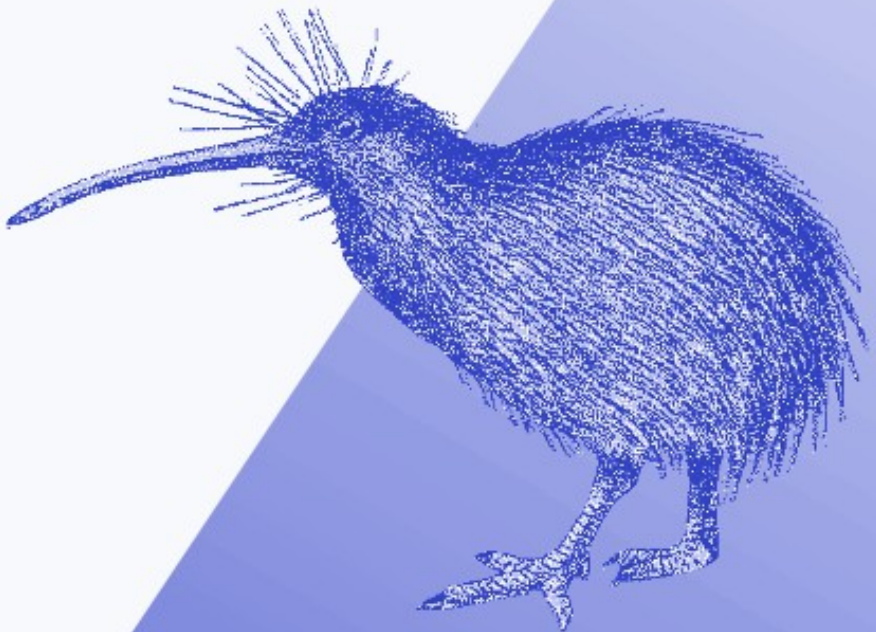


ISSN 2312-2579

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И
ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ**



2016

**НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
Том 16 № 1**

Nuculanidae) in Otsuchi Bay, northeastern Japan, analyzed using shell microgrowth patterns // Marine biology. Vol. 119. P. 397—404.

Rizhinashvili A. L., 2008. On the relationships between absolute and allometric shell growth in unionid mussels (*Bivalvia*, Unionidae) from European Russia // Inland Water Biology. Vol. 1. № 3. P. 241—247.

Thompson D. W. J., Wallace J. M., 1998. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields // Geophys. Res. Lett. Vol. 25. № 9. P. 1297—1300.

THE STUDY OF GROWTH RATE OF BIVALVES *UNIO PICTORUM* (LINNAEUS, 1758) FROM THE OREDEZH RIVER (LENINGRAD REGION) IN CONNECTION WITH THE INTERANNUAL VARIABILITY OF METEOROLOGICAL PARAMETERS

V. V. Skvortsov, N. R. Mardanova

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: vlad_skvortsov@mail.ru

Keywords: *Unio pictorum*; growth rate; Gompertz model; climatic indexes.

In this paper we present the results of a study of the growth rate of freshwater bivalve mollusk *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) from the Oredezh River (Leningrad region) and make the assessment of the influence of meteorological factors on it. Based on the measurement of the lengths of the shells and the distance between the winter rings pause has been calculated parameters of the Gompertz model, approximating the growth of mollusk shells, as well as the standardized growth rate (SGI and RDD). Using multiple regression methods has been confirmed the hypothesis of significant effects on the growth of bivalve *U. pictorum* of climate processes in the atmosphere, including of global ones.



УДК 574.47+574.43+57.047

НЕКОТОРЫЕ ПОДХОДЫ К ПОСТРОЕНИЮ СХЕМ КОНСОРЦИЙ

П. В. Озерский

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: ozerski@list.ru

Описываются и обсуждаются некоторые проблемные случаи структуры консорциев. Предлагаются шесть подходов, направленных на решение или обход этих проблем: 1) постоянным членом индивидуальной консорции должен считаться только ее эдификатор; 2) один и тот же объект может рассматриваться как элемент нескольких консорций; 3) на схемах консорций должны обозначаться не индивидуумы как таковые, а их «рабочие места», поэтому один и тот же элемент может быть повторен на схеме консорции несколько раз; 4) разные экотипы одной и той же популяции должны использоваться в схемах консорций порознь; 5) разные типы симфизиологических связей должны использоваться в разных графических схемах одномерных консорций (топоконсорции, трофоконсорции, фаброконсорции и фороконсорции); 6) если

это возможно, одномерные схемы могут объединяться в более сложные схемы, такие, как двумерная топотрофоконсорция, основанная на топических и трофических связях.

