.591}{1.000}$
15	$\frac{10.414}{< 0.001}$	$\frac{5.921}{< 0.001}$	$\frac{2.694}{0.148}$	$\frac{7.755}{< 0.001}$	$\frac{3.648}{0.006}$	-	$\frac{5.019}{< 0.001}$
16	$\frac{5.523}{< 0.001}$	$\frac{1.139}{1.000}$	$\frac{2.226}{0.546}$	$\frac{2.617}{0.186}$	$\frac{1.591}{1.000}$	$\frac{5.019}{< 0.001}$	-

* в числителе значения Q, в знаменателе уровень значимости (p), шрифтом выделены статистически значимые значения критерия (p<0.05)

Таблица 27

Сравнение выборок *Dianthus fischeri* по 2 главной компоненте
при помощи критерия Данна (Q)

Выборка	10	11	12	13	14	15	16
10	-	$\frac{1.765}{1.000}$ *	$\frac{2.467}{0.286}$	$\frac{4.439}{< 0.001}$	$\frac{3.852}{0.002}$	$\frac{1.168}{1.000}$	$\frac{0.828}{1.000}$
11	$\frac{1.765}{1.000}$	-	$\frac{0.657}{1.000}$	$\frac{2.298}{0.453}$	$\frac{1.803}{1.000}$	$\frac{0.553}{1.000}$	$\frac{0.948}{1.000}$
12	$\frac{2.467}{0.286}$	$\frac{0.657}{1.000}$	-	$\frac{1.580}{1.000}$	$\frac{1.100}{1.000}$	$\frac{1.208}{1.000}$	$\frac{1.631}{1.000}$
13	$\frac{4.439}{< 0.001}$	$\frac{2.298}{0.453}$	$\frac{1.580}{1.000}$	-	$\frac{0.497}{1.000}$	$\frac{2.891}{0.081}$	$\frac{3.450}{0.012}$
14	$\frac{3.852}{0.002}$	$\frac{1.803}{1.000}$	$\frac{1.100}{1.000}$	$\frac{0.497}{1.000}$	-	$\frac{2.387}{0.356}$	$\frac{2.906}{0.077}$
15	$\frac{1.168}{1.000}$	$\frac{0.553}{1.000}$	$\frac{1.208}{1.000}$	$\frac{2.891}{0.081}$	$\frac{2.387}{0.356}$	-	$\frac{0.370}{1.000}$
16	$\frac{0.828}{1.000}$	$\frac{0.948}{1.000}$	$\frac{1.631}{1.000}$	$\frac{3.450}{0.012}$	$\frac{2.906}{0.077}$	$\frac{0.370}{1.000}$	-

* в числителе значения Q, в знаменателе уровень значимости (p), шрифтом выделены статистически значимые значения критерия (p<0.05)

Для визуализации расположения групп (выборки ПП № 10-16) в факторном пространстве более удобным является 1 главная компонента, так как она описывает наибольший процент дисперсии исходных данных (рис. 21). Центроиды выборок ПП № 10 и 15 занимают наиболее удаленные позиции в пространстве главной компоненты 1. Также исходя из ее значения можно заключить, что цветки из ПП № 15 обладают более низкими значениями псевдосимметрии (η_r , η_b) и высоким значением «проективного покрытия» чем цветки из ПП № 10. Выборки ПП № 11-14 и 16 характеризуются промежуточными значениями рассматриваемых геометрических характеристик.

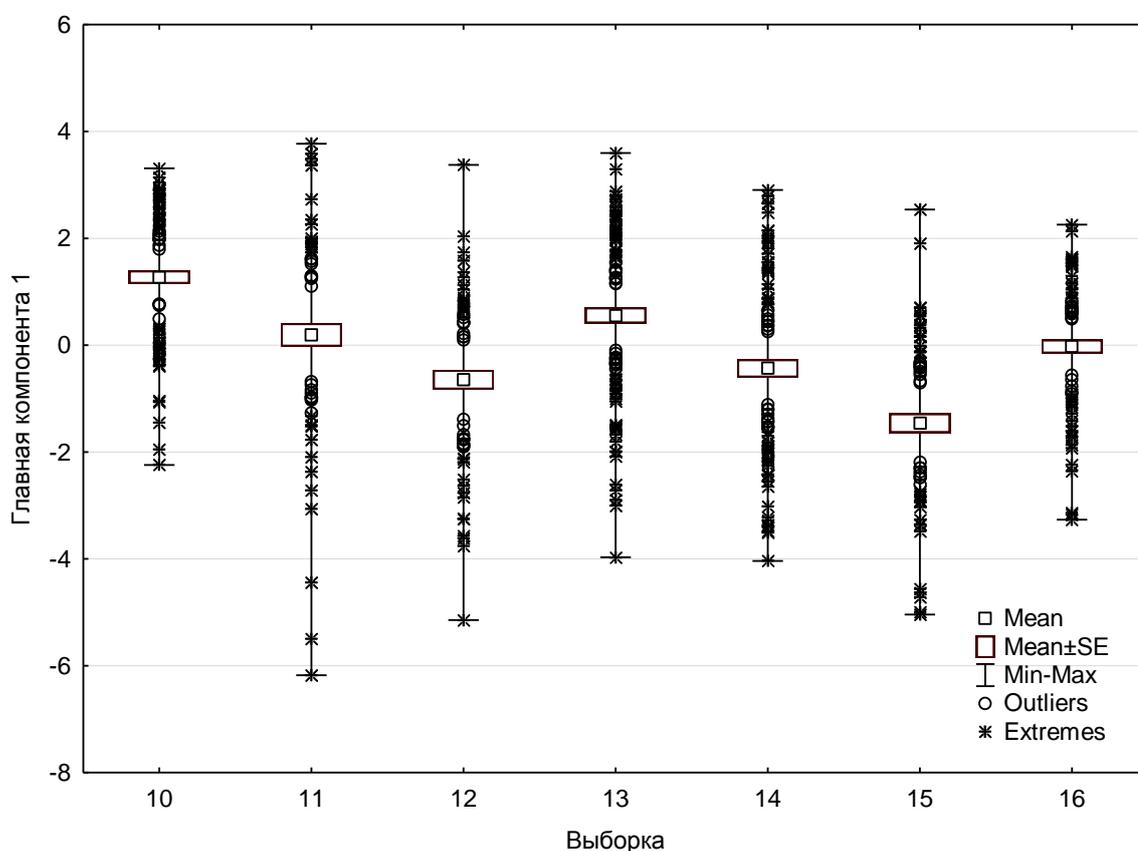


Рис. 21. Диаграмма рассеяния средних групп (выборки *Dianthus fischeri*) в пространстве 1 главной компоненты

Результаты, полученные с использованием метода главных компонент, согласуются с результатами непараметрического дискриминантного анализа. Так построенная дискриминантная модель характеризуется значением лямбды Уилкса

равным 0.57 ($\chi^2 = 339.3$, $p < 0.001$), что говорит о заметной величине ее классифицирующих возможностей.

Значения частной лямбды (табл. 28), статистически значимы и, следовательно, не одна из используемых геометрических характеристик венчика цветка *D. fischeri* не может быть исключена из модели.

Таблица 28

Значения частной лямбды Уилкса и ее критерий значимости (F) для геометрических характеристик венчика цветка *Dianthus fischeri*

Геометрические характеристики	Статистические показатели		
	Частная лямбда	F	p
Показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)	0.81	24.10	<0.001
Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	0.97	3.03	0.006
Индекс изрезанности (I_r)	0.95	5.72	<0.001
Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	0.83	20.89	<0.001

Величину вклада каждого геометрического показателя в дискриминацию анализируемых групп (выборок ПП № 10-16), можно оценить исходя из значений частной лямбды (табл. 28). Так показатель поворотной псевдосимметрии (η_r) характеризуется наименьшим значением и вносит наибольший вклад в дискриминацию. Вторым по значимости вклада является индекс «проективного покрытия» (I_{pc}). Третьим – индекс изрезанности (I_r). Наименьший вклад в разделение выборок гвоздики Фишера вносит показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b).

В табл. 29 приведены величины структурных коэффициентов дискриминантных функций с помощью которых можно интерпретировать значение этих функций.

**Структурные коэффициенты дискриминантных функций
для выборок *Dianthus fischeri***

Переменная	Структурные коэффициенты			
	Функция 1	Функция 2	Функция 3	Функция 4
Показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)	-0.886	-0.400	-0.176	-0.157
Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	-0.643	-0.174	-0.380	-0.642
Индекс изрезанности (I_r)	0.521	-0.184	0.647	-0.526
Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	0.974	-0.002	-0.001	0.227

Исходя из значений структурных коэффициентов (табл. 29), были даны названия (вербальная характеристика) полученным дискриминантным функциям. Для функции 1 структурные коэффициенты переменной η_r , η_b и I_{pc} являются имеют наибольшие абсолютные значение, следовательно, ей можно дать следующее название - «уменьшение псевдосимметрии и увеличение «проективного покрытия» венчика цветка». Аналогичным образом были интерпретировали и остальные функции: функция 2 – «уменьшение показателя поворотной псевдосимметрии», функция 3 – «уменьшение «проективного покрытия» и изрезанности венчика цветка», функция 4 – «увеличение «проективного покрытия» венчика цветка».

Относительное процентное содержание собственных значений дискриминантных функций и канонические корреляции показывают, какими дискриминантными возможностями обладают функции, а также реальную полезность этих функций. Обращаясь к данным, приведенным в табл. 30, можно заключить, что функция 1 и 2 имеют наибольшие величины, как относительного процентного содержания дискриминантных функций, так и канонических корреляций. Это говорит о сильной связи геометрических характеристик венчика цветка *D. fischeri* с этими дискриминантными функциями. Напротив, функции 3 и 4 имеют меньшие собственные значения дискриминантных функций и меры значимости.

**Собственные значения и меры значимости дискриминантных функций
для выборок *Dianthus fischeri***

Функция	Собственное значение	Относительное процентное содержание	Каноническая корреляция
1	0.33	52.4	0.50
2	0.27	42.5	0.46
3	0.03	3.9	0.16
4	0.01	1.1	0.08

Для графического представления данных наиболее подходящими являются функции 1 и 2, так как она обладает наибольшими дискриминирующими возможностями построенной модели. На основе средних значений дискриминантных функций для рассматриваемых выборок гвоздики Фишера была построена диаграмма рассеяния (рис. 22).

