

УДК 59.087 + 57.087 + 576.8
DOI: 10.7868/S25001640190408

АНАЛИЗ БИОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ НА ОСНОВЕ СОГЛАСОВАННЫХ КОЭФФИЦИЕНТОВ ЭЛЛИПТИЧЕСКОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ФУРЬЕ

© 2019 г. А.М. Лях¹

Аннотация. Нормированные коэффициенты эллиптического преобразования Фурье используют в качестве числовых описателей форм биологических объектов. При помощи многомерного статистического анализа коэффициентов выясняют меру сходства и различия форм, выделяют группы похожих форм, исследуют изменчивость форм. Однако коэффициенты после нормирования содержат данные о контуре объекта, которые не связаны с формой. Поэтому их анализ приводит к неверным выводам. Для того, чтобы исключить из коэффициентов посторонний шум, их необходимо согласовать. Для этого следует выбрать контур-образец и согласовать с ним характеристики остальных контуров: расположение сторон, положение точки начала и направление обхода контуров. Согласовать контуры помогают: вращение на 180°, изменение направления обхода, перемещение точки начала контура в противоположную часть, зеркальное отражение контура. Для того, чтобы определить, что контуры согласованы, достаточно сопоставить знаки всех идентичных компонент первых и первого компонента вторых гармоник. Если знаки совпадают, контуры согласованы.

Применение метода главных компонент к несогласованным и согласованным коэффициентам контуров 454 прикрепительных крючков моногены показало, что картины распределения форм в двух случаях отличаются. Во втором случае лучше проявилась структура множества форм. Таким образом, согласованность коэффициентов существенно влияет на результат анализа форм.

Ключевые слова: анализ контуров, сравнение форм, гармоника Фурье, метод главных компонент, моногени.

ANALYSIS OF BIOLOGICAL SHAPES ON THE BASIS OF COORDINATED COEFFICIENTS OF ELLIPTIC FOURIER TRANSFORMATION

A.M. Lyakh¹

Abstract. Normalized coefficients of the elliptical Fourier transformation are used as numerical descriptors of the shapes of two-dimensional biological objects. With the help of multivariate statistical analysis of coefficients the measure of similarity and difference of shapes is determined, groups of similar shapes are distinguished, the variability of shapes is investigated. However, the normalized coefficients contain data about the object outline that are not related to its shape, thus that leads to incorrect conclusions. In order to exclude this extraneous noise, it is necessary to coordinate the coefficients or, which is the same, to coordinate the object outlines. To do this, it is necessary to select a template outline and coordinate the characteristics of the other outlines with it: the sides location, the starting point position, and the direction of the outline traversal. The outlines can be coordinated by turning them 180°, changing the traversal direction, moving the starting point of the outline into the opposite part, mirroring the outline. In order to determine that outlines are coordinated, it is sufficient to compare the signs of all identical components of the first and the first component of the second harmonics. If the signs match, the outlines are coordinated. Principal components analysis of the uncoordinated and coordinated coefficients of 454 outlines of the monogenean attachment

¹ Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН» (Federal Research Centre A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russian Federation), Российская Федерация, 299011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2, e-mail: me@antonlyakh.ru

hooks has shown that the patterns of shape distribution are different in two cases. In the second case, the structure of shapes set was better developed. Thus, the coordination of the coefficients significantly affects the result of the shape analysis.

Keywords: analysis of outlines, shape comparison, principal components analysis, Fourier harmonics, monogenea.

ВВЕДЕНИЕ

Идентификация видов – один из важнейших этапов большинства биологических исследований. Видовая идентификация основана на сопоставлении набора признаков организма с признаками, характерными для конкретных типовых таксонов. Признаками являются разнообразные количественные и качественные показатели: от числа морфологических структур до последовательностей нуклеотидов. Для идентификации видов некоторых групп используют морфометрические методы, в которых сравнивают геометрические признаки формы и размеры тела особей или его частей. В этом случае видовая диагностика включает два этапа: подготовительный, на котором формы описывают множеством чисел, и диагностический, когда эти множества используют для многомерного статистического анализа форм.

К морфометрическим методам относится метод анализа контуров, где каждая форма (контур объекта) преобразуется в упорядоченную последовательность чисел, которые содержат полную информацию о форме [1; 2]. В работе рассмотрены особенности применения одного из методов анализа контуров, в котором на подготовительном этапе вычисляются нормированные коэффициенты эллиптического преобразования Фурье (ЭПФ) [3–5].

