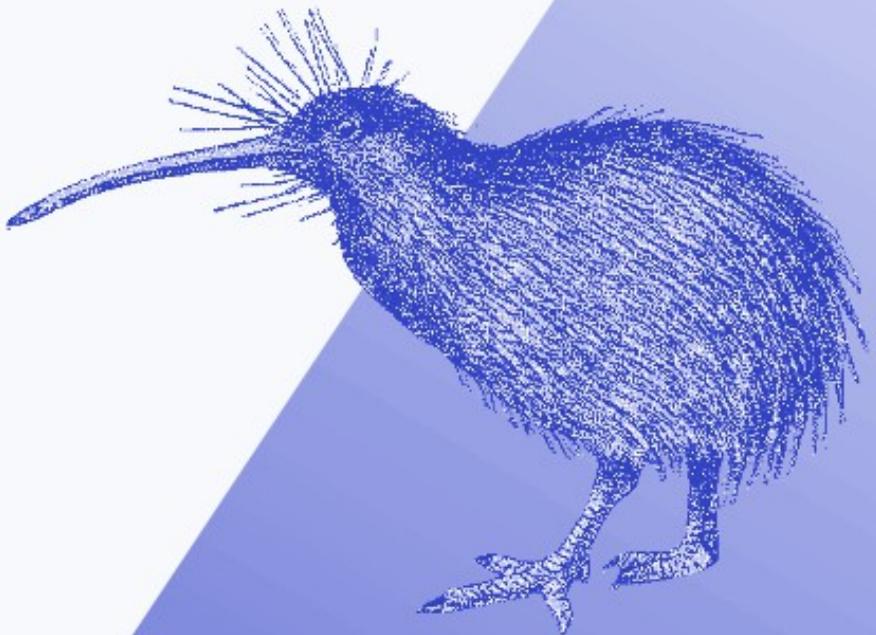


ISSN 2312-2579

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



2016

**НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
Том 16 № 1**

СОДЕРЖАНИЕ

История биологии

- П. В. Озерский.* Владимир Викторович Васнецов как предшественник Джорджа Ивлина Хатчинсона..... 5

Протистология

- Д. Н. Баранова, О. А. Корнилова, Х. Б. Манджиев, М. М. Семичаевская, Л. В. Чистякова.* Краткое сообщение о паразитических инфузориях сайги (*Saiga tatarica* L.), обитающей на территории России..... 16

Общая и прикладная экология

- В. В. Скворцов, К. В. Иванова.* Скорость роста двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus* (Mohr, 1786) и ее связь с межгодовой изменчивостью метеорологических показателей в Печорском море..... 21

- В. В. Скворцов, Н. Р. Марданова.* Изучение скорости роста двустворчатых моллюсков *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) из р. Оредеж (Ленинградская область) в связи с межгодовой изменчивостью метеорологических показателей..... 31

- П. В. Озерский.* Некоторые подходы к построению схем консорциев..... 48

Фауна и экология позвоночных

- Е. С. Кузнецова.* Численность белых трясогузок (*Motacilla alba* L., Aves, Passeriformes) на юго-восточном побережье Ладожского озера..... 58

Методы биологических исследований

- П. В. Озерский.* Еще одна свободная программа для измерений линейных и угловых величин на изображениях биологических объектов..... 63

Краткие сообщения

- К. Д. Колесниченко.* Новая находка обыкновенного мечника (*Conocephalus fuscus* (Fabricius, 1793), Orthoptera, Tettigoniidae) на северо-западе России..... 71

Рецензии

- О. А. Корнилова.* О монографии И. Н. Пономаревой — одного из основоположников экологического образования в нашей стране..... 74

- Информация об авторах**..... 80

FUNCTIONAL MORPHOLOGY, ECOLOGY AND LIFE-CYCLES OF ANIMALS

2016
Volume 16
№ 1

SCIENTIFIC JOURNAL OF THE DEPARTMENT OF ZOOLOGY
OF A. I. HERZEN STATE PEDAGOGICAL UNIVERSITY OF RUSSIA
Issued 2 times a year