Ключевые слова: консорция; симфизиологические связи; эдификатор консорции; консорты; схема консорции.

Настоящая работа во многом навеяна впечатлениями автора от проведения им полевых экологических практик для студентов факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. Пытаясь построить по материалам полевых экскурсий схемы консорций, в которых эдификаторами¹ выступали бы ценопопуляции² некоторых распространенных в Ленинградской области древесных и травянистых растений, а учитываемые консортивные связи укладывались бы в разработанную В. Н. Беклемишевым (1951) классификацию симфизиологических связей, подразделявшую их на топические, трофические, фабрические и форические, я столкнулся с невозможностью корректного распределения консортов ни по центрам схемы В. В. Мазинга (1966), ни по порядкам предложенной мною ранее (Озерский, 2014) фрактальной схемы. Например, цветочные пауки рода *Misumena*, подстерегавшие антофильных насекомых на соцветиях купыря (*Anthriscus sylvestris*), с точки зрения топических связей, несомненно, попадали в 1-й концентр, или в 1-й порядок консорции (непосредственное взаимодействие с растением-эдификатором), однако их трофические связи столь же определенно соответствовали 2-му концентру (порядку), поскольку добычей этим паукам служили почти исключительно насекомые, питавшиеся эдификатором (т. е. консорты 1-го порядка). Легко можно увидеть, что такое двойственное положение цветочных пауков в консорции купыря не является чем-то исключительным для структуры консорций. Напротив, подобные примеры могут быть весьма многочисленны. Так, различные специализиро-

- 1 Здесь и далее в настоящей работе под эдификаторами подразумеваются центральные элементы (ядра, детерминанты) консорций. Несмотря на то, что термин «эдификатор» обычно используется при характеристике фитоценозов (для обозначения растений, в ходе своей средообразовательной деятельности формирующих облик растительных сообществ; см., напр., Миркин, Розенберг, 1983), я считаю правомочным использовать его также и в указанном выше значении, различая эдификаторы сообществ и эдификаторы консорций. Я исхожу при этом не только из приоритетности данного термина (Беклемишев, 1951; Раменский, 1952) по отношению к другим названиям центральных элементов консорций, но и из того, что и в сообществе, и в консорции эдификаторы играют примерно одну и ту же роль: создают определенные условия среды (или трансформируют их определенным образом), тем самым специфически влияя на свое биотическое окружение и предопределяя его видовой и экобиоморфный состав.
- 2 Следуя Л. А. Жуковой и ее соавторам (Жукова и др., 2010), здесь и далее я понимаю под ценопопуляцией фрагмент любой (не обязательно растительной) популяции, составленный всеми теми ее членами, которые пространственно располагаются в границах исследуемой экосистемы. На мой взгляд, минимально возможной ценопопуляцией могла бы считаться единственная особь, максимально возможной — вся популяция целиком.

ванные афидофаги (личинки златоглазок и мух-журчалок, личинки и имаго божьих коровок и т. п.) трофически (а личинки некоторых златоглазков, строящие себе защитные щитки из шкурок высосанных тлей, — также и фабрически) оказываются связаны с тлями, но при этом топически — с кормовыми растениями последних. Муравьи-портные (*Oecophila* и др.), строящие гнезда из листьев, топически и фабрически связаны с древесными растениями, а трофически — с дендрофильными насекомыми. Такой же пример двойственного положения в консорциях являют собой многие насекомоядные птицы (пеночки, синицы, поползни, дятлы и др.), кормящиеся на деревьях и на них же гнездящиеся: топически, а нередко и фабрически они зависят непосредственно от растения-эдификатора, то время как трофически связаны с его консортами 1-го, а иногда и более высоких порядков (в частности, у дятлов большую роль в питании могут играть муравьи рода *Formica*, в свою очередь охотящиеся на насекомых-фитофагов и, кроме того, собирающие падь тлей (Длусский, 1967), то есть являющиеся относительно растения-эдификатора консортами по меньшей мере 2-го порядка). Важно отметить, что при этом в фенотипе специализированных форм могут сосуществовать выраженные адаптации ко взаимодействию сразу с несколькими порядками консорции. В некоторых случаях такой многофункциональностью может обладать даже один отдельно взятый фенотипический признак. Например, у тех же цветочных пауков способность принимать окраску околоцветника растения с полным правом может трактоваться и как адаптация к обитанию на цветках, и как приспособление к засадной охоте, а устройство головы и ног типичных дятлов отражает и древесный образ жизни (топическая связь с древесным растением — эдификатором консорции), и способность к выдалбливанию дупел (фабрическая связь с тем же эдификатором), и специализацию к питанию насекомыми-ксилобионтами (трофическая связь с консортами 1-го центра).