Процедура нормирования позволяет исключить влияние на коэффициенты некоторых геометрических факторов: положения и поворота контура объекта, положения точки начала контура. По этой причине нормированные коэффициенты ЭПФ считаются пригодными для чистого анализа форм, из которых исключены посторонние геометрические шумы. На этой уверенности основаны выводы большинства работ, в которых использован метод ЭПФ, например [6–9]. Однако исследования [10; 11] показывают, что нормированные коэффициенты содержат геометрический шум, который мешает корректным выводам. Чтобы полностью исключить данные факторы из анализа, необходимо дополнительно преобразовать нормированные коэффициенты. Эта процедура названа согласованием коэффициентов, или согласованием контуров. Два названия эквивалентны, потому что между коэффициентами и контурами существует взаимно однозначное соответствие, вследствие этого изменение одних объектов меняет другие.

Цель исследования – выяснить, как согласование коэффициентов ЭПФ влияет на распределение форм биологических объектов на плоскости главных компонент, разработать критерий быстрой оценки согласованности контуров и описать алгоритм согласования коэффициентов ЭПФ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – формы прикрепительных крючков плоских паразитических червей из класса Моногенеи (Monogenea). С помощью крючков и других прикрепительных органов паразитические черви крепятся и удерживаются на организме хозяина, чаще всего на рыбах [12]. Форма и размер данных структур являются важными диагностическими признаками таксонов моногеней [12; 13].

Материалом для исследования послужили оцифрованные контуры 454 прикрепительных крючков 227 видов моногеней: по одному вентральному и одному дорсальному крючку от особи каждого вида (рис. 1). Контур каждого крючка описан набором двумерных координат точек, последовательно

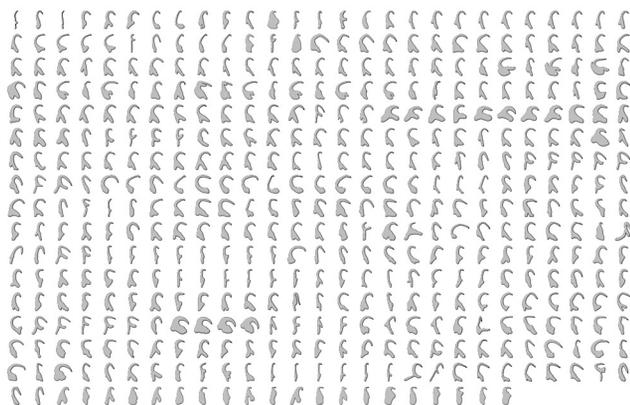


Рис. 1. Контуры 454 прикрепительных крючков 227 видов моногеней.

Fig. 1. Outlines of 454 attachment hooks of 227 monogenean species.

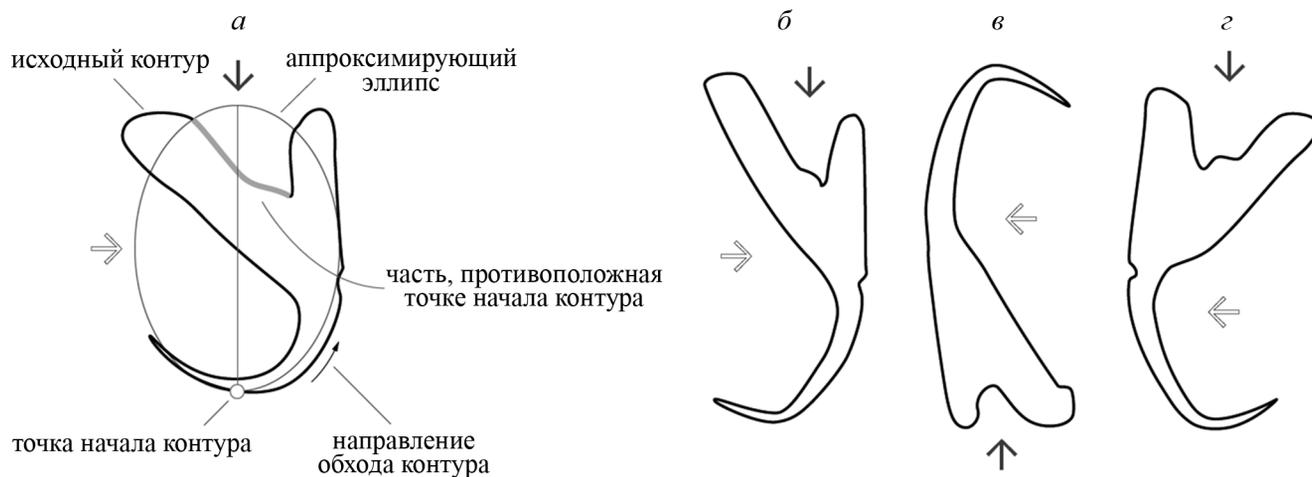


Рис. 2. Одинаковое и разное расположение сторон контуров; темная стрелка соответствует верхней стороне, светлая – левой стороне. *a* – контур-образец, с которым сравнивается расположение сторон остальных контуров, вертикальная линия – главный диаметр аппроксимирующего эллипса; *б* – контур, стороны которого соответствует положению сторон контура-образца; *в-г* – контуры, у которых положение сторон отличается от образца.