Соотнося значения квадратов расстояний Махаланобиса между центроидами групп (табл. 31) и диаграмму рассеяния (рис. 22) можно заключить, что выборки ПП № 10 и № 15 классифицируются наиболее удачно, так как квадраты расстояний Махаланобиса между центроидами этих групп принимают наибольшие значения и в пространстве дискриминантной функции они наиболее удалены друг от друга. Выборки ПП № 11-14 и № 16 занимают промежуточные значения, что говорит о слабой дискриминации.

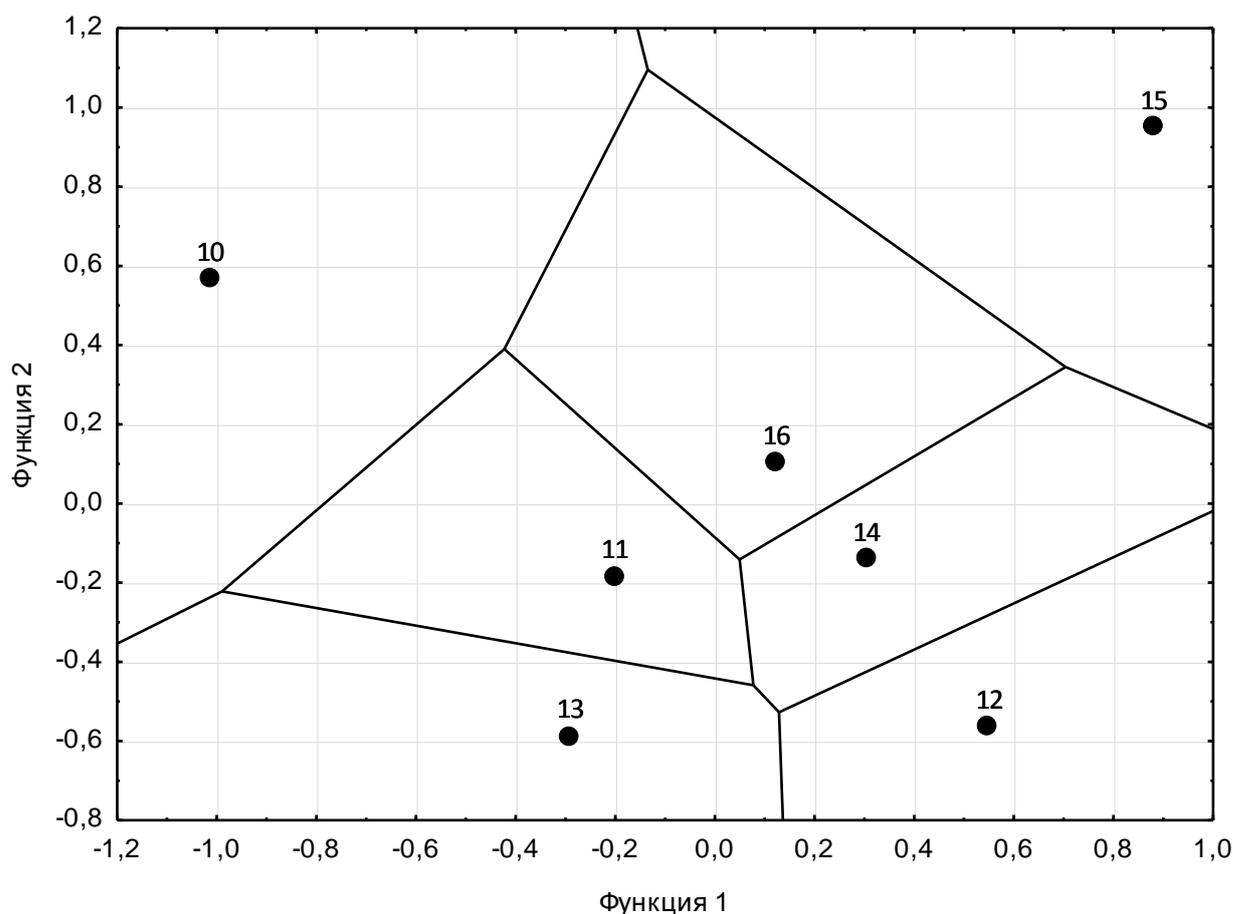


Рис. 22. Диаграмма рассеяния центроидов групп (выборок *Dianthus fischeri*) в пространстве дискриминантных функций 1 и 2

Таблица 31

Квадраты расстояний Махаланобиса (P_0) между средними значениями дискриминантных функций различных выборок *Dianthus fischeri* и их критерии значимости (F^*)

Выборка	11	12	13	14	15	16
10	$\frac{1.27}{13.3}^*$	$\frac{3.74}{39.2}$	$\frac{1.88}{24.1}$	$\frac{2.27}{27.8}$	$\frac{3.75}{39.0}$	$\frac{1.62}{18.6}$
11	-	$\frac{0.77}{7.1}$	$\frac{0.25}{2.7}$	$\frac{0.29}{3.1}$	$\frac{2.49}{22.8}$	$\frac{0.48}{4.7}$
12	-	-	$\frac{0.77}{8.4}$	$\frac{0.32}{3.4}$	$\frac{2.45}{22.4}$	$\frac{0.72}{7.1}$
13	-	-	-	$\frac{0.57}{7.3}$	$\frac{3.75}{40.7}$	$\frac{0.79}{9.5}$
14	-	-	-	-	$\frac{1.53}{15.9}$	$\frac{0.32}{3.7}$
15	-	-	-	-	-	$\frac{1.47}{14.5}$

* в числителе P_0 , в знаменателе F-критерий, все значения F-критерия, приведенные в таблице, статистически значимы ($p < 0.01$)

Исходя из значений структурных коэффициентов функции «1» (табл. 29) и их вербальных характеристик можно заключить, что для венчиков цветков гвоздики Фишера выборки ПП № 10 характерны более высокие значения средней поворотной и билатеральной псевдосимметрии и низкие значения индекса «проективного покрытия» по сравнению с этими же характеристиками венчиков цветков выборки ПП № 15. Выборки ПП № 11, 12, 13, 14 и 16 характеризуются промежуточными значениями этих геометрических характеристик относительно ПП № 10 и 15.

Ошибочно классифицированные наблюдения (цветки) в разной степени представлены во всех выборках, но в наименьшей степени затрагивают ПП № 10 и № 15. Это говорит о том, что цветки этих выборок обладают наиболее отличными геометрическими характеристиками от других (табл. 32).

Таблица 32

Матрица классификации цветков *Dianthus fischeri* из различных выборок

Пробная площадь	10	11	12	13	14	15	16	Априорные вероятности	Процент правильно классифицированных цветков
10	70	1	0	12	4	5	6	0.16	71.43
11	21	1	3	29	6	8	6	0.12	1.35
12	6	0	19	18	19	8	4	0.12	25.68
13	23	1	8	58	13	3	3	0.18	53.21
14	15	0	10	26	29	13	6	0.16	29.29
15	8	0	4	6	10	43	2	0.12	58.90
16	18	0	10	24	8	12	15	0.14	17.24

*значения, находящиеся в закрашенных ячейках, отражают число правильно классифицированных цветков соответствующей выборки

Для оценки точности процедуры классификации с помощью дискриминантных функций относительно случайной классификации, была применена τ -статистика ошибок (Клекка, 1989). Используя данные классификационной матрицы (табл. 32) было рассчитано значение τ -статистики,

составившее 0.40. Это означает, что классификация, произведенная с помощью дискриминантных функций, делает на 40% меньше ошибок, чем ожидалось при случайной классификации.

Таким образом, различия между выборками *D. fischeri* по геометрическим характеристикам венчика цветка статистически значимы, несмотря на то что пробные площади по абиотическим условиям среды, оцененным с помощью экологических шкал Д.Н. Цыганова, различаются незначительно. Это говорит о том, что геометрические характеристики венчика цветка являются достаточно чувствительными и пригодны для выявления биотопических различий. Полученные результаты согласуются с результатами непараметрического дискриминантного анализа.

5.3. Оценка влияния уровня антропогенной нагрузки на геометрические характеристики венчика цветка *Dianthus fischeri*

Следующий этап анализа индикационных свойств геометрических характеристик венчика цветка *D. fischeri* был посвящён оценке влияния уровня антропогенной нагрузки на рассматриваемые показатели. В оценке уровня антропогенной нагрузки было реализовано два подхода: с помощью индекса антропогенной нагрузки и индекса синантропизации.

Индекс антропогенной нагрузки. На первом этапе анализа было проведено зонирование Нижегородской области на основе значений индекса антропогенной нагрузки, который был рассчитан для административных районов с помощью уравнения (1). Для вычисления индекса был использован набор из 11 эколого-экономических базовых показателей государственной статистической отчетности и 3 производных показателей (табл. 33). В экологическом зонировании участвовали 47 из 48 административных районов области, поскольку для территории Сокольского района отсутствуют материалы по оптимальной лесистости. Для вычисления показателей $I_1 - I_7$ использовались усреднённые значения за 10 лет (2003-2013).

Структура эколого-экономических показателей

№ п/п	Наименование, единица измерения	Условные обозначения
<i>Базовые показатели</i>		
1	Выбросы в атмосферу загрязняющих веществ, тыс. т/год	I_1
2	Забор вод (поверхностных и подземных), млн. м ³ /год	I_2
3	Сброс загрязненных вод (неочищенных и недостаточно очищенных), млн. м ³ /год	I_3
4	Процент смывости почв, %	I_4
5	Качество воды источников водоснабжения по санитарно-химическим показателям, % нестандартных проб	I_5
6	Качество воды источников водоснабжения по микробиологическим показателям, % нестандартных проб	I_6
7	Число выявленных несанкционированных свалок, шт.	I_7
8	Лесопокрываемые площади, тыс. га	I_8
9	Площадь ООПТ в районе, тыс. га	I_9
10	Площадь района, тыс. га	I_{10}
11	Уровень оптимальной лесистости, %	$L_{опт}$
<i>Производные показатели</i>		
1	Уровень фактической лесистости, %	$L_{факт}$
2	Эмпирический коэффициент ненарушенности территории ($L_{факт} / L_{опт}$)	α
3	Доля особо охраняемых природных территорий в площади района, отн. ед.	β

Для расчета индекс антропогенной нагрузки абсолютные значения базовых и производных показателей переводили в относительные (безразмерные) путем нормирования на среднее значение данного показателя по области.