Кроме одновременного вхождения в разные концентры, возможны и другие сложные отношения между членами одной консорции. Один из вариантов — это взаимодействия с разными эдификаторами более высоких порядков в пределах одного и того же центра. Например, совокупность личинок насекомого-паразитоида какого-либо одного вида, входящая в популяционную консорцию какого-либо растения и использующая в качестве хозяев различных чешуекрылых-фитофагов, оказывается консортом 2-го порядка, связанным с несколькими консортами 1-го порядка разной видовой принадлежности. То же может быть справедливо и в отношении некоторых хищников: уже упоминавшиеся выше пауки рода *Misumena* трофически связаны с целым комплексом видов антофильных насекомых, входящих в консорцию соответствующего растения. Следует заметить, что подобные примеры вполне удовлетворительно изображаются на концентрических схемах, подобных схеме Мазинга, однако могут вызывать трудности при построении фрактальных схем.

Еще один встречающийся в пределах одной и той же популяционной консорции сложный вариант — инверсия ролей эдификатора и консорта. Особенно часто

это явление наблюдается в связи с форическими связями. Так, в системе насекомоопыляемое растение — насекомое-опылитель применительно к трофическим и топическим связям роль эдификатора, безусловно, принадлежит растению, а животное выступает по отношению к нему как типичный консорт. В то же время, применительно к форическим связям уже насекомое берет на себя функцию эдификатора, перенося пыльцу растения и при этом создавая для нее специфические условия среды (следует напомнить, что пыльцевые зерна представляют собой живые организмы, входящие в ту же ценопопуляцию, что и производящие их растения). Аналогичную картину можно видеть также и в системах орнитохорное растение — птица, распространяющая семена, и т. п.

Завершить перечень этих проблемных случаев можно описанием ситуации, когда одни и те же организмы или ценопопуляции входят в качестве консортов в состав нескольких разных консорций. В природе довольно часто встречаются ситуации, когда представитель какого-то вида (ценопопуляция или даже отдельно взятая особь) с точки зрения трофических связей связан с одним эдификатором, с точки зрения топических — с другим и т. д. Особенно ярко эти ситуации проявляются у гетеротопных (постоянно перемещающихся между сообществами) животных. Например, пчелы-листорезы (*Megachile*) трофически могут быть связаны с одними растениями (медоносами), а фабрически — с другими (обладателями листьев, пригодных для вырезания кусочков, используемых при строительстве гнезд). Всё это заставляет несколько по-иному взглянуть на традиционные представления о структуре консорций и на способы ее схематического изображения.

Ниже я предлагаю ряд подходов, позволяющих в той или иной мере решить или обойти перечисленные выше проблемы при описании консорций и построении их схем.

1) Единственным постоянным членом индивидуальной консорции следует считать ее эдификатор. При этом организмы-консорты могут вступать с ним как в продолжительные отношения (и тогда следует говорить о симбиозе), так и в кратковременные. Для второго (несимбиотического) случая мною ранее (Озерский, 2013) было предложено особое название, «динамические консортивные связи» (ДКС). В консорции, основанной на ДКС, совокупность консортов поддерживается при эдификаторе, как и в случае с симбиозом, продолжительное время, однако она непостоянна с точки зрения индивидуального состава, все время обновляющегося в ходе миграций отдельных особей. При этом отдельный интерес могут представлять закономерности переноса вещества, энергии и информации мигрирующими консортами от эдификатора к эдификатору (однако их изучение следует считать задачей, выходящей за рамки изучения пространственно-временной организации консорций, поскольку в данном случае речь идет уже о следующем, более высоком, чем консортивный, подуровне организации сообщества).