CONTENTS

History of Biology

- P. V. Ozerski*. Vladimir Viktorovich Vasnetsov as a forerunner of George Evelyn Hutchinson [in Russian]..... 5

Protistology

- D. N. Baranova, O. A. Kornilova, Kh. B. Mandzhiev, M. M. Semichaevskaia, L. V. Chistyakova*. Brief information of parasitic ciliates of saiga (*Saiga tatarica* L.) inhabiting the territory of Russia [in Russian]..... 16

Common and Applied Ecology

- V. V. Skvortsov, K. V. Ivanova*. Growth rate of bivalves *Serripes groenlandicus* (Mohr, 1786) and its relationship to the interannual variability of meteorological data in the Pechora sea [in Russian]..... 21

- V. V. Skvortsov, N. R. Mardanova*. 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 [in Russian]..... 31

- P. V. Ozerski*. Some approaches to building of schemes of consortions [in Russian]..... 48

Fauna and Ecology of Vertebrates

- E. S. Kuznetsova*. Number of White Wagtails (*Motacilla alba* L., Aves, Passeriformes) in the south-eastern Ladoga region [in Russian]..... 58

Methods of Biological Research

- P. V. Ozerski*. Yet another free software for measuring of linear and angular sizes on images of biological objects [in Russian]..... 63

Brief Communications

- K. D. Kolesnichenko*. A new record of the long-winged conehead (*Conocephalus fuscus* (Fabricius, 1793), Orthoptera, Tettigoniidae) in Northwest Russia [in Russian]..... 71

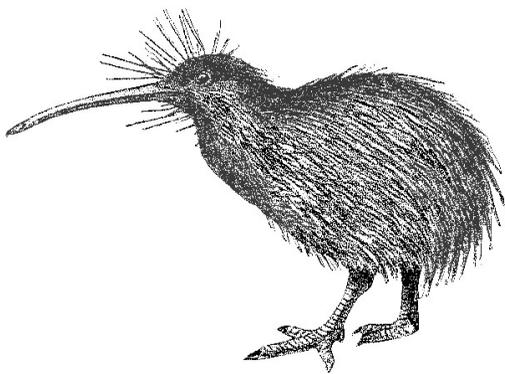
Reviews

- O. A. Kornilova*. About a monograph of I. N. Ponomareva, one of initiators of ecological education in our country [in Russian]..... 74

- Information about authors*..... 80

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ

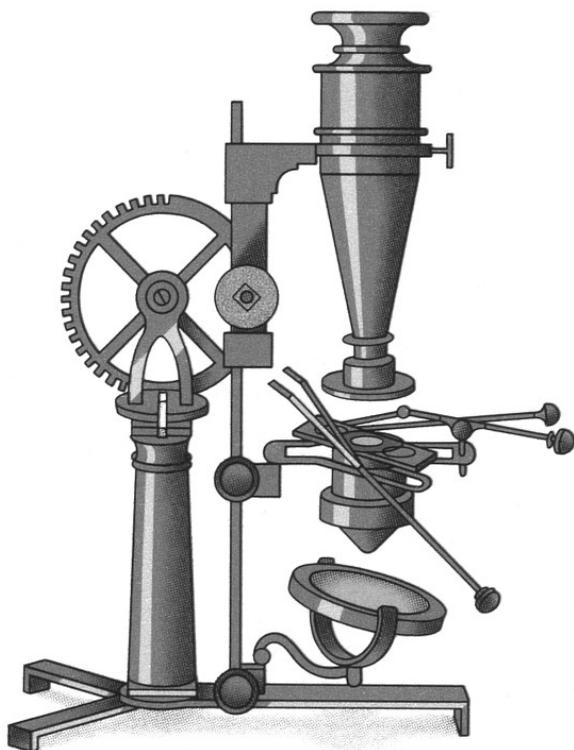
FUNCTIONAL MORPHOLOGY, ECOLOGY AND LIFE-CYCLES OF ANIMALS



Журнал «Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных» публикует работы в области зоологии, протистологии, паразитологии, общей биологии, общей и прикладной экологии, в том числе результаты полевых и лабораторных исследований, компьютерного моделирования, обзорные и теоретические статьи, а также рецензии на научные монографии и статьи, соответствующие тематике издания.