Fig. 2. Identical and different orientation of outline sides. Dark arrow indicates the upper side, light arrow indicates the left side. *a* – outline-template, with which the sides of other outlines are compared, the vertical line is the major diameter of the approximation ellipse; *б* – the outline with sides orientation corresponding to the sides orientation of the outline-template; *в-г* – outlines which have the sides oriented differently that in the template.

расставленных вдоль границы объекта. Этот материал любезно предоставил М. Вигнон, который ранее применял его в работе [14].

В работе использовано несколько терминов, требующих пояснения (рис. 2*а*).

Противоположная часть контура – это область контура, которая находится напротив точки начала контура (рис. 2*а*). Сюда переместится точка старта после смещения.

Одинаковое расположение сторон контуров легко объяснить на примере асимметричной формы с выраженными особенностями. У такой формы мы сможем выделить условные верхнюю, нижнюю, левую и правую стороны (рис. 2*а*). Если взять другую форму, напоминающую первую, мы сможем сопоставить стороны первой формы со сторонами второй и понять, как они расположены относительно друг друга. Когда они расположены идентично, тогда верх первой и второй форм будет находиться вверху, левые стороны слева и так далее (ср. рис. 2*а* и 2*б*). В противном случае расположение сторон контуров будет отличаться (ср. рис. 2*а* и 2*в, г*).

Когда формы симметричны или не имеют ярко выраженных сторон, тогда сложно или невозможно понять, как расположены стороны форм относительно друг друга. В этом случае надо сравнивать знаки первых коэффициентов ЭПФ, о чем написано в работе далее.

ЭПФ преобразует координаты точек плоского замкнутого контура в упорядоченный набор нормированных коэффициентов: $\{k_1, k_2, k_3, k_4, \dots\}$. Они содержат детальную информацию о форме. При помощи обратного ЭПФ по коэффициентам можно восстановить форму, которая будет тем больше похожа на исходный объект, чем больше коэффициентов использовано (рис. 3). Так как формулы вычисления и нормирования коэффициентов ЭПФ, а также обратного ЭПФ приведены во множестве публикаций (например, [3; 4; 6–9]), в данной работе они не повторяются.

Коэффициенты не используются сами по себе, а последовательно объединяются в четверки: $\{\{k_1, k_2, k_3, k_4\}, \{k_5, k_6, k_7, k_8\}, \dots\}$. Эти четверки называются гармониками, а коэффициенты, относящиеся к каждой гармонике, – компонентами гармоник.

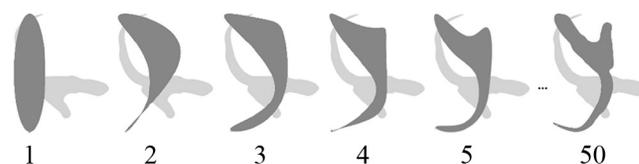


Рис. 3. Зависимость точности восстановления контура от числа гармоник, указанного снизу; светло-серый – исходный контур, темно-серый – восстановленный контур, выровненный по вертикали.

Fig. 3. The dependence between accuracy of outline restoration and the number of used harmonics that is indicated below; the original outline is light gray, the restored outline is dark gray.

Гармоники последовательно пронумерованы. Номер гармоники характеризует ее вклад в описание формы: чем больше номер гармоники, тем более мелкие детали она описывает. Так, самая первая гармоника задает характеристики эллипса. Первая и вторая гармоники образуют фигуру, напоминающую треугольник, а вместе с третьей они формируют аппроксимирующий четырехугольник. С определенного номера совокупность гармоник опишет форму, которая будет очень незначительно отличаться от формы исходного объекта (рис. 3). Эмпирическим путем установлено, что для точного описания сложных форм прикрепительных крючков моногений достаточно использовать 30–50 гармоник [11]. Для любого другого объекта необходимое количество гармоник можно определить по формулам из работы [9] либо подобрать так, чтобы восстановленный контур визуально совпал с исходным.