2) Следует допускать возможность рассмотрения одних и тех же особей (тем бо-

лее — подразделений одной и той же биосистемы популяционного уровня организации, включающих многих особей) в качестве консортов в составе нескольких консорций одновременно. Если такие консорты в рамках фрактальной схемы имеют собственных консортов, то последние также должны рассматриваться в составе тех же самых нескольких консорций. Этот подход актуален, главным образом, при рассмотрении ДКС, однако в отдельных случаях применим также и к симбиотическим отношениям: например, у некоторых растений-фитопаразитов, в частности, у погремков (*Rhinanthus*) и у повилик (*Cuscuta*), одна особь может одновременно эксплуатировать несколько растений-хозяев (Gibson, Watkinson, 1989; Kelly, Homing, 1999).

3) В схемах организации консорций отдельными значками должны обозначаться не члены консорции как таковые, а их функциональные роли («рабочие места») в данной консорции. Тогда один и тот же элемент консорции (организм или биосистема

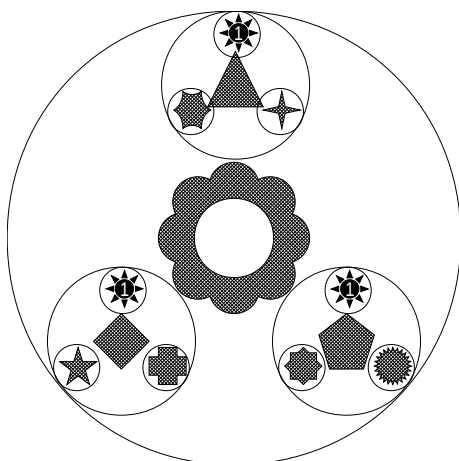


Рис. 1. Фрактальная схема консорции, в которой один и тот же участник (обозначен звездочкой с цифрой 1) выступает в качестве консорта при трех разных эдификаторах 2-го порядка (обозначены как треугольник, квадрат и пятиугольник).

популяционного уровня организации) при необходимости может быть отмечен на схеме несколько раз, в разных ее частях: например, как член 1-го концентра с точки зрения топических связей и как член 2-го концентра с точки зрения трофических связей. Более того, сравнительно малоспециализированные формы могут несколько раз отмечаться на одной и той же схеме также и применительно к одному и тому же типу биотических связей, а при использовании фрактальной схемы консорции — в составе нескольких консорций более высоких порядков (2-го, 3-го и т. д.), в том числе и в пределах одного порядка (в этом случае — при разных эдификаторах; пример: см. рис. 1).

4) Если члены одной ценопопуляции относятся к разным эконам (экологически обособленным частям по-

пуляции, составленным определенными стадиями развития, полами, кастами, цветовыми формами и т. п.; см. Heatwole, 1989), то в составе популяционной консорции их целесообразно рассматривать в качестве разных консортов. Это следует из того, что представителям разных эконев нередко бывает свойственно вступать в очень разные консортивные связи, в том числе в рамках одних и тех же консорций (напри-

мер, личинка мухи-журчалки может хищничать в колонии тлей, расположенной на растении, а имаго — опылять цветки этого же растения). Соответственно, элементами популяционных консорциев, в общем случае, следует считать не популяции целиком и даже не ценопопуляции, а ценозоны — совокупности членов одного экона, входящие в состав данного сообщества (термин «ценозон» в этом значении предложен мною ранее: Озерский, 2014). Помимо всего прочего, такой подход к описанию структуры популяционных консорциев разрешает описанную выше проблему инверсии ролей эдификатора и консорта, поскольку появляется возможность разграничивать консорции со сходным видовым, но различным эконным составом.