Журнал «Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных» публикует статьи на русском языке, с резюме на русском и английском языках (в исключительных случаях возможна публикация статей и резюме на других языках). Правила для авторов доступны на официальном сайте кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена: <https://www.herzen.spb.ru/main/structure/fukultets/bio/1384520856/1387806945/1411643325/>

По вопросам публикации обращаться к техническому редактору (Озерский Павел Викторович, e-mail: ozerski@list.ru).



История биологии

History of Biology

**ВЛАДИМИР ВИКТОРОВИЧ ВАСНЕЦОВ
КАК ПРЕДШЕСТВЕННИК ДЖОРДЖА ИВЛИНА ХАТЧИНСОНА**

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*

Советский ихтиолог В. В. Васнецов известен как автор работ в области экологии рыб и сравнительной морфологии. К сожалению, малоизвестно, что он также является автором оригинальной экологической концепции, сходной с концепцией многомерной ниши Дж. И. Хатчинсона. Работа Васнецова, в которой была представлена эта концепция, была опубликована в 1938 г., т. е. намного раньше, чем соответствующие публикации Хатчинсона. В настоящей статье обсуждаются сходство и различия между двумя концепциями.

Ключевые слова: история экологии; экологическая ниша; многомерная ниша.

В настоящее время, когда российская наука по целому ряду причин стала восприниматься в мире, далеко не всегда заслуженно, как периферийное, второстепенное явление, представляется чрезвычайно важным популяризовать ее достижения, в том числе и возвращая из небытия незаслуженно забытые работы и имена. Сказанное в полной мере относится и к экологии — области, активно развивавшейся в России и Советском Союзе, по меньшей мере, с начала XX века, давшей миру целую плеяду выдающихся ученых и немало научных идей, гипотез и теорий. Несмотря на это, за пределами бывшего СССР остаются мало известны исследования таких классиков отечественной экологии, как В. Н. Сукачев, В. Н. Беклемишев, Л. Г. Раменский; некоторое исключение представляют лишь В. И. Вернадский и Г. Ф. Гаузе. Мало востребован в мире также и целый ряд, как минимум, интересных и заслуживающих внимания экологических концепций, разработанных в нашей стране: в частности, это концепция ценопопуляции и учение о консорциях.

В истории науки известно немало примеров, когда ученый формулировал какую-то гипотезу, теорию или закон, однако эта работа не замечалась современниками, а по сути аналогичная работа, сделанная позднее другим исследователем, впоследствии воспринималась как классическая. В частности, «закон минимума», связываемый с именем немецкого химика Ю. Либиха, опубликовавшего его в 1840 г., был формулирован до него другими немецким же исследователем К. Шпренгелем в 1828 г., а приоритет Шпренгеля был установлен лишь в 50-х гг. XX века (см. обзор: Vöhm, 1997). С работами российских экологов подобные же казусы случались неоднократно. Например, классификация экологических стратегий, предложенная Раменским еще в 1935 году, стала известной за пределами русскоязычной науки благодаря британскому экологу Дж. Ф. Грайму, независимо пришедшему к сходным идеям спустя примерно 40 лет и

впоследствии указавшему на приоритет нашего соотечественника (Grime, 2006). Другой пример — представление о нескольких типах динамики численности популяций позвоночных животных, сформулированное С. А. Северцовым (1930, 1941, 1942) и Н. П. Наумовым (1955) и во многом пересекающееся с концепцией r- и K-отбора, выдвинутой значительно позже американскими экологами Р. Мак-Артуром и Э. О. Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967).