Эллипс, заданный первой гармоникой, имеет особое значение. Он назван аппроксимирующим эллипсом, потому что его форма является самым первым приближением к форме исходного контура (рис. 2а). Главный (наибольший) диаметр аппроксимирующего эллипса используют для выравнивания контура по вертикали или горизонтали. Для этого по формулам вычисляют угол, на который надо повернуть эллипс так, чтобы его главный диаметр принял вертикальное или горизонтальное положение, и затем поворачивают на этот угол исходный контур. Кроме того, в одну из точек пересечения главного диаметра с границей эллипса с помощью формул перемещают точку начала обхода контура (рис. 2а). Таким образом осуществляется один из этапов нормирования коэффициентов ЭПФ.

Нормирование коэффициентов ЭПФ делает восстановленный контур инвариантным к положению и повороту исходного объекта. Оно выравнивает контур вдоль вертикали или горизонтали, что позволяет единообразно расположить анализируемые контуры. Нормирование помещает точку начала контура на главный диаметр аппроксимирующего эллипса (рис. 2а). Также оно удаляет из коэффициентов данные о размере объекта.

Для вычисления коэффициентов ЭПФ используется программа «Эль-Фурье» [15]. Программа находит нормированные коэффициенты и строит восстановленные контуры, выровненные по вертикали.

Для изучения влияния рассогласованности контуров на значения коэффициентов использовано четыре одинаковых контура прикрепительного крючка моногении. Было вычислено 50 нормированных

гармоник ЭПФ, которые были отображены на плоскости двух первых главных компонент. После были сопоставлены признаки контуров и значения идентичных коэффициентов и сформирован критерий для быстрой оценки согласованности либо рассогласованности контуров.

Программа «Эль-Фурье» помогла согласовать 454 контура прикрепительных крючков моногений, а метод главных компонент позволил сравнить согласованные и несогласованные контуры крючков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласование коэффициентов или контуров – это приведение признаков контуров, не имеющих отношения к форме, к одинаковым значениям. К таким признакам относятся: расположение сторон, направление обхода и положение точки начала обхода контуров (рис. 2а). После согласования стороны всех контуров будут ориентированы одинаково (как на рис. 2а, б), все контуры будут иметь одинаковое направление обхода и стартовые точки всех контуров будут расположены в идентичных участках контуров.

Рассогласованность контуров одинаковой формы влияет на их отображение на плоскость главных компонент. Так, четыре одинаковых контура (рис. 4а) метод главных компонент отобразил в четыре отстоящие друг от друга точки (рис. 4б), тогда как при анализе чистых форм должна была получиться единственная точка. То есть метод главных компонент показал, что форма контуров отличается, но это отличие не связано с формой. Оно вызвано несовпадением упомянутых выше признаков контуров (рис. 4в). Эти признаки необходимо согласовать.

Согласовать контуры можно во время оцифровки. Для этого необходимо начинать построение контуров с идентичных (гомологических) участков объектов и обводить объекты в одинаковом направлении: по или против часовой стрелки [4; 5]. Перед этим следует избавиться от зеркальной симметрии, то есть зеркально отразить объекты так, чтобы их стороны приняли идентичные положения (рис. 2а, б) [10; 16]. Однако данный способ неудобен, когда несколько объектов находятся на одном изображении, и совсем не подходит, если приходится работать с уже готовыми контурами.

Другой способ заключается в согласовании контуров, восстановленных из нормированных коэффициентов ЭПФ. В этом случае порядок оцифровки

не имеет значения. Согласовать контуры помогают вращение, отражение, переориентация и перемещение точки старта восстановленных контуров [11]. Для согласования необходимо выбрать контур-образец и затем подогнать признаки всех остальных контуров к признакам образца.

В результате отображение несогласованных коэффициентов ЭПФ контуров 454 прикрепительных крючков моногены на плоскость главных компонент породило неструктурированное множество форм (рис. 5а). Тогда как после согласования коэффициентов поле форм стало более структурированным, и оно существенно отличается от первого случая (рис. 5б). Некоторые похожие друг на друга формы стали ближе друг к другу, особенно на периферии, а в целом похожие формы имеют тенденцию группироваться вдоль радиальных направлений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мишель Вигнон – автор использованных в работе контуров крючков моногены – брал рисунки прикрепительных крючков из журнала «Systematic Parasitology» и оцифровывал границу при помощи метода автоматической трассировки [14]. Полученные таким способом контуры состоят из 100–3000 точек. В данном случае автор оцифровывал уже зарисованные контуры, тогда как исследователи-паразитологи строят контуры по фотографии объекта. В этом случае ручное поточечное оконтуривание границы – крайне трудоемкая операция. Поэтому для построения контуров предложено использовать кубические кривые Безье [11]. Их строит любой редактор векторной графики.