Разбиение, полученных для различных районов значений $J_{ан}$, на группы с различной степенью антропогенной нагрузкой проводилось кластерным анализом с использованием метода Уорда, в котором объединение объектов в кластеры происходит с уменьшением суммы квадратов расстояний между каждой точкой (объектом) и средней по кластеру, содержащему этот объект (Халафян, 2007). Этот метод направлен на объединение близко расположенных кластеров, а проверка кластерных решений с использованием многомерного дисперсионного анализа, проведенная Д.Б. Гелашвили и др. (2003), показала, что метод Уорда обладает наилучшей разделительной способностью.

В соответствии с результатами кластеризации все районы были разделены на 4 кластера с различной степенью антропогенной нагрузки (рис. 23).

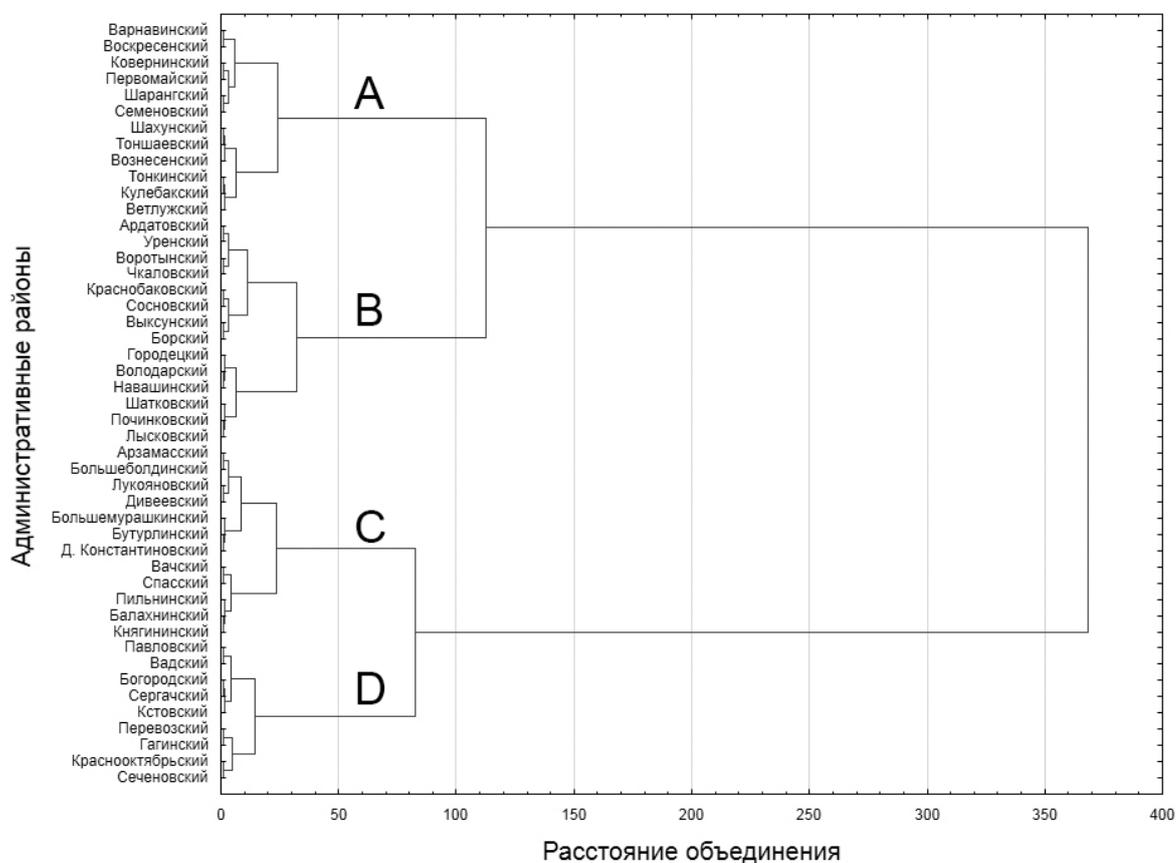


Рис. 23. Кластеризация 47 административных районов Нижегородской области по значениям индекса антропогенной нагрузки ($J_{ан}$) за период 2003-2013 гг.

Каждому кластеру была присвоена вербальная характеристика антропогенной нагрузки и обозначены границы интервалов значений индекса антропогенной нагрузки (табл. 34, рис. 24).

**Иерархия 47 районов Нижегородской области в порядке возрастания
величины индекса антропогенной нагрузки ($J_{ан}$)**

№ п/п	Название района	$J_{ан}$	Кластеры	Характеристика антропогенной нагрузки
1	Варнавинский	0.03	А	Удовлетворительная
2	Воскресенский	0.05		
3	Ковернинский	0.10		
4	Первомайский	0.13		
5	Шарангский	0.14		
6	Семеновский	0.14		
7	Шахунский	0.17		
8	Тоншаевский	0.19		
9	Вознесенский	0.23		
10	Тонкинский	0.24		
11	Кулебакский	0.24		
12	Ветлужский	0.31		
13	Ардатовский	0.36	В	Слабая
14	Уренский	0.40		
15	Воротынский	0.42		
16	Чкаловский	0.42		
17	Краснобаковский	0.58		
18	Сосновский	0.61		
19	Выксунский	0.71		
20	Борский	0.72		
21	Городецкий	0.76		
22	Володарский	0.77		
23	Навашинский	0.77		
24	Шатковский	0.79		
25	Починковский	0.79		
26	Лысковский	0.79		
27	Арзамасский	0.80	С	Умеренная
28	Большеболдинский	0.84		
29	Лукояновский	0.90		
30	Дивеевский	0.92		
31	Большемурашкинский	0.99		
32	Бутурлинский	1.01		
33	Д. Константиновский	1.02		
34	Вачский	1.17		
35	Спасский	1.20		
36	Пильнинский	1.29		
37	Балахнинский	1.36		
38	Княгининский	1.42		
39	Павловский	1.47	D	Сильная
40	Вадский	1.70		
41	Богородский	1.86		
42	Сергачский	1.92		
43	Кстовский	2.18		
44	Перевозский	2.51		
45	Гагинский	2.64		
46	Краснооктябрьский	4.48		
47	Сеченовский	5.32		

Характеристика административных районов по степени антропогенной нагрузки

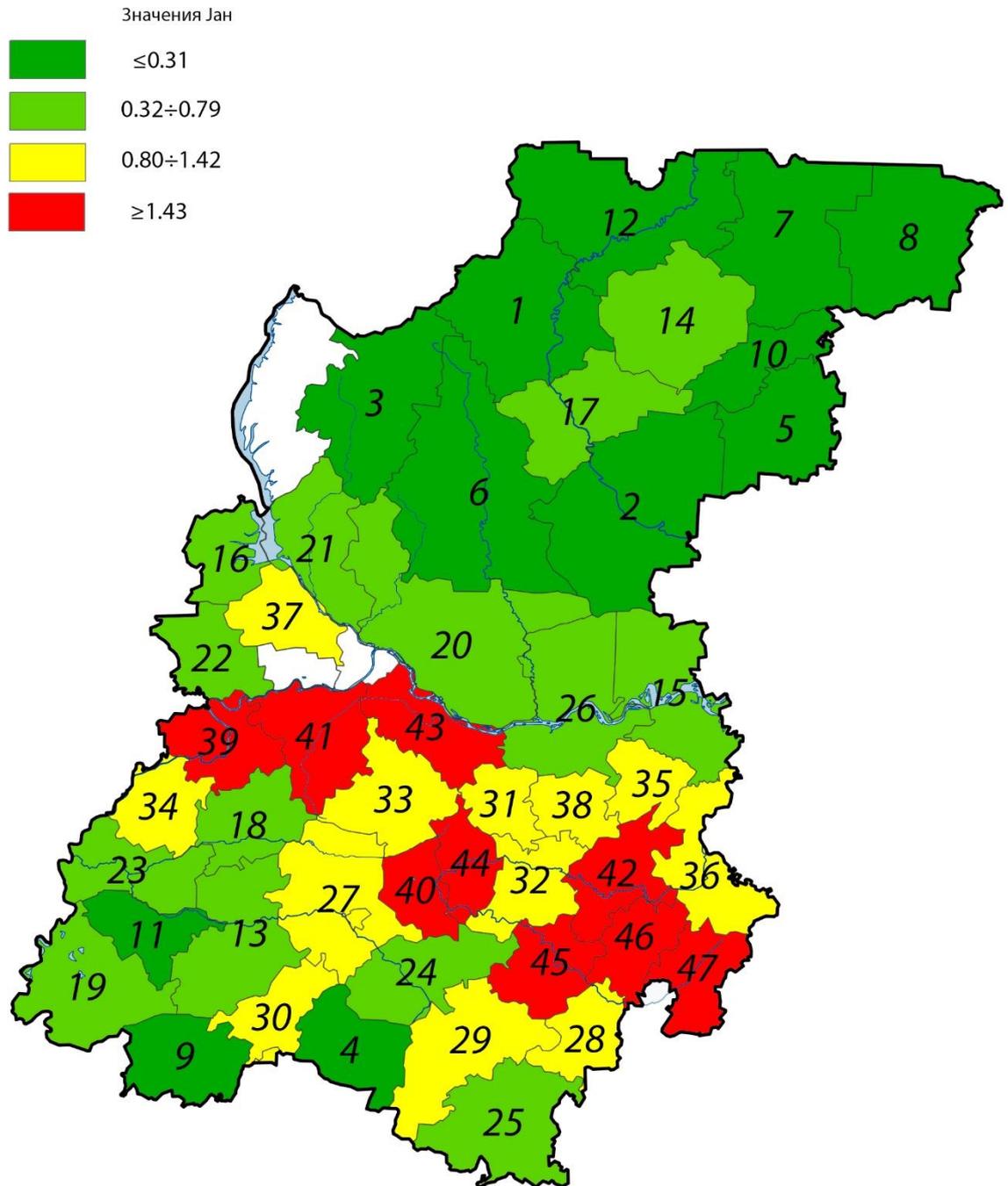


Рис. 24. Распределение антропогенной нагрузки по административным районам Нижегородской области (нумерация районов соответствует нумерации в табл. 34)

В кластере А с удовлетворительной антропогенной нагрузкой, включающем 12 районов, 9 районов (Варнавинский, Воскресенский, Ковернинский, Шарангский, Семеновский, Шахунский, Тоншаевский, Тонкинский, Ветлужский) относятся к заволжской части Нижегородской области. Здесь значительную часть земель занимают лесные массивы, слабо развито сельское хозяйство вследствие природных условий подзоны тайги (Природа..., 1974) и немногочисленны промышленные предприятия. В кластер D (9 районов) с сильной антропогенной нагрузкой включены районы с развитым промышленным (Павловский, Богородский, Кстовский) и сельскохозяйственным производством (Сергачский, Перевозский, Краснооктябрьский, Сеченовский). Наибольшее число районов сосредоточилось в кластерах В и С (14 и 12 соответственно) со слабой и умеренной антропогенной нагрузкой. Последнее свидетельствует в пользу того, что в общем и целом экологическая обстановка в Нижегородской области благоприятная.