Настоящая работа посвящена еще одной забытой работе отечественного исследователя, по праву могущей считаться предшественницей широко известной экологической концепции, а именно, многомерной модели экологической ниши (традиционно связываемой с работами американского гидробиолога и эколога Дж. И. Хатчинсона).

Сущность концепции «целостного отношения». Владимир Викторович Васнецов (1889—1953) — доктор биологических наук, известный ихтиолог, работавший в Московском государственном университете и в институте эволюционной морфологии и палеозологии им. А. Н. Северцова АН СССР. Основные его работы посвящены вопросам экологии и сравнительной морфологии рыб. В 1938 г. в Зоологическом журнале была опубликована большая статья В. В. Васнецова под названием «Экологические корреляции». Статья затрагивала различные вопросы экологической и эволюционной морфологии, но наиболее важным в ней представляется выдвижение концепции т. н. целостного отношения, прямо связанной с понятием экологической ниши.

Следует иметь в виду, что на момент написания статьи Васнецовым понятие экологической ниши связывалось в биологии, главным образом, с работами Дж. Гриннелла (Grinnell, 1914, 1917, 1928) и Ч. Элтона (Elton, 1927): в первом случае под нишами понимались избираемые определенными видами комплексы условий среды, во втором — роли, выполняемые видами в сообществе (с учетом большего или меньшего круга взаимодействий с факторами среды).

Свою концепцию частных и целостных отношений Васнецов выстраивал, отталкиваясь от понятия ниши в трактовке Элтона. Обращая внимание на фактическое сосуществование в работах Элтона двух разных трактовок экологической ниши — согласно первой из которых, ниша охватывает все стороны жизнедеятельности животного, а согласно второй, — преимущественно то, что относится к его питанию, — Васнецов предложил разграничить эти два понятия. Исходя из большей, по его мнению, распространенности «трофической» трактовки ниши по сравнению с «универсальной», он предложил использовать термин «ниша» только в отношении какой-то одной стороны жизнедеятельности: «Обычно понятие ниши и применяется в этом последнем более узком смысле, поэтому мы и будем так употреблять его в этом последнем значении. Но, принимая во внимание и более общее первоначальное определение понятия ниши, можно было бы распространить его на все жизненные функции члена сообщества, как-то: размножение, защиту от врагов и т. п., но только на каждую в

отдельности. Действительно, и в этих сторонах своей жизни члены сообщества различаются друг от друга. Одни являются живородящими, другие яйцекладущими; у одних яйца откладываются в специально устроенные гнезда или коконы, а у других — в существующие естественные убежища и т. д. То же с защитой от врагов: одни убегают, другие прячутся, третьи защищены своими панцирями.

В связи с каждой из этих сторон жизнедеятельности у животного возникают и особые взаимоотношения к членам своего сообщества.

В таком расширенном понимании мы можем говорить о нишах питания, о нишах размножения, о нишах защиты от врагов или от губительных абиотических факторов.

Для всех этих моментов точно так же, как и для питания, мы можем наблюдать одинаковые ниши в различных или аналогичных сообществах, занятые различными животными. Можем говорить и о «викариате» (Васнецов, 1938: с. 564).

Сузив таким образом понятие ниши, Васнецов, с другой стороны, специально указал на необходимость рассмотрения в рамках этого понятия взаимоотношений животного не только с биотической, но и с абиотической средой: «Эльтон ясно указывает, что его понятие ниши определяет исключительно только взаимоотношения животного с другими членами сообщества, а не его отношения к абиотической среде. Однако мы думаем, что такое выключение абиотических моментов не оправдывается существующими в природе связями. Действительно, отношения к абиотической среде тесно переплетаются с отношениями к членам сообщества. Характер пищи вызывает определенные отношения к температуре, свету, почве, а эти отношения, в свою очередь, обуславливают взаимоотношения с другими членами сообщества — животными, растениями. То же справедливо и в отношении других жизненных проявлений. Таким образом, по нашему мнению, мы должны под нишей питания подразумевать все отношения, возникающие в связи с характером питания как к биотической, так и к абиотической среде» (Васнецов, 1938: с. 564).