Каждая кривая Безье состоит из четырех вершин и заменяет большее число точек, расставленных вручную. Общее количество кривых зависит от сложности формы и навыков оператора, оцифровывающего контур. Слишком большое количество коротких кривых, созданных неопытным оператором, часто можно заменить меньшим числом длинных кривых. Для этого разработаны специализированные алгоритмы, реализованные в векторных редакторах. Готовый контур хранится в формате SVG.

Оцифровка контура кривыми Безье занимает мало времени, а полученное описание контура является компактным. Дальнейшую подготовку контура к анализу выполняет программа «Эль-Фурье». Она преобразует векторный контур из формата SVG в последовательность точек и вычисляет коэффициенты ЭПФ. Таким образом, действия исследо-

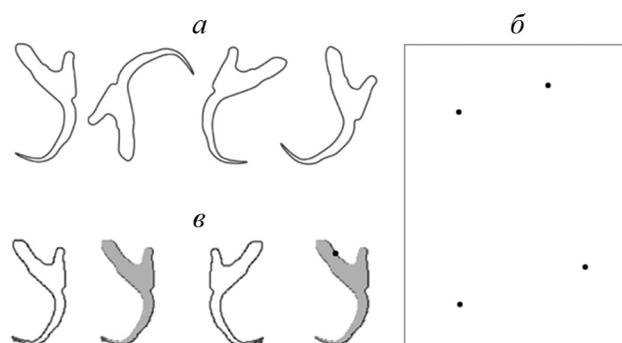


Рис. 4. Влияние несогласованных характеристик крючков моногены одинаковой формы на значения главных компонент: *a* – исходные крючки анализируют методом главных компонент; *б* – на плоскости главных компонент они преобразуются в четыре отстоящие друг от друга точки, тогда как эти точки должны совпадать, значит, коэффициенты ЭПФ помимо информации о формах содержат дополнительные отличающиеся данные; *в* – несовпадение точек на плоскости главных компонент вызвано различием признаков контуров: направления обхода (закрашенные крючки ориентированы против, незакрашенные – по часовой стрелке), положения сторон (третий крючок зеркально симметричен остальным), положения точки начала контура (отмечены черной точкой).

Fig. 4. Influence of uncoordinated characteristics of identical outlines of a monogenea hook on the results of PCA: *a* – initial hooks of the same shape; *б* – on the principal components plane they are shown as four different dots whereas the dots should match; it means that EFD coefficients contain additional differing data; *в* – mismatch of the dots on the principal components plane is caused by the different characteristics of the outlines: outlines orientation (painted hooks are oriented counterclockwise and unpainted – clockwise), the positions of the sides (the third hook is mirror-symmetrical to the rest), the positions of the outline starting point (marked by a black dot).

вателя сводятся к оцифровке границы объекта кривыми Безье и загрузке полученного SVG-файла в программу. Программа вычисляет нормированные коэффициенты ЭПФ, а согласование коэффициентов выполняет исследователь.

Согласование коэффициентов меняет знаки компонент гармоник. Это значит, что для согласования коэффициентов достаточно изменить знаки нужных компонент, что приведет к физическому повороту, изменению направления обхода, отражению и перемещению точки старта контура.

Анализ значений согласованных и несогласованных коэффициентов ЭПФ показывает, что у несогласованных контуров одинаковой формы отличаются знаки всех идентичных компонент первых и вторых гармоник (рис. 6а), тогда как у согласованных они совпадают (рис. 6б). То есть контуры согласованы тогда и только тогда, когда у коэффициентов ЭПФ, соответствующих этим контурам, совпадают знаки всех идентичных компонент первых и первого компонента вторых гармоник.