Таким образом, удовлетворительной, слабой и умеренной антропогенной нагрузкой характеризуются 38 административных районов Нижегородской области из 47, что составляет 81 %. Районы с удовлетворительной антропогенной нагрузкой в основном принадлежат северной части Заволжья – подзоне тайги. Сильная антропогенная нагрузка отмечена в центральных районах Предволжья с развитым промышленным и сельскохозяйственным производством (9 административных районов), где в значительной степени сведены лесные массивы.

На следующем этапе работы была проведена оценка различий геометрических характеристик венчиков цветков *D. fischeri* отобранных из административных районов Нижегородской области с различной степенью антропогенной нагрузки. Для этого, из имеющегося набора пробных площадей (ПП № 2-16), были отобраны те, которые располагались в наиболее контрастных условиях, а именно располагающиеся в районах, относящихся к кластерам В — ПП № 2 (Лысковский р-н), ПП № 3 (Борский р-н), ПП № 5 и 6 (Навашенский р-н) и D — ПП № 8 (Перевозский р-н) и ПП № 9 (Кстовский р-н) (табл. 35). Кластер А представлен единственной выборкой ПП № 7 (Кулебакский р-н), что не является репрезентативной характеристикой данного кластера.

Таблица 35

Геометрические характеристики венчика цветка *Dianthus fischeri*

Выборка	Количество цветов в выборке	Геометрические характеристики				Кластер
		Показатель поворотной псевдосимметрии (η_r)	Показатель билатеральной псевдосимметрии (η_b)	Индекс изрезанности венчика цветка (I_r)	Индекс «проективного покрытия» (I_{pc})	
2	63	0.742 ± 0.008	0.784 ± 0.008	2.98 ± 0.05	0.423 ± 0.008	В
3	106	0.723 ± 0.007	0.793 ± 0.006	3.03 ± 0.04	0.448 ± 0.007	В
4	99	0.786 ± 0.007	0.821 ± 0.007	2.63 ± 0.04	0.397 ± 0.007	С
5	39	0.797 ± 0.011	0.825 ± 0.010	2.55 ± 0.06	0.366 ± 0.011	В
6	33	0.778 ± 0.008	0.808 ± 0.009	3.01 ± 0.08	0.373 ± 0.009	В
7	44	0.763 ± 0.013	0.795 ± 0.014	2.69 ± 0.07	0.397 ± 0.012	А
8	95	0.815 ± 0.006	0.848 ± 0.005	2.45 ± 0.04	0.324 ± 0.006	Д
9	45	0.738 ± 0.010	0.784 ± 0.012	3.00 ± 0.06	0.421 ± 0.010	Д
10	98	0.812 ± 0.005	0.849 ± 0.003	2.61 ± 0.04	0.305 ± 0.005	С
11	74	0.786 ± 0.008	0.821 ± 0.007	2.87 ± 0.05	0.353 ± 0.008	С
12	74	0.759 ± 0.006	0.804 ± 0.007	3.00 ± 0.06	0.396 ± 0.007	С
13	109	0.803 ± 0.005	0.839 ± 0.005	2.89 ± 0.04	0.345 ± 0.006	С
14	99	0.761 ± 0.006	0.810 ± 0.006	3.01 ± 0.04	0.379 ± 0.006	С
15	73	0.708 ± 0.007	0.780 ± 0.007	3.03 ± 0.04	0.412 ± 0.007	С
16	87	0.769 ± 0.005	0.822 ± 0.005	2.81 ± 0.03	0.369 ± 0.006	С

Таблица 36

Сравнение геометрических характеристик венчиков цветков *Dianthus fischeri* отобранных на территории административных районов Нижегородской области с различной степенью антропогенной нагрузки с помощью критерия Манна-Уитни

Геометрические характеристики	Средние значения геометрических характеристик в кластере		Сумма рангов для геометрических характеристик в кластере		Статистические показатели	
	В	Д	В	Д	U	p
η_r	0.747 ± 0.005	0.790 ± 0.006	40140	32631	10979	<0.001
η_b	0.798 ± 0.004	0.827 ± 0.006	40832	31939	11671	<0.001
I_r	2.935 ± 0.029	2.624 ± 0.040	52033	20737	10867	<0.001
I_{pc}	0.418 ± 0.005	0.355 ± 0.006	53733	19038	9168	<0.001

Результаты анализа, приведенные в таблице 36, позволяют заключить, что венчики цветков *D. fischeri* собранные в районах со «слабой» (кластер В) антропогенной нагрузкой статистически значимо отличаются от цветков, собранных в районах с «сильной» (кластер Д) антропогенной нагрузкой по всем геометрическим показателям. С увеличением антропогенной нагрузки происходит

увеличение показателей псевдосимметрии (η_r , η_b) и снижение индексов изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}).

Индекс синантропизации. В качестве дополнительного подхода к оценке уровня антропогенной нагрузки был использован индекс синантропизации как мера антропогенной трансформации фитоценозов. Он отражает долю синантропных видов от всего флористического состава сообщества исследуемого фитоценоза. Рассматриваемый критерий, как пишет П.Л. Горчаковский (1985), может успешно применяться для оценки степени деградации растительных сообществ и используется рядом авторов (Горчаковский, 1999; Коробейникова, 2006; Багрикова, 2010).

Разделение фитоценозов (табл. 37), на группы с различной степенью антропогенной трансформации, проводилось на основе значений индекса синантропизации с использованием кластерного анализа (метод Уорда).

Таблица 37

Характеристика фитоценозов с участием *Dianthus fischeri*

Пробная площадь	Ассоциация	Общее число видов в фитоценозе	Число синантропных видов	Индекс синантропизации, %
2	Сосняк неморальный	20	1	5
3	Сообщество ивы пепельной с сорно-луговым травостоем	23	8	34.8
4	Сообщество вейника наземного и осокой ранней	19	8	42.1
5	Боровой пустырь с сорно-луговым травостоем	29	7	24.1
6	Сосняк наземнейниковый	21	0	0
7	Сообщество вейника наземного	20	4	20
8	Сорно-луговое сообщество с доминированием синяка обыкновенного	15	9	60
9	Сосняк неморальный с сорно-луговым травостоем	33	11	33.3
10	Сосняк тонкополевичный	27	7	25.9
11	Сосняк брусничный орляково-ландышевый	22	1	4.5
12	Боровой пустырь с борovo-сорно-луговым травостоем	24	9	37.5
13	Боровой пустырь с сорно-луговым травостоем	14	7	50
14	Сосняк брусничный наземнейниковый	27	1	3.7
15	Сосняк березовый с лугово-боровым травостоем	19	4	21.1
16	Сосняк еловый наземнейниковый	28	2	7.1

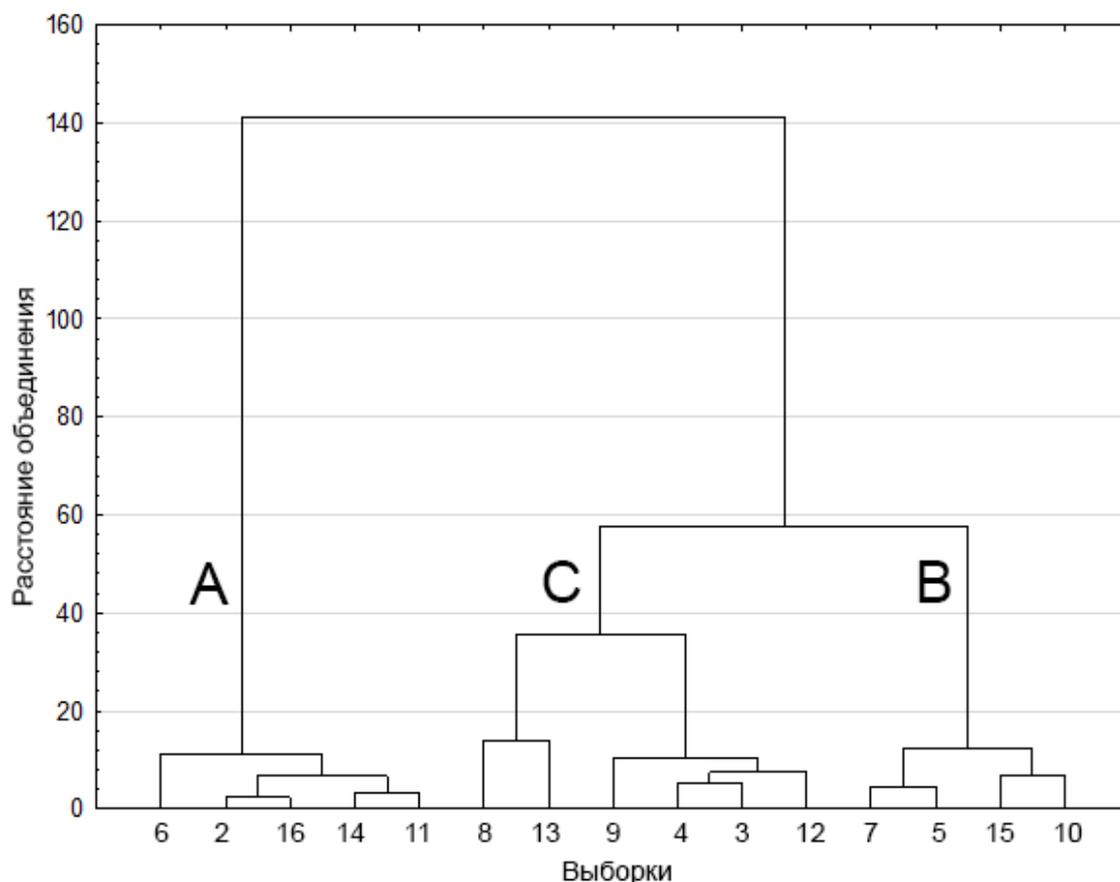


Рис. 25. Кластеризация фитоценозов по значениям индекса синантропизации:
А, В, С – выделяемые кластеры

В соответствии с результатами кластеризации исследуемые фитоценозы были разделены на 3 кластера с различной степенью антропогенной трансформации (рис. 25). Каждому кластеру была присвоена вербальная характеристика антропогенной нагрузки и обозначены границы интервалов значений индекса синантропизации, соответствующих каждому кластеру (табл. 38).