5) Для того, чтобы избежать сложных, запутанных схем, целесообразно отдельно друг от друга рассматривать совокупности топических, трофических, фабрических и форических связей, представляя их как соответствующие частные консорции: топоконсорции, трофоконсорции (последние, по крайней мере в популяционном варианте, вполне соответствуют плеядам в смысле А. Н. Формозова (1976)), фаброконсорции и фороконсорции. Достоинством таких частных схем является

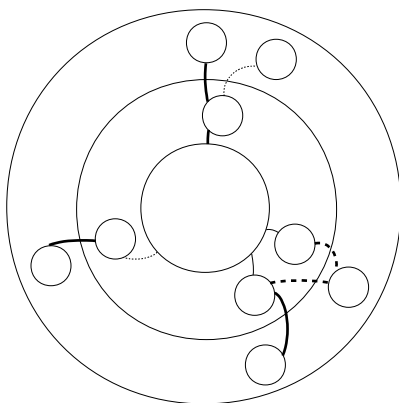


Рис. 2. Концентрическая схема частной консорции, в которой симбиотические связи обозначены жирной линией; несимбиотические — тонкой линией; облигатные — сплошной линией; факультативные — прерывистой линией.

возможность, комбинируя толщину, цвета и паттерны элементов или соединительных линий, без ущерба для восприятия по-разному обозначать, во-первых, симбиотические и динамические и, во-вторых, облигатные и факультативные консортивные связи (пример: рис. 2).

6) Поскольку в консорциях симфизиологические связи всех 4 типов, описанных Беклемишевым, тесно переплетены (например, консорт 1-го порядка, связанный с эдификатором только топически, может иметь консортов 2-го порядка, связанных с ним трофически), во многих случаях может иметь смысл объединять частные консорции в более общих многомерных схемах, дифференцированно отражающих разные типы связей. При этом сле-

дует иметь в виду, что фабрические и форические связи являются гораздо менее универсальными явлениями в природе по сравнению с топическими и трофическими. По образному выражению В. И. Василевича (1983), топические и трофические связи «строят экосистему», а фабрические и топические представляют собой «лишь

украшения на ее фасаде». Второстепенность двух последних типов связей, по-видимому, должна позволить, как правило, обходиться двумерными топо-трофическими схемами консорций. Один из возможных вариантов такой схемы представлен на рис. 3. В этой схеме на каждом уровне область вокруг эдификатора соответствующего порядка разбита на три сектора: в один сектор помещены консорты, связанные с эдификатором только топически, во второй — связанные только трофически, в третий — связанные как топически, так и трофически. Достоинством такой схемы можно полагать предотвращение двукратного повторения одних и тех же особей или ценозонов в роли консортов при одном и том же эдификаторе любого порядка.

Следует подчеркнуть, что предлагаемое в настоящей работе использование многомерных схем консорций логически вытекает из многомерности экологических ниш их эдификаторов. Я считаю необходимым указать на самую прямую связь идеи «многомерной консорции» со статьей В. В. Васнецова (1938), в которой впервые были сформулированы подходы к описанию экологических ниш, впоследствии неза-

висимо выдвинутые и развивавшиеся Дж. И. Хатчинсоном (Hutchinson, 1944, 1957). В отличие от Хатчинсона, однако, Васнецов учел в своей концепции «целостного отношения» (многомерной ниши) существование обратных связей между живой системой и средой ее существования, а также взаимодействий между реакциями живых систем на разные факторы среды. В контексте настоящей работы важно мнение Васнецова, согласно которому при описании экологических ниш следует по отдельности рассматривать разные «жизненные функции члена сообщества, как-то: размножение, защиту от врагов и т. п.». Можно легко заметить, что эта точка зрения Васнецова прямо перекликается с классификацией симфизиологических связей Беклемишева (1951), в которой фактически

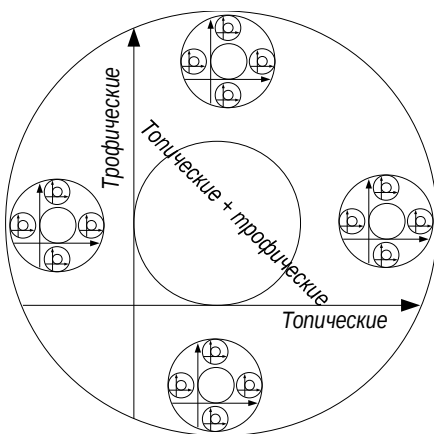


Рис. 3. Фрактальная схема двумерной (топо-трофо-) консорции. Консорции всех порядков подразделены на 3 области, соответствующие комплексам консортов, связанных с эдификатором только топическими, только трофическими или и теми, и другими связями.