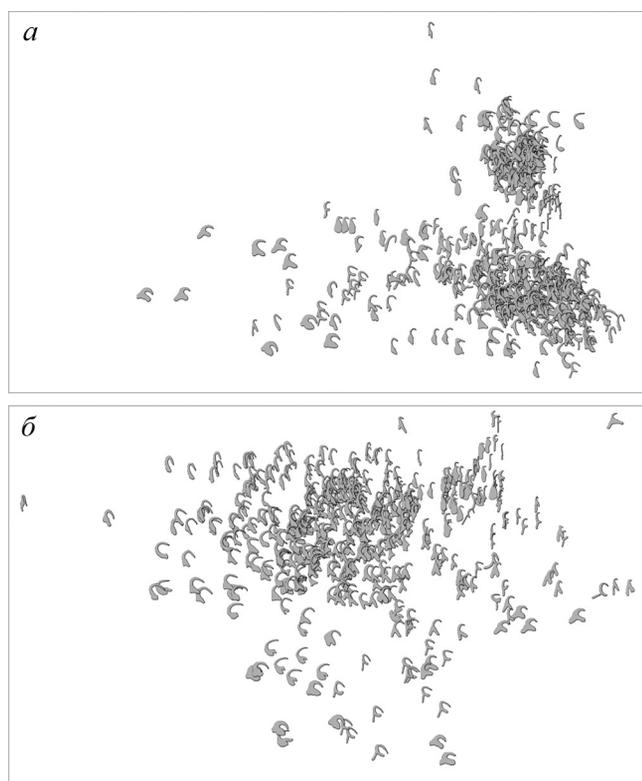


Рис. 5. Формы 454 прикрепительных крючков моногеней на плоскости двух первых главных компонент: *a* – коэффициенты не согласованы, структура множества форм не выявлена; *b* – коэффициенты согласованы, множество форм более структурировано.

Fig. 5. Shapes of 454 monogenean attachment hooks on the plane of the first two principal components: *a* – uncoordinated coefficients, the structure of the shape space is not revealed; *b* – coordinated coefficients, the shape space is more structured.

| <i>a</i> | 1 | | | 2 | | |
|----------|------------|------------|-----------|------------|------------|-----------|
| | 0,00000 | 128,36896 | 477,11993 | 0,00000 | -150,94998 | -81,09024 |
| 0,00000 | -128,36896 | 477,11993 | 0,00000 | -150,94998 | 81,09023 | 36,02648 |
| 0,00000 | -128,36896 | -477,11993 | 0,00000 | 150,95000 | 81,09023 | -36,02648 |
| 0,00000 | 128,36896 | -477,11996 | 0,00000 | 150,95001 | 81,09024 | 36,02649 |

| <i>b</i> | 1 | | | 2 | | |
|----------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|-----------|
| | 0,00000 | 128,40306 | 477,46756 | -0,00001 | -151,52325 | -81,40077 |
| 0,00000 | 128,40306 | 477,46756 | -0,00001 | -151,52325 | -81,40077 | 35,88469 |
| 0,00000 | 128,40306 | 477,46756 | -0,00001 | -151,52325 | -81,40077 | 35,88469 |
| 0,00000 | 128,40306 | 477,46756 | -0,00001 | -151,52325 | -81,40077 | 35,88469 |

Рис. 6. Согласованные и несогласованные коэффициенты ЭПФ. Показаны две первых гармоники. Цифры в заголовке таблицы соответствуют номеру гармоники. Столбцы содержат значения компонент гармоник, строки соответствуют контурам. Ячейки с отрицательными значениями покрашены в серый цвет. *a* – контуры не согласованы, поэтому знаки компонент отличаются; *b* – у согласованных контуров знаки компонент совпадают. **Fig. 6.** Coordinated and uncoordinated EFT coefficients. Only the first two harmonics are shown. The numbers in table header correspond to the number of a harmonic. Columns contain the values of harmonic components, rows correspond to outlines. Cells with negative values are gray. *a* – the outlines are uncoordinated therefore the components of harmonics have different signs; *b* – the signs of harmonic components are identical for coordinated outlines.

Симметричным контурам и контурам, у которых трудно различить противоположные стороны, сложно придать одинаковое положение сторон. Критерий согласованности помогает решить эту задачу с помощью алгоритма.

Алгоритм согласования контуров состоит из двух шагов:

1. Выбрать контур-образец, с признаками которого будут согласовываться остальные контуры.

2. При помощи поворота, отражения, переориентации и смещения точки старта каждого следующего контура добиться того, чтобы выполнялся критерий согласованности, то есть чтобы знаки коэффициентов контура согласовывались со знаками коэффициентов контура-образца. При этом каждую процедуру преобразования применить к согласуемому контуру не более одного раза.

Дальнейшее сравнение форм контуров осуществляется при помощи метода главных компонент. Метод изображает каждую форму в виде точки на плоскости. Но так как точка не позволяет понять, какую именно форму она заменяет, то вместо точки мы предлагаем изображать уменьшенные формы объектов (рис. 5). Такую визуализацию строит оригинальная программа.