Таблица 38

Характеристика кластеров с различной степенью синантропизации растительных сообществ

Кластер	Характеристика антропогенной нагрузки	Значения индекса синантропизации
А	слабая	<13.6
В	умеренная	13.7÷29.6
С	сильная	>29.7

Результаты анализа, приведенные в таблице 39, позволяют заключить, что венчики цветков *D. fischeri* произрастающие в фитоценозах со «слабой» (кластер А) антропогенной трансформацией статистически значимо отличаются от цветков, собранных в районах с «сильной» (кластер D) антропогенной нагрузкой по всем геометрическим показателям кроме индекса «проективного покрытия» (I_{pc}). Также, как и в случае с индексом антропогенной нагрузки ($J_{ан}$) при увеличении степени антропогенной трансформации фитоценоза происходит увеличение показателей псевдосимметрии (η_r , η_b) и уменьшение индекса изрезанности (I_r).

Таблица 39

Сравнение геометрических характеристик венчиков цветков *Dianthus fischeri* произрастающих в фитоценозах с различной степенью антропогенной трансформации с помощью критерия Манна-Уитни

Геометрические характеристики	Средние значения геометрических характеристик в кластере		Сумма рангов для геометрических характеристик в кластере		Статистические показатели	
	А	С	А	С	U	p
η_r	0.767 ± 0.003	0.774 ± 0.003	149531	241639	85985	0.032
η_b	0.811 ± 0.003	0.818 ± 0.003	147690	243480	84144	0.008
I_r	2.928 ± 0.022	2.814 ± 0.021	170484	220686	81030	<0.001
I_{pc}	0.378 ± 0.003	0.385 ± 0.003	153323	237847	89777	0.259

Таким образом, можно заключить, что геометрические характеристики венчика цветка *D. fischeri* являются чувствительными к антропогенной нагрузке и пригодны для индикации состояния окружающей природной среды. Сделанный вывод хорошо согласуется с известными положениями об информационном значении стабильности развития биоиндикаторов, оцениваемых по разным аспектам нарушения симметрии в онтогенезе: флуктуирующей асимметрии или поворотной псевдосимметрии (Захаров и др., 2001; Гелашвили и др., 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известно, что происхождение цветка остается одной из сложнейших проблем эволюционной морфологии растений (Заренков, 2009). Большинство ученых согласны с точкой зрения, что по крайней мере чашелистики и лепестки происходят от листьев которые сместились к верхушке стебля. Таким образом изоморфизм венчика указывает, что расположение лепестков в какой-то мере вызвано изоморфизмом филлотаксиса. Как указывают Д.Б. Гелашвили и др. (2010) термины “симметричный” и “асимметричный”, применяемые в отношении к цветкам от Линнея (Linnaei, 1751; цит. по: Линней, 1989) до настоящего времени, практически целиком основываются на ощущениях естествоиспытателя, полагающегося на свои органы чувств. Однако не все цветки, кажущиеся нам “симметричными” или “асимметричными”, являются таковыми в полном объеме этих терминов. Действительно и те, и другие являются “псевдосимметричными”, но в разной степени, следовательно, количественная оценка степени симметричности может явится мерой их различия. Подчеркнем, что геометрические характеристики биологических структур, в частности симметрия и псевдосимметрия, как правило, определяют лишь необходимые условия наличия тех или иных свойств данного биообъекта. Поэтому успех применения геометрических методов в биологии возможен лишь вместе с биологическими представлениями и методами. Наиболее существенным результатом предложенного Д.Б. Гелашвили и др. (2010) и использованного в нашей работе подхода является возможность количественной оценки псевдосимметрии биообъектов относительно преобразований любого типа с практически неограниченной степенью подробности. В свою очередь количественные подходы дают возможность максимально объективизировать характеристики биообъектов, получить корректные статистические оценки, автоматизировать процедуру расчета зеркальной или поворотной псевдосимметрии как для однородно закрашенного объекта, так и с учетом его тонких особенностей. Наконец, как было показано в ряде работ (Гелашвили и др., 2010; Нижегородцев, 2010) количественные подходы являются необходимой

предпосылкой возможности применения теории групп для описания псевдосимметрии биообъектов. Теория групп позволяет теоретически предсказать возможные виды симметрии биообъектов, оптимизирует число операций, относительно которых необходимо рассчитывать степень инвариантности биоиндикаторов в процедуре биомониторинга. Для развития биосимметрики (Заренков, 2009) как одного из эффективных инструментов познания закономерностей структурной организации биообъектов теория групп, безусловно, является необходимым математическим аппаратом. Поэтому адаптация теории групп к описанию симметрии биообъектов (биосимметрики) важна не только в фундаментальном плане, но и в практическом — для целей биомониторинга.

Подводя основные итоги работы, можно заключить, что геометрические характеристики венчика актиноморфного цветка такие как показатели поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b), индексы изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}), позволяют получить интегральную характеристику формы венчика на плоскости и наряду с другими подходами к оценке формы биообъектов (геометрической морфометрией (Gómez, Perfectti, 2010; Savriama et al., 2012) и фрактальной геометрией (Herrera, 2006; Bruno, 2008)) являются достаточно информативными и пригодны для использования в качестве индикационных. Так, многомерный дискриминантный анализ геометрических характеристик венчика актиноморфного цветка культурных форм *Primula* × *polyantha* позволил построить значимую дискриминантную модель и выделить геометрический показатель, который вносит наибольший вклад в дискриминацию культурных форм примулы многоцветковой. Полученное классификационное правило дало возможность выделить как наиболее различающиеся культурные формы примулы – *Atropurpurea* и *Lutea*, так и наиболее близкие – *Alba* и *Flava*.

Наличие функциональной связи между геометрическими характеристиками венчика актиноморфного цветка дает возможность построить регрессионные модели. На примере геометрических характеристик венчика цветка *Dianthus fischeri*, используя возможности парного и множественного

регрессионного анализа, была продемонстрирована возможность оценки значений поворотной псевдосимметрии (η_r) как интегрального показателя геометрии актиноморфного цветка на основе значений билатеральной псевдосимметрии (η_b), индексов изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}). Полученное уравнение регрессии статистически значимо ($F = 175.2, p < 0.001$) и описывает 82 % дисперсии показателя поворотной псевдосимметрии (η_r).

Оценка индикационных свойств геометрических характеристик венчика цветка *Dianthus fischeri* показала, что рассматриваемые характеристики обладают достаточной чувствительностью и могут успешно применяться в экологических исследованиях. Так, с помощью метода главных компонент и непараметрического дискриминантного анализа геометрических характеристик венчика цветка *Dianthus fischeri* было показано, что растения, произрастающие в биотопах, однородных по режимам абиотических экологических факторов (шкалы Д.Н. Цыганова), статистически значимо различаются по рассматриваемым показателям.

Нарушения морфофизиологических параметров растений, вызванные антропогенным загрязнением, наиболее ярко проявляются у вегетативных органов растений. Изменения репродуктивной системы не столь очевидны так как генеративные органы растений лучше защищены от воздействия поллютантов (Бадьева, 2014). Как показано в работе, рассматриваемые геометрические характеристики псевдосимметрии актиноморфного цветка *Dianthus fischeri*, чувствительны к изменению уровня антропогенной нагрузки. При его увеличении происходит закономерное изменение формы венчика цветка, которое характеризуется увеличением показателей поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b) и уменьшением индекса изрезанности (I_r) венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri*.

ВЫВОДЫ

1. На основе геометрических характеристик псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка *Primula × polyantha* получена классификационная модель, позволяющая статистически значимо (лямбда Уилкса 0.11, $\chi^2 = 692.9$, $p < 0.001$) дискриминировать культурные формы примулы. Наибольший вклад в дискриминацию вносит индекс изрезанности (I_r).

2. Зависимость поворотной псевдосимметрии (η_r) от билатеральной псевдосимметрии (η_b), изрезанности цветка (I_r) и индекса «проективного покрытия» (I_{pc}) может быть удовлетворительно аппроксимирована линейной моделью ($R^2 = 0.82$): $\eta_r = 0.422 + 0.599 \cdot \eta_b - 0.016 \cdot I_r - 0.332 \cdot I_{pc}$.

3. Для биотопов, характеризующихся однородностью режимов экологических факторов (по шкалам Д.Н. Цыганова), установлена и статистически подтверждена (методом главных компонент и дискриминантным анализом) пригодность геометрических характеристик псевдосимметрии венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri* – поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b) и индекса «проективного покрытия» (I_{pc}) – для выявления биотопических различий.

4. Установлено, что с возрастанием антропогенной нагрузки в масштабах административных районов Нижегородской области ($J_{ан} 0,03 \div 5,32$) происходит увеличение значений показателей поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b), но уменьшение индексов изрезанности (I_r) и «проективного покрытия» (I_{pc}) венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri*.

5. Показано, что увеличение антропогенной трансформации фитоценозов, оцениваемое по индексу синантропизации ($0 \div 60\%$), приводит к возрастанию значений показателей поворотной (η_r) и билатеральной псевдосимметрии (η_b), уменьшению индекса изрезанности (I_r), но не оказывает влияния на индекс «проективного покрытия» (I_{pc}) венчика актиноморфного цветка *Dianthus fischeri*.