С одной стороны, прямо связывая охарактеризованное таким образом понятие (в настоящее время обозначаемое обычно как «частная ниша») с элтоновой нишей, однако, с другой стороны, видя его отличия от исходной трактовки Элтона (состоящие, прежде всего, в большей конкретизации), Васнецов предложил для него новое название, «частное отношение» и определил его как «совокупность отношений животного к компонентам окружающей среды, которая обуславливается только одной из его жизненных функций: питанием, размножением и т. д.» (Васнецов, 1938: с. 565), специально разъяснив в примечании, что он понимает под словом «отношение», а именно: «конкретное активное или пассивное отношение животного к элементам окружающей среды, а не какой-нибудь психологический акт» (Васнецов, 1938: с. 565). Важно также и то, что эти отношения он считал правильным рассматривать не на уровне отдельных организмов, а на уровне надорганизменных систем: «<...> говоря об отношении животного к среде, мы всегда имели и будем иметь в виду вид, род, т. е. множество, а не отдельных индивидуумов, так как отдельный индивидуум может и не вступать во весь сложный комплекс отношений, свойственный всем индивидуумам вида в целом» (Васнецов, 1938: с. 567).

Однако Васнецов не остановился на этом. Полагая, что «среда оказывает свое воздействие на формирование не просто как весь комплекс ее компонентов, окружаю-

щих животное, а только в ту меру и с той стороны, с какой это обуславливается отношением животного, отношением, связанным с различными сторонами его жизнедеятельности» (Васнецов, 1938: с. 567), он высказал точку зрения, согласно которой «весь комплекс сложного взаимодействия между животным и средой мы должны представить себе как совокупность частных отношений или ниш, связанных с отдельными жизненными функциями животного» (Васнецов, 1938: с. 567). Согласно Васнецову, этот комплекс нельзя считать простой суммой «частных отношений», поскольку разные жизненные функции тесно переплетены и взаимосвязаны, в том числе вследствие единства среды, действующей на них. Экологические корреляции), т. е. специфические сочетания экологических и морфологических признаков животного, отражающие его экологическую специализацию («взаимозависимость между отдельными отношениями животного к внешней среде» — Васнецов, 1938: с. 572), согласно Васнецову, «определяются связями, зависящими от единства всей жизнедеятельности вида, от целостности всей системы отношений, обуславливающих его существование» (Васнецов, 1938: с. 573). Взаимосвязь между разными жизненными функциями Васнецов проиллюстрировал, в частности, условным примером дикой лошади: «Она питается травянистой растительностью сравнительно бедных открытых степей и полупустынь, во всяком случае более бедных в некоторые сезоны года. Для добычи достаточного количества корма и воды ей неизбежно быстро совершать большие переходы — откуда быстрота ее движений. При таком образе жизни единственным возможным способом защиты от врагов будет та же быстрота бега на большой дистанции и сверх того для увеличения бдительности — стадность.

Далее для ее детеныша, связанного питанием с матерью, неизбежным является возможность следовать за матерью в наикратчайший срок после рождения, а следовательно, детеныш должен родиться уже достаточно сформированным и крупным; это последнее возможно только при большом периоде беременности и при одном развивающемся зародыше. Рождение только одного детеныша, с другой стороны, связано, как это указывает С. А. Северцов, и с достаточным количеством в стаде взрослых животных, что получается вследствие большой продолжительности их жизни, а эта последняя обуславливается и крупными размерами лошади, благодаря чему количество ее врагов сильно уменьшается. Крупные размеры делают необходимыми и большее количество пищи, и, следовательно, больше передвижений.

Таким образом, мы видим, что все жизненные функции лошади могут быть связаны друг с другом неразрывной цепью взаимосвязей и при нарушении одной из них неизбежно должны нарушаться и другие» (Васнецов, 1938: с. 573).