Проведенные исследования доказывают, что анализ согласованных и несогласованных коэффициентов ЭПФ одним и тем же методом главных компонент приводит к двум совершенно разным картинкам распределения форм на плоскости. Главные компоненты согласованных форм лучше отражают структуру распределения. Таким образом, согласованность коэффициентов существенно влияет на результат анализа форм, а несогласованные коэффициенты нельзя использовать для подобного анализа.

ВЫВОДЫ

1. Нормированные коэффициенты ЭПФ содержат данные о контуре, не связанные с формой объекта. Поэтому математический анализ таких коэффициентов ошибочен: он не дает правильного представления об отношениях между формами. Для исключения геометрического шума из нормированных коэффициентов необходимо согласовать характеристики контуров.

2. Согласовать контуры помогают: вращение восстановленного контура на 180° , изменение направления обхода, перемещение точки начала контура в противоположную часть, зеркальное отражение контура.

3. Критерий согласованности позволяет быстро оценить согласованность группы контуров: если знаки идентичных компонент первой и первого компонента второй гармоники совпадают, контуры согласованы. Критерий помогает согласовать контуры разных форм, в том числе симметричные и такие, у которых трудно различить левую и правую или верхнюю и нижнюю стороны.

4. Применение метода главных компонент к несогласованным и согласованным коэффициентам контуров 454 прикрепительных крючков моногеней привело к абсолютно разным картинам распределения форм. Структура множества форм лучше проявилась при использовании согласованных коэффициентов.

5. Формы прикрепительных крючков не образовали четких кластеров из-за того, что метод главных компонент не является наилучшим способом изучения взаимосвязей между формами. Для детального выявления таких зависимостей следует использовать главные компоненты в качестве входных данных иных методов многомерного анализа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен заведующей отделом экологической паразитологии ФИЦ ИнБЮМ Е.В. Дмитриевой за ценные советы. Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ (гос. регистрационный № АААА-А18-118020890074-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Dujardin J.-P., Kaba D., Solano P., Dupraz M., McCoy K.D., Jaramillo-O N. 2014. Outline-based morphometrics, an overlooked method in arthropod studies? *Infection, Genetics and Evolution*. 28: 704–714. doi: 10.1016/j.meegid.2014.07.035
- Афанасьев П.К., Орлов А.М., Рольский А.Ю. 2017. Сравнительный анализ формы отолитов как инструмент видовой идентификации и изучения популяционной организации различных видов рыб. *Зоологический журнал*. 96(2): 192–200. doi: 10.7868/S0044513416120035
- Kuhl F.P., Giardina C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer graphics and image processing*. 18: 236–258. doi: 10.1016/0146-664X(82)90034-X
- Ferson S., Rohlf J.F., Koehn R.K. 1985. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Systematic zoology*. 34(1): 59–68. doi: 10.1093/sysbio/34.1.59
- Haines J.A., Crampton J.S. 2000. Improvements to the method of Fourier shape analysis as applied in morphometric studies. *Palaeontology*. 43(4): 765–783. doi: 10.1111/1475-4983.00148
- Yoshioka Y., Iwata H., Ohsawa R., Ninomiya S. 2004. Analysis of petal shape variation of *Primula sieboldii* by Elliptic Fourier descriptors and Principal component analysis. *Annals of Botany*. 94(5): 657–664. doi: 10.1093/aob/mch190
- Neto J.C., Meyer G.E., Jones D.D., Samal A.K. 2006. Plant species identification using Elliptic Fourier leaf shape analysis. *Computers and electronics in agriculture*. 50: 121–134. doi: 10.1016/j.compag.2005.09.004
- Mebatsion H.K., Paliwal J., Jayas D.S. 2012. Evaluation of variations in the shape of grain types using principal components analysis of the elliptic Fourier descriptors. *Computers and electronics in agriculture*. 80: 63–70. doi: 10.1016/j.compag.2011.10.016
- Mebatsion H.K., Paliwal J. 2011. A Fourier analysis based algorithm to separate touching kernels in digital images. *Biosystems Engineering* 108(1): 66–74. doi: 10.1016/j.biosystemseng.2010.10.011
- Crampton J.S. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*. 28: 179–186. doi: 10.1111/j.1502-3931.1995.tb01611.x