СПИСОК ЦИТИРОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Асадулаев, З.М. Фитоиндикационная оценка основных показателей морфолого-анатомических признаков побегов *Platanus orientalis* L. в условиях города Махачкалы / З.М. Асадулаев, З.Р. Рамазанова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2012. — Т. 14. — №. 1(9). — С. 2170–2173.
2. Афанасьев, Ю.А. Мониторинг и методы контроля окружающей среды: Учеб. пособие в двух частях: Часть 2. Специальная / Ю.А. Афанасьев, С.А. Фомин, В.В. Меньшиков и др. — М.: Изд-во МНЭПУ, 2001. — 337 с.
3. Багрикова, Н.А. Синантропизация флоры Крымского Присавашья // Экосистем, их оптимизация и охрана. — 2010. — № 2. — С. 3–8
4. Бадьева, Е. Загрязняющие вещества снижают продуктивность растений / Е. Бадьева [Электронный ресурс] // Элементы большой науки [сайт] — URL:<http://elementy.ru/genbio/synopsis?artid=302> (дата обращения 21.04.2014)
5. Безель, В. С. Трофические уровни мелких млекопитающих: мультиэлементный состав и токсическая нагрузка / В.С. Безель, С.В. Мухачева // Поволжский экологический журнал. — 2012. — № 1. — С. 3–13
6. Беклемишев, В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных / В.Н. Беклемишев. — М.: Наука, 1964. — Т. 1. 432с. — Т. 2. 446 с.
7. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем: Пер. с нем. / Под ред. Р. Шуберта. — М.: Мир, 1988. — 350 с.
8. Бондарева, Ю.А. К истории развития биоиндикации от античности до начала XX в. / Ю.А. Бондарева // Актуальные проблемы экологии и природопользования. Сб. науч. тр. — М.: РУДН — Вып. 11. — 2009. — 304 с.
9. Бурлакова, Е.Б. Перекисное окисление липидов мембран и природные антиоксиданты / Е.Б. Бурлакова, Н.Г. Храпова // Успехи химии. — 1985. — Т. 54. — № 9. — С. 1540–1558
10. Быков, О.Д. Бескамерный способ изучения фотосинтеза: методические указания / Быков О. Д. — Л., 1974. — 17 с.
11. Вейль, Г. Симметрия / Г. Вейль — М.: Наука, 1968. — 191 с.

12. Верещагина, В.А. Влияние антропогенной нагрузки на состояние ценопопуляций орхидей / В.А. Верещагина, Н.Л. Шибанова, М.Г. Антипина // Вестник пермского университета. — 2009. — № 10 (36). — С. 130–135
13. Видякина, А.А. Влияние загрязнения воздуха на состояние древесных растений г. Тюмени / А.А. Видякина, М.В. Семенова // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — 2012. — №. 12. — С. 49–53
14. Викторов, С.В. Введение в индикационную геоботанику / С.В. Викторов, Е.А. Востокова, Д.Д. Вышивкин — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. — 227 с.
15. Викторов, С.В. Индикационная геоботаника: Учеб. пособие / С.В. Викторов, Г.Л. Ремезова — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. — 168 с.
16. Воротников, В.П. Методы фитоиндикации наземных экосистем / В.П. Воротников, М.В. Сидоренко, А.И. Широков // Экологический мониторинг. Методы биомониторинга. — Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 1995. — Ч. 1. — С. 142–183
17. Гальцова, В.В. Практикум по водной экологии и мониторингу состояния водных экосистем. Учебное пособие. / В.В. Гальцова, В.В. Дмитриев — СПб. Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2007. — 364 с.
18. Гаммерман, А.Ф. Дикорастущие лекарственные растения СССР / А.Ф. Гаммерман, И.И. Гром — М., 1976. — 286 с.
19. Гашев, С.Н. Тяжелые металлы и радионуклиды как фактор риска для биоты в экологическом мониторинге Тюменской области / С.Н. Гашев, Т.И. Моисеенко // Вестник Тюменского государственного университета. — 2012. — №12. — С. 26–37
20. Гелашвили, Д.Б. Экологические основы биомониторинга / Д.Б. Геашвили // Экологический мониторинг. Методы биомониторинга. — Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 1995. — Ч.1. — С. 5–45
21. Гелашвили, Д.Б. Экологическое зонирование территорий с учетом роли сохранившихся естественных экосистем / Д.Б. Гелашвили, В.А. Басуров, Г.С. Розенберг, А.Я. Моничев, И.И. Пуртов, В.В. Сидоренко // Поволжский экологический журнал. — 2003. — № 2. — С. 99–108

22. Гелашвили, Д.Б. Структурно-информационные показатели флуктуирующей асимметрии билатерально симметричных организмов / Д.Б. Гелашвили, Е.В. Чупрунов, Д.И. Иудин // Журнал общей биологии. — 2004. — Т.65. — №4. — С. 377–385
23. Гелашвили, Д.Б. Влияние лесопатологического состояния березы повислой на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки / Д.Б. Гелашвили, И.В. Лобанова, Е.А. Ерофеева, М.М. Наумова // Поволжский экологический журнал. — 2007. — № 2. — С. 106–115
24. Гелашвили, Д.Б. Приложение теории групп к описанию псевдосимметрии биологических объектов / Д.Б. Гелашвили, Е.В. Чупрунов, М.О. Марычев, Н.В. Сомов, А.И. Широков, А.А. Нижегородцев // Журнал общей биологии. — Т. 71. — №6. — 2010. — С. 497–513
25. Гетманец, И.А. Экологическая характеристика пойменных ивняков реки Урал в пределах степного юга Челябинской области / И.А. Гетманец // Вестник ТвГУ. — 2010. — № 18. — С. 85–96
26. Гланц, С. Медико-биологическая статистика / С. Гланц — М.: «Практика», 1998. — 459 с.
27. Годунова, Е.И. Состояние почвенной мезофауны на полигоне "Агроландшафт" в зависимости от интенсивности антропогенных нагрузок / Е.И. Годунова, М.Б. Патюта // Вопросы современной науки и практики. Университет им. В.И.Вернадского — 2008. — Т.2. — №3 (13). — С. 75–84
28. Горчаковский, П.Л. Фитоиндикация условий среды и природных процессов высокогорья / П.Л. Горчаковский, С.Г. Шиятов — М.: Наука, 1985. — 209 с.
29. Горчаковский, П.Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов / П.Л. Горчаковский — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1999. — 156с.
30. Гузев, В.С. Перспективы эколого-микробиологической экспертизы состояния почв при антропогенных воздействиях / В.С. Гузев, С.В. Левин // Почвоведение. — 1991. — №9. — С. 50–62

31. Данилова, Н.С. Оценка состояния ценопопуляций *Lilium pensylvanicum* в рекреационной зоне / Н.С. Данилова, Н.С. Иванова, С.З. Борисова, Е.А. Афанасьева // Вестник Северо-Восточного федерального университета. — 2011. — Т. 8. — № 3 — С. 11–16
32. Дрейпер, Н. Прикладной регрессионный анализ, 3-е изд.: Пер. с англ. / Н. Дрейпер, Г. Смит — М.: Издательский дом «Вильямс», 2007. — 912 с.
33. Ерофеева, Е.А. Интенсивность липопероксидации в почках березы повислой, произрастающей в биотопах с различным уровнем автотранспортной нагрузки / Е.А. Ерофеева, М.М. Наумова // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. — 2009. — №. 3. — С. 111–113
34. Ерофеева, Е.А. Взаимосвязь физиолого-морфологических показателей листовой пластинки березы повислой с содержанием в ней тяжелых металлов / Е.А. Ерофеева, М.М. Наумова // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. — 2010. — №. 1. — С. 140–143
35. Жиров, В.К. Взаимодействия структур различных уровней организации и адаптационные стратегии растений / В.К. Жиров, А.Х. Хаитбаев, А.Ф. Говорова, О.Б. Гонтарь // Вестник МГТУ. — 2006. — Т. 9. — №. 5. — С. 725–728
36. Жукова, Л.Б. Оценка экологической валентности основных эколого-ценотических групп: подходы и методы / Л. А. Жукова // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О.В. Смирнова. — М.: Наука, 2004. — Кн. 1. — С. 256-259
37. Заренков, Н.А. Симметрии и гомологии геомерида / Н.А. Заренков // Журн. общ. биологии. — 2005. — Т.66. — №6. — С. 503–521
38. Заренков, Н.А. Биосимметрия / Н.А. Заренков — М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. — 320 с.
39. Захаров, В.М. Асимметрия животных / В.М. Захаров — М.: Наука, 1987. — с. 315
40. Захаров, В. М. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития: методологическое руководство для заповедников / В.М. Захаров, А.С. Баранов, В.И. Борисов, А.В. Валецкий, Н.Г.

- Кряжева, Е.К. Чистякова, А.Т. Чубинишвили — М.: Центр экологической политики России, 2000. — 66 с.
41. Захаров, В.М. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях / В.М. Захаров, Н.П. Жданова, Е.Ф. Кирик, Ф.Н. Шкиль // Онтогенез. — 2001. — Т.32. — №6. — С. 404–421
42. Зверев, А.А. Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины по ведущим экологическим факторам: объекты, материалы и методические основы / А.А. Зверев, Л.Г. Бабешина // Вестник Томского государственного университета. — 2009. — №. 325. — С. 167–173
43. Земляной, А.А., Морфофизиологические и биохимические адаптации *Arodemus sylvaticus* (Mammalia, Rodentia) к техногенной трансформации среды. / А.А. Земляной, М.В. Шульман // Вестник Днепропетровского университета — 2003. — № 1. — С. 167–170
44. Зенкевич, Л.А. Биологическая структура океана / Л.А. Зенкевич // Зоол. журн. — 1948. — Т. 27, — вып. 2. — С. 113–124
45. Зиятдинова, К.З. Морфология листьев и побегов дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях загрязнения окружающей среды (на примере уфимского промышленного центр/ К.З. Зиятдинова, Р.В. Уразгильдин, А.В. Денисова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. — 2012. — Т. 14. — №1(6) — С. 1466–1469
46. Иванова, Н.А. Эколого-физиологические механизмы адаптации некоторых видов ив в различных условиях обитания на территории Среднего Приобья: Монография. / Н.А. Иванова, Р.Н. Костюченко— Нижневартовск. Изд-во Нижневарт. гуманит. ун-та, 2011. — 163 с.
47. Ивантер, Э.В. Элементарная биометрия: учебное пособие / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов — Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. — 104 с.
48. Ибрагимов, А.К. Экосистемы: антропогенный стресс, адаптация и стабилизация. Пособие для учителей и педагогов дополнительного образования / А.К. Ибрагимов, Р.Д. Хабибуллин, А.А. Ибрагимов, М.А. Патова — Нижний Новгород, Издательство ННГУ, 1998. — 104 с.