были использованы 4 группы подобных «жизненных функций»: опосредованные условиями среды отношения с пространством (топические связи), питание (трофические связи), строительная деятельность (фабрические связи) и транспортировка

(форические связи). Таким образом, каждая из выделенных Беклемишевым групп симфизиологических связей прямо или косвенно отражает взаимоотношения живой системы с определенным комплексом экологических факторов, в том числе толерантность к ним и активное воздействие на них. Последнее же составляет сущность любой эдификаторной деятельности живой системы, в том числе и в рамках консорции.

В завершение я хочу обратить внимание на то, что описанные выше трудности построения схем консорций, повлекшие за собой необходимость поиска особых подходов, отражают общую проблему, которую приходится решать при научном обобщении результатов наблюдений и экспериментов, а именно, необходимость сведения к более или менее простым схемам очень сложных систем взаимодействующих друг с другом объектов. По-видимому, универсального решения эта задача не имеет в принципе, однако в каждом частном случае возможно нахождение в той или иной мере приемлемых приближенных решений. По мере пополнения имеющегося фактического материала и постановки новых частных задач эти приближенные решения могут уточняться. Например, при необходимости (если будут выявлены консортивные связи, не укладывающиеся в классификацию Беклемишева) может быть расширен перечень частных консорций, и тогда помимо топо-, трофо-, фабро- и фороконсорций появятся какие-то другие их типы. Вполне вероятно также и то, что со временем будут предложены более удачные способы графического представления структуры консорций и объединения частных консорций в обобщенных схемах. Тем не менее, хочется надеяться, что предложенные в настоящей работе подходы также окажутся востребованными.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н., 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. № 5. С. 3—30.
- Василевич В. И., 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 248 с.
- Васнецов В. В., 1938. Экологические корреляции // Зоол. журн. Т. 17. № 4. С. 561—581.
- Длусский Г. М., 1967. Муравьи рода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae, g. *Formica*). Биология, практическое значение и использование, таблицы для определения видов, распространенных в СССР. М.: Наука. 236 с.
- Жукова Л. А., Дорогова Ю. А., Турмухаметова Н. В., Гаврилова М. Н., Полянская Т. А., 2010. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола: Марийск. гос. ун-т. 368 с.
- Мазинг В. В., 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Тр. МОИП. Т. 27. С. 117—127.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука. 136 с.
- Озерский П. В., 2013. Многообразие симбиотических отношений и возможный подход к их классификации // Общество. Среда. Развитие. № 4. С. 277—281.

Озерский П. В., 2014. Консорция как фрактал // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 14. № 1. С. 20—26.

Раменский Л. Г., 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. Т. 37. № 2. С. 181—202.

Формозов А. Н., 1976. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука. 309 С.

Gibson C. C., Watkinson A. R., 1989. The host range and selectivity of a parasitic plant — *Rhinanthus minor* L. // *Oecologia*, 78, 401-406.

Heatwole H., 1989. The concept of the econe, a fundamental ecological unit // *Trop. Ecol.* Vol. 30. № 1. P. 13—19.

Hutchinson G. E., 1944. Limnological studies in Connecticut. Part 7. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters // *Ecology*. Vol. 25. № 1. P. 3—26.

Hutchinson G. E. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1957. Vol. 22. P. 415—427.

Kelly C. K., Horning K., 1999. Acquisition order and resource value in *Cuscuta attenuata* // *Proc Natl Acad Sci USA*. Vol. 96(23). P. 13219—13222.

SOME APPROACHES TO BUILDING OF SCHEMES OF CONSORTIONS

P. V. Ozerski

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia;
e-mail: ozerski@list.ru

Keywords: consortion; symphysiological connections; edificator of a consortion; consorts; scheme of a consortion.

Some problematic cases of consortion structure are described and discussed. Six approaches able to solve or avoid these problems are proposed: 1) only edificator should be considered as a constant element of an individual consortion; 2) the same object may be considered as an element of several consortions; 3) not individuals themselves but their «working places» should be used in consortions schemes, therefore the same element can be repeated several times on the scheme of a consortion; 4) different econes of the same population should be used separately in consortions schemes; 5) different types of symphysiological connections should be used in different graphical schemes of uni-dimensional consortions (topoconsortion, trophoconsortion, fabroconsortion and phoroconsortion); 6) if possible, these uni-dimensional schemes can be united in more complex schemes, such as bi-dimensional topotrophonsortion based on topic and trophic relations.