Указав также на связь между количеством детенышей в помете у млекопитающих и используемыми соответствующими видами способами защиты потомства от врагов, Васнецов сформулировал следующий вывод: «<...> мы должны представить себе экологию каждого животного как сложную систему взаимообусловленных отношений животного к среде, связанных закономерными экологическими корреляциями. Мы можем назвать эту систему в отличие от частных отношений с системой отношений, или целостным отношением.

Вся же система отношений повторяться не может и попытки классифицировать животных сразу по комплексу нескольких частных отношений неизбежно всегда оканчивались неудачей (Friederichs, Кашкаров)» (Васнецов, 1938: с. 574).

Это «целостное отношение» он сравнил с понятием жизненной формы (в трактовке Кашкарова и Фридерикса), однако нашел отличие лишь в том, что «жизненная форма, судя по приведенным авторами примерам, касается только одной какой-либо стороны жизнедеятельности и соответствует, таким образом, частному отношению или нише. Поэтому жизненная форма может повторяться и быть в той или иной мере типичной» (Васнецов, 1938: с. 574).

В заключительной части статьи Васнецов (1938: с. 578) привел 9 итоговых положений, из которых к обсуждаемой теме прямое отношение имеют 4:

«1. Для жизни животного имеет значение не вся окружающая его среда, а только те ее компоненты, к которым у животного имеется определенное отношение, вырабатываемое как адаптация, обуславливающая существование вида и притом только со стороны, обусловленной характером этого отношения. Эти же отношения определяют и роль среды в формообразовании при действии естественного отбора.

2. В связи с каждой из отдельных жизненных функций организма каждый вид занимает по отношению к внешним факторам определенное положение, которое мы можем назвать частным отношением данного вида.

3. Частные отношения вида связаны закономерными связями, которые мы называем экологическими корреляциями в целостную систему отношений.

<...>

8. Повторение всей системы отношений в животном мире невозможно, в то время как частные отношения могут повторяться».

Сравнительный анализ концепции Васнецова. На наш взгляд, и понятие «частного отношения», и, в особенности, понятие «целостного отношения», введенные Васнецовым, заслуживают внимания и сравнительного анализа. Прежде всего, в концепции Васнецова обращает на себя внимание «целостное отношение» как система взаимосвязанных (посредством экологических корреляций) «частных отношений», каждое из которых трактуется как аналог элтоновой ниши, относящийся к какой-то определенной, логически обособленной части общего комплекса взаимодействий надорганизменной биосистемы со средой ее существования. Безусловно, очевидно определенное сходство «целостного отношения» с многомерной моделью экологической ниши, связываемой обычно с работами американского эколога Дж. И. Хатчинсона (Hutchinson, 1944, 1957). Более внимательное рассмотрение концепций Васнецова и Хатчинсона показывает, однако, что дело обстоит несколько сложнее.

Прежде всего, на наш взгляд, некорректно говорить о модели Хатчинсона «вообще», не конкретизируя, о какой именно его работе идет речь. Как уже указывалось ранее (Озерский, 2013), модели ниши, предложенные Хатчинсоном в 1944 и в 1957 г., весьма существенно различались. В первом случае речь шла о многомер-

ном координатном пространстве, в котором откладывались значения факторов, действующих на организм, т. е. ниша оказывалась характеристикой среды, а не биосистемы. Во втором случае в аналогичном координатном пространстве откладывались уже не значения факторов как таковые, а границы диапазонов толерантности, свойственные данному виду. Вследствие этого изменения ниша из атрибута среды превратилась в атрибут вида, в этом отношении, действительно, уподобившись «целостному отношению» Васнецова.