49. Израэль, Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. / Ю.А. Израэль — М.: Гидрометеиздат. Моск. отделение, 1979. — 375 с.
50. Каплин, В.Г. Биоиндикация состояния экосистем. Учеб. пособие для студентов биол. специальностей ун-тов и с.-х. вузов / В.Г. Каплин — Самарская ГСХА. Самара, 2001. — 143 с.
51. Клекка, У.Р. Дискриминантный анализ / У.Р. Клекка // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ — Пер. с англ. — М.: Финансы и статистика, 1989. — С. 78—138
52. Комарова, Т.А. Региональные экологические шкалы для лесной растительности Дальнего Востока / Т.А. Комарова, Е.В. Тимощенкова, Н.Б. Прохоренко, Л.Я. Ащепкова, А.Н. Яковлева, Ю.Н. Судаков, В.П. Селедец — Владивосток: Дальнаука, 2003. — 277 с.
53. Коробейникова, В.П. Изменение послелесных лугов Ильменского заповедника (Южный Урал) под влиянием выпаса / В.П. Коробейникова // Известия Челябинского научного центра — 2006. — № 1 (31). — С. 102–105
54. Корчагин, А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника — Т. 3 — М.— Л., 1964. — 530 с.
55. Красногорская, Н.Н. Лихеноиндикационные шкалы оценки качества атмосферного воздуха / Н.Н. Красногорская, С.Е. Журавлева, Г.Р. Миннуллина // Фундаментальные исследования. — Москва, «Академия естествознания», 2004 — № 5. — с. 38-42
56. Курганова, Л.Н. Перекисное окисление липидов — одна из возможных компонент быстрой реакции на стресс / Л.Н. Курганова // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского — 2001. — С. 74–76
57. Курочкина, М.А., Малюта О.В., Туев А.С. Фитоиндикация в оценке качества водных объектов / М.А. Курочкина, О.В. Малюта, А.С. Туев // Научный журнал КубГАУ. — №91(07). — 2013. — С. 1–11
58. Кюри, П. Избранные труды. / Кюри П. — М.; Л: Наука. 1985. — С. 95–113

59. Левина, А.А. Растительные тест-системы в оценке состояния окружающей среды / А.А. Левина, М.В. Трушин, А.А. Ратушняк // Сборник научных трудов Sworld по материалам международной научно-практической конференции. — 2012. — Т. 28. — №. 2. — С. 50-54
60. Линней К. Философия ботаники / К. Линней — М. Наука 1989, пер. с лат. под ред. М.Э. Кирпичникова. — 456 с.
61. Логинов, В.В. Фенотипическая изменчивость и цитогенетические характеристики природных популяций зеленых и бурых лягушек, обитающих на антропогенно-трансформированных и заповедных территориях. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. / В.В. Логинов — Н.Новгород, 2004. 24с.
62. Маркелов, И.Н. Регрессионный анализ показателей геометрии цветка гвоздики Фишера (*Dianthus fischeri* Spreng.) из различных биотопов нижегородской области / И.Н. Маркелов, А.А. Нижегородцев, Д.Б. Гелашвили // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. — № 2(3). — 2012. — С. 145–148
63. Миркин, Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б.М. Миркин — М.: Наука, 1985 — 137 с.
64. Миркин, Б.М. Что такое растительные сообщества / Б.М. Миркин — М.: Наука, 1986. — 159 с.
65. Млехова, О.П. Биологический контроль окружающей среды: биоиндикация и биотестирование: учебное пособие для студентов высших учебных заведений / Млехова О.П., Егорова Е.И., Евсеева Т.И. и др.; под. ред. Млеховой О.П. и Егоровой Е.И. — М.: Издательский центр «Академия», 2007. — 288 с.
66. Мокров, И.В. Биоиндикационное значение флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в рекреационных зонах крупного промышленного центра и на особо охраняемой природной территории (на примере нижегородской области). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. / И.В. Мокров — Н.Новгород, 2005. — 24с.
67. Неверова, О.А. Морфометрическая и дендрохронологическая диагностика состояния древесных насаждений как способ индикации загрязнения

- урбанизированной среды / О.А. Неверова // Успехи современного естествознания. — № 1. — 2002. — С. 57–64
68. Неверова, О.А. Применение фитоиндикации в оценке загрязнения окружающей среды / О.А. Неверова // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». — 2009. — Т. 1. — №. 1. — С. 82-92
69. Неверова, О.А. Фотосинтетическая способность древесных растений как индикатор суммарного загрязнения атмосферного воздуха городской среды / О.А. Неверова, О.Л. Цандекова // Сибирский экологический журнал — № 2. 2010. — С. 193–196
70. Нижегородцев, А.А. Псевдосимметрия растительных объектов как биоиндикационный показатель: теоретическое обоснование, автоматизация оценок, апробация. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. / А.А. Нижегородцев — Н.Новгород, 2010. — с. 24
71. Николаевский, В.С. Некоторые анатомо-физиологические особенности древесных растений в связи с их газоустойчивостью в условиях медеплавильной промышленности Среднего Урала. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. / В.С. Николаевский — Свердловск, 1964. — 40 с.
72. Николаевский, В.С. Биологические основы газоустойчивости растений / В.С. Николаевский — Новосибирск: Наука, 1979. — 275 с.
73. Николаевский, В. С., Николаевская Т. В. Методика определения предельно допустимых концентраций вредных газов для растительности. — М., 1988. — 15 с.
74. Опекунова, М.Г. Биоиндикация загрязнений: учебное пособие / М.Г. Опекунова — СПб.: Издательство С.-Петербургского ун-та, 2004. — 266 с.
75. Опекунова, М.Г. Диагностика техногенной трансформации ландшафтов на основе биоиндикации. Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. / М.Г. Опекунова — Санкт-Петербург, 2013. — 36 с.
76. Петров, В.В. Жизнь леса и человека / В.В. Петров — М.: Наука, 1985 — 132 с.
77. Петухов, С.В. Высшие симметрии, преобразования и инварианты в биологических объектах/ С.В. Петухов // Система. Симметрия. Гармония. М.: Мысль, 1988. — С. 260–274

78. Платонов, А.Н. Количественная оценка ихтиофауны реки Унжа / А.Н. Платонов // Вестник Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова. — 2010. — №4. — С. 5-7
79. Полевая геоботаника: [в 4 т.]. / под общ. ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. — Т. 3. — М.; Л.: Наука, 1964. — 530 с.
80. Полявина, О.В. Биоиндикация природных и техногенных мутагенов в среде на примере грызунов Уральского региона. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. / О.В. Полявина — Екатеринбург, 2003. — 24 с.
81. Природа Горьковской области — Горький: Волго-Вятское кн. изд-во. 1974. — 416 с.
82. Радаев, А.А. Биоэкологические закономерности стабильности развития пчелы медоносной *Apis mellifera* L. и их применение в биомониторинге: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. / А.А. Радаев — Н.Новгород, 2001. — 21 с.
83. Радченко, Н.М. Методы биоиндикации в оценке состояния окружающей среды: Учебно-методическое пособие / Н.М. Радченко, А.А. Шабунин — Вологда: Издательский центр ВИРО, 2006. — 148 с.
84. Раменский, Л.Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипов — М.: Сельхозгиз., 1956. — 472 с.
85. Реброва, О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение прикладных программ STATISTICA / О.Ю. Реброва — М., МедиаСфера, 2003. — 312 с.
86. Романова, Е.Б. Мониторинг состояния иммунной системы зеленых лягушек рода *Rana* в условиях антропогенной трансформации городской среды / Е.Б. Романова // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. — № 1. — 2010. — С.131–134
87. Сафонова, О. В. Предварительная оценка влияния экологических условий на формирование различных признаков лилий [в условиях Сибири] / О.В. Сафонова, Н.И. Булычева // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: материалы

- Международ. конф. (Горно-Алтайск, 22-26 сент. 2008 г.). — Горно-Алтайск, 2008. — Ч. 1. — С. 280–282
88. Селедец, В.П. Применение экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке / В.П. Селедец // Комаровские чтения. Владивосток, 1976. — Вып. 24. — С. 62–78
89. Селедец, В.П. Экологические шкалы для ботанических исследований в муссонном климате дальнего востока России / В.П. Селедец // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. — 2010. — №. 7. — С. 39–82.
90. Сергейчик, С.А. Древесные растения и оптимизация промышленной среды / С.А. Сергейчик — Мн.: Наука и техника, 1984. — 168 с.
91. Сидоренко, В.В. Лесные ресурсы, растительный и животный мир, их рациональное использование и воспроизводство с учетом экологической роли лесов / В.В. Сидоренко // Концепция Российской государственной экологической программы «Охрана окружающей среды и рациональное использование ресурсного и хозяйственного потенциала Волжско-Северокаспийского региона (Возрождение Волги)». — Горький: Мин. науки, высш. шк. и техн. политики России, 1992. — С. 82–83
92. Скобельцина, А.В. Биоэкологические особенности адаптации древесных растений в условиях урбанизированных территорий (на примере г. Чита). Дисс. ... канд. биол. наук. / А.В. Скобельцина. — Чита, 2011. — 120 с.
93. Собчак Р.О. Особенности произрастания растений на урбанизированной территории / Р.О. Собчак, О.В. Папина // Природные комплексы Майминского района Республики Алтай. Коллективная монография. Горно-Алтайск: РИО, 2006а. — 200 с.
94. Собчак, Р.О. Фитоиндикация окружающей среды г. Горно-Алтайска / Р.О. Собчак, О.В. Папина // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы II региональной научно-практической конференции. — Горно-Алтайск, 2006б. — С. 124–126