- Lyakh A., Dmitrieva E., Popyuk M., Shikhat O., Melnik A. 2017. A geometric morphometric approach to the analysis of the shape variability of the haptor attachment structures of *Ligophorus* species (Platyhelminthes: Monogenea). *Ecologica Montenegrina*. 14: 92–101.
- Быховский Б.Е. 1957. *Моногенетические сосальщики, их система и филогения*. М. – Л., изд-во АН СССР: 509 с.
- Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Пугачев О.Н. 2010. Методы изучения моногеней (Plathelminthes, Monogenea) на примере паразитов кефалей (Mugilidae). *Зоологический журнал*. 89(8): 924–938.
- Vignon M. 2011. Putting in shape – towards a unified approach for the taxonomic description of monogenean haptor attachment parts. *Systematic parasitology*. 79(3): 161–174. doi: 10.1007/s11230-011-9303-1
- Программа Эль-Фурье. URL: <http://antonlyakh.ru/elfourier/8/> (дата обращения: 01.11.2019).
- Iwata H., Ukai Y. 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity*. 93(5): 384–385. doi: 10.1093/jhered/93.5.384

REFERENCES

- Dujardin J.-P., Kaba D., Solano P., Dupraz M., McCoy K.D., Jaramillo-O N. 2014. Outline-based morphometrics, an overlooked method in arthropod studies? *Infection, Genetics and Evolution*. 28: 704–714. doi: 10.1016/j.meegid.2014.07.035
- Afanasyev P.K., Orlov A.M., Rolsky A.Yu. 2017. Otolith shape analysis as a tool for species identification and studying the population structure of different fish species. *Biology Bulletin*. 44(8): 952–959. doi: 10.1134/S1062359017080027
- Kuhl F.P., Giardina C.R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer graphics and image processing*. 18: 236–258. doi: 10.1016/0146-664X(82)90034-X
- Ferson S., Rohlf J.F., Koehn R.K. 1985. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Systematic zoology*. 34(1): 59–68. doi: 10.1093/sysbio/34.1.59
- Haines J.A., Crampton J.S. 2000. Improvements to the method of Fourier shape analysis as applied in morphometric studies. *Palaeontology*. 43(4): 765–783. doi: 10.1111/1475-4983.00148

6. Yoshioka Y., Iwata H., Ohsawa R., Ninomiya S. 2004. Analysis of petal shape variation of *Primula sieboldii* by Elliptic Fourier descriptors and Principal component analysis. *Annals of Botany*. 94(5): 657–664. doi: 10.1093/aob/mch190
7. Neto J.C., Meyer G.E., Jones D.D., Samal A.K. 2006. Plant species identification using Elliptic Fourier leaf shape analysis. *Computers and electronics in agriculture*. 50: 121–134. doi: 10.1016/j.compag.2005.09.004
8. Mebatsion H.K., Paliwal J., Jayas D.S. 2012. Evaluation of variations in the shape of grain types using principal components analysis of the elliptic Fourier descriptors. *Computers and electronics in agriculture*. 80: 63–70. doi: 10.1016/j.compag.2011.10.016
9. Mebatsion H.K., Paliwal J. 2011. A Fourier analysis based algorithm to separate touching kernels in digital images. *Biosystems Engineering* 108(1): 66–74. doi: 10.1016/j.biosystemseng.2010.10.011
10. Crampton J.S. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*. 28: 179–186. doi: 10.1111/j.1502-3931.1995.tb01611.x
11. Lyakh A., Dmitrieva E., Popyuk M., Shikhat O., Melnik A. 2017. A geometric morphometric approach to the analysis of the shape variability of the haptor attachment structures of *Ligophorus* species (Platyhelminthes: Monogenea). *Ecologica Montenegrina*. 14: 92–101.
12. Bykhovskiy B.E. 1957. *Monogeneticheskie sosal'shchiki, ikh sistema i filogeniya*. [Monogenea, their system and phylogeny]. Moscow – Leningrad, Academy of Sciences of the USSR: 509 p. (In Russian).
13. Gerasev P.I., Dmitrieva E.V., Pugachev O.N. 2010. Methods of studying Monogenea (Plathelminthes) by the example of Mulletts (Mugilidae) parasites. *Zoologicheskii zhurnal*. 89(8): 924–938. (In Russian).
14. Vignon M. 2011. Putting in shape – towards a unified approach for the taxonomic description of monogenean haptor hard parts. *Systematic parasitology*. 79(3): 161–174. doi: 10.1007/s11230-011-9303-1
15. *ElFourier*. Available at: <http://antonlyakh.ru/elfourier/?en> (accessed 1 November 2019).
16. Iwata H., Ukai Y. 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity*. 93(5): 384–385. doi: 10.1093/jhered/93.5.384

Поступила 26.09.2019