95. Собчак, Р.О. Оценка экологического состояния рекреационных зон методом флуктуирующей асимметрии листьев *Betula pendula* Roth. / Р.О. Собчак, Т.Г. Афанасьева, М.А. Копылов // Вестник ТГУ. — 2013. — № 368. — С. 195–199
96. Солнцева, М.П. Влияние промышленного и транспортного загрязнения среды на репродукцию семенных растений / М.П. Солнцева, К.П. Глазунова // Журнал общей биологии. — 2010. — Т. 71. — № 2. — С. 163–175
97. Струппуль, Н.Э. Исследование нефтеокисляющей способности морских микроорганизмов *Pseudoalteromonas citrea*, *Pseudoalteromonas elyakovii* и *Oceanisphaera litoralis* / Н.Э. Струппуль, Е.А. Сигида, Н.Н. Трофименко, Е.Р. Коломеец, Н.А. Снопкова, А.А. Дворник // Электронный научный журнал Нефтегазовое дело. — 2009. — №. 2. — С. 1–16
98. Ткачев, С.В. Роль окислительного стресса в механизме токсического действия фунгицидной композиции на основе солей меди и цинка / С.В. Ткачев // Белорус. мед. журн. — 2004. — №. 1. — С. 84–86
99. Туровцев, В.Д. Биоиндикация: Учеб. пособие / В.Д. Туровцев, В.С. Краснов — Тверь: Твер. гос. ун-т, 2004. — 260 с.
100. Унгурияну, Т.Н. Краткие рекомендации по описанию, статистическому анализу и представлению данных в научных публикациях / Т.Н. Унгурияну, А.М. Гржибовский // Экология человека. №5. 2011. С. 55–60
101. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биологические науки. — 1975. — № 2. — С. 7–33
102. Урманцев, Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии / Ю.А. Урманцев — М.: Мысль, 1974. — 229 с.
103. Фет, А.И. Группа симметрии химических элементов / А.И. Фет — Новосибирск: Наука, 2010, — 238 с.
104. Филенко, О.Ф. Взаимосвязь биотестирования с нормированием и токсикологическим загрязнением водоемов / О.Ф. Филенко // Водные ресурсы. — 1985. — №3. — С. 130–134

105. Халафян, А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных / А.А. Халафян — Учебник. 3 е изд. — М: ООО «Бином Пресс», 2007. — 512 с.
106. Цаценкин, И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала / И.А. Цаценкин — Душанбе, 1967. — 226 с.
107. Цаценкин, И.А. Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову / И.А. Цаценкин — М., 1970. — 250 с.
108. Цаценкин, И.А. Экологическая оценка пастбищ и сенокосов Памира по растительному покрову / И.А. Цаценкин, А.И. Касач — Душанбе, 1970. 471 с.
109. Цыганов, Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов — М: Наука, 1983. — 197 с.
110. Чиркова, Т.В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям / Т.В. Чиркова // Соросовский образовательный журнал. — 1997. — №. 9. — С. 12–17
111. Чупрунов, Е.В. Основы кристаллографии. / Е.В. Чупрунов, А.Ф. Хохлов, М.А. Фадеев — М.: Издательство Физико-математической литературы, 2004, — 500 с.
112. Шварц, С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в субарктике / С.С. Шварц — Свердловск: Уралский рабочий, 1963. — Т. 1. — 131 с.
113. Шмальгаузен, И.Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Руководство для определения семянных и высших споровых растений / И.Ф. Шмальгаузен — Киев, тип. Т-ва печ. дела и торг. И. Н. Кушнерев и Ко в Москве, Киевск. отд-ние. Т. 2. Двудольные сростнолепестные и безлепестные, однодольные, голосемянные и высшие споровые, 1897. — XVI — 752 с.
114. Шуйский, В.Ф. Биоиндикация качества водной среды, состояния пресноводных экосистем и их антропогенных изменений / В.Ф. Шуйский, Т.В. Максимова, Д.С. Петров // Сб. научн. докл. VII междунар. конф. "Экология и развитие Северо-Запада России" — С.-Петербург, 2–7 авг. 2002 г. – СПб.: Изд-во МАНЭБ, 2002 г. — С. 441–451

115. Щеглов, А.И. Грибы–биоиндикаторы техногенного загрязнения / А.И. Щеглов, О.Б. Цветнова // Природа. — 2002. — №. 11. — С. 39–46
116. Юхневич, Г.Г. Микроорганизмы в биоиндикации и биотестировании: лаб. практикум / Г.Г. Юхневич, И.М. Колесник — Гродно: ГрГУ, 2012. — 51 с.
117. Alquezar, R. The use of the brown macroalgae, *Sargassum flavicans*, as a potential bioindicator of industrial nutrient enrichment / R. Alquezar, L. Glendenning, S. Costanzo // Marine pollution bulletin. — 2013. — V. 77 (1). — P. 140–146
118. Bååh, E. Effect of metal-rich sludge amendments on the soil microbial community / E. Bååh, M. Diaz-Ravina, Å. Frostegard, C. D. Campbell // Appl. Environ. Microbiol. 1998. — V. 64 (1). — P. 238–245
119. Braun-Blanquet, J. Pflanzensoziologie / J. Braun-Blanquet — Wein. — 1964. — №3. — 865 p.
120. Bruno, O. M. Fractal dimension applied to plant identification / O. M. Bruno, R.O. Plotze, M. Falvo, M. Castro // Information Sciences. — 2008. — V. 178 (12). — P. 2722–2733.
121. Clarke, G.M. The genetic basis of developmental stability: 1. Relationships between stability, heterozygosity and genomic coadaptation / G.M. Clarke // Genetica. — 1993. — V. 89. — P. 15–23
122. Didukh, Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya.P. Didukh — Kyiv: Phytosociocentre, 2011. — 176 p.
123. Ellenberg, H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg — Gottingen: Goltze, 1974. — 97 p.
124. Ellenberg, H. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe] / H. Ellenberg, H.EWeber, RDüll, V. Wirth, W. Werner, D. Paulißen // Scripta Geobotanica. Verlag Erich Goltze KG, Göttingen. 1991. — V. 18. — 248 p.
125. Ertsen, A.C.D. Calibrating Ellenberg indicator values for moisture, acidity, nutrient availability and salinity in the Netherlands / A.C.D. Ertsen, J.R.M. Alkemade, M.J. Wassen // Plant Ecology. — 1998. — V. 135 (1). — P. 113-124

126. Frouin, P. Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom benthic communities / P. Frouin // *Marine Ecology Progress Series*. — 2000. — V. 194. — P. 39–53
127. Gómez, J.M. Evolution of complex traits: the case of *Erysimum* corolla shape / J.M. Gómez, F. Perfectti // *International Journal of Plant Sciences*. — 2010. — V. 171 (9). — P. 987-998.
128. Hegazy, A.K. Conservation approach to the demography and dynamics of protected and unprotected populations of the endemic *Ebenus armitagei* in the Western Mediterranean Coast of Egypt / A.K. Hegazy, H.F. Kabiell, L. Boulos, O.S. Sharashy // *Journal for Nature Conservation* — 2010. — V. 18(3). — P. 151–158
129. Herrera, C.M. Selection on complexity of corolla outline in a hawkmoth-pollinated violet / C.M. Herrera // *Evolutionary Trends in Plants*. — 1993. — V. 7 (1). — P. 9–13
130. Iriti, M. Ozone sensitivity of currant tomato (*Lycopersicon pimpinellifolium*), a potential bioindicator species / M. Iriti, L. Belli, C. Nali, G. Lorenzini, G. Gerosa, F. Faoro // *Environmental pollution*. — 2006. — V. 141 (2). — P. 275–282
131. Klingenberg, C.P. Genetics of fluctuating asymmetry: a developmental model of developmental instability / C.P. Klingenberg, H.F. Nijhout // *Evolution* 1999. — V. 53.2 — P. 358–375
132. Kozlov, M.V. Fluctuation asymmetry of birch leaves increases under pollution impact / M.V. Kozlov, B.J. Wilsey, J. Koricheva, E. Haukioja // *Journal of Applied Ecology*. — 1996. — V.33. — P. 489–495
133. Landolt, E. Okologische Zeigerwerts zur Sweizer Flora / E. Landolt // *Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich*. 1977. — H.64. — S. 1–208
134. Lima-de-Faria, A. The atomic basis of biological symmetry and periodicity. // *Biosystems* 43.2 (1997): 115-135
135. Leung, B. Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness / B. Leung, M. R. Forbes // *Oikos*. — 1997. — N 78. — P. 397–405
136. Leung, B. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits / B. Leung, N.R. Forbes, D. Houle // *The American naturalist*. — 2000. — V. 155 (1). — P. 101–115

137. Ludwig, W. Das Rechts–Links Problem im Tierreich und beim Menschen. / W. Ludwig — B.: Springer. 1932. — 496 S.
138. Manning, W.J. Potential bioindicator plant species for ambient ozone in forested mountain areas of central Europe / W.J. Manning, B. Godzik, R. Musselman // Environmental Pollution. — 2002. — V. 119 (3). — P. 283–290
139. Markert, B. Bioindication and Biomonitoring as Innovative Biotechniques for Controlling Heavy Metal Data of the Environment / B. Markert // Department of analytical chemistry, chemical faculty, gdansk university of technology september 19-23, Gdańsk, Poland. — 2010. — P. 44–48
140. Mather, K. Genetical control of stability in development / K. Mather // Heredity. 1953. — V. 7.3 — P. 297–336
141. Nash, T.H. Sensitivity of lichens to sulphur dioxide / T.H. Nash // Bruologist. — 1973. — V. 76. — P. 333–339
142. Palmer, A.R. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns / A.R. Palmer, C. Strobeck // Annual review of Ecology and Systematics. 1986. — V. 17. — P. 391–421
143. Palmer, A.R. Waltzing with asymmetry / A.R. Palmer // BioScience. — 1996. — V. 46 — P. 518–532
144. Parsons, P. A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress / P.A. Parsons // Heredity. — 1992. — N 68. — P. 361–364.
145. Savriama, Y. Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae) / Y. Savriama, J.M. Gómez, F. Perfectti, C.P. Klingenberg // New Phytologist. — 2012. — V. 196 (3). — P. 945–954
146. Shalini, V. Lead toxicity induces peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants / V. Shalini, R.S. Durbey // Plant science. — 2003. — V. 164. — P. 645–655
147. Sawidis, T. Trees as bioindicator of heavy metal pollution in three European cities / T. Sawidis, J. Breuste, M. Mitrovic, P. Pavlovic, K. Tsigaridas // Environmental Pollution. — 2011. — V. 159 (12). — P. 3560–3570

148. Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry / L. Van Valen // *Evolution*. — 1962. — V. 16. — P. 125–142.
149. Zakaria, Z.A. Bacteria as bioindicators for metal contamination / Z.A. Zakaria, J.J. Ahmad, W.A. Ahmad // *Biomonitoring of Tropical Coastal Ecosystems*. University of Malaya Maritime Research Centre. Kuala Lumpur. Malaysia. — 2004. — P. 131–136