Вместе с тем, и первая, и вторая модели ниши Хатчинсона в своих описаниях имеют ряд существенных отличий от «целостного отношения». Прежде всего, в обеих работах одним из центральных понятий, лежащих в основе модели, является понятие экологического фактора (фактора среды). Васнецов же вообще не обращался к нему, говоря о «жизненных функциях» и об «отношениях» к абиотической и биотической среде. Для того, чтобы разобраться, насколько о сходных вещах идет речь у Васнецова и у Хатчинсона при таких терминологических различиях, необходимо понять, насколько сопоставимы друг с другом «жизненная функция», соответствующая «частному отношению» («нише»), у Васнецова и экологический фактор у Хатчинсона. На первый взгляд, совершенно разные понятия, они, на наш взгляд, в данном случае оказываются довольно близки друг к другу. Во-первых, в модели фундаментальной ниши Хатчинсона от 1957 г. речь идет не об экологических факторах как таковых, а о соответствующих диапазонах толерантности, то есть о свойствах не среды, а биосистемы. При этом вполне корректно было бы сказать, что, так или иначе отвечая на соответствующее состояние фактора среды, эта биосистема реализует определенную «жизненную функцию», а степень успешности этой реализации при разных значениях фактора характеризует толерантность к последнему. Во-вторых, на наш взгляд, вполне допустимо (по крайней мере, во многих случаях) поставить в соответствие каждой отдельно взятой «жизненной функции» один определенный экологический фактор. Следует подчеркнуть, что «одна жизненная функция» в концепции Васнецова характеризуется, по существу, как целый комплекс, составленный «отношениями» с разными составляющими среды обитания, то есть с разными экологическими факторами. В то же время, понятие экологического фактора по-разному трактуется разными авторами, и в экологической литературе, наряду с представлением о факторе как о некоем неделимом далее элементе среды (см., напр., Бродский, 1996), довольно часто рассматриваются комплексные «многомерные» факторы (напр., Ипатов, Кирикова, 1997), вплоть до признания произвольным (т. е. субъективным) самого разделения среды на факторы в силу наличия теснейших взаимосвязей между последними (Billings, 1952). Что касается взгляда Хатчинсона на этот вопрос, то в его работе 1957 г., например, в качестве экологического фактора упоминается содержание органических веществ в донных отложениях — по нашему мнению, типичный «голо-

ценный», или «интегральный», фактор (Friederichs, 1927, 1930; Нинбург, 2005), легко представимый как комплекс, складывающийся из более частных факторов — содержаний определенных веществ, частиц определенных размерных фракций и т. п. По существу, всё, что требуется для возможности представления фактора среды как измерения в хатчинсоновом факторном гиперпространстве, — это возможность охарактеризовать его величину неким числом (таким образом понятие экологического фактора определялось А. А. Шаровым (1985) и Е. А. Нинбургом (2005)).

Таким образом, можно считать, что в обоих случаях, применительно и к «целостному отношению» Васнецова, и к фундаментальной нише Хатчинсона, речь идет о комплексах, составленных, в свою очередь, более частными комплексами «отношений» к факторам среды. В этом отношении концепции Васнецова и Хатчинсона оказываются вполне сходны.

Вместе с тем, между двумя концепциями имеются также и существенные различия. Во-первых, лейтмотивом, проходящим через всю концепцию Васнецова, является идея взаимодействий между разными сторонами одной «жизненной функции» и между разными «жизненными функциями». Напротив, у Хатчинсона факторы — измерения гиперпространства выступают как независимые друг от друга компоненты среды (что прямо указано в его статье 1957 г., а геометрически выражается в прямоугольности гиперобъема фундаментальной ниши). Следует заметить, что последующее развитие многомерных моделей ниши другими авторами привело, по меньшей мере, к признанию необходимости учета взаимодействий между факторами в их действии на живые системы и, как следствие, к появлению непрямоугольных гиперобъемов в схемах, основанных на модели Хатчинсона (см., напр., Одум, 1975; Федоров, Гильманов, 1980).

Во-вторых, если в модели Хатчинсона все взаимоотношения между живой системой и средой ее существования сводятся к толерантности, то у Васнецова в основе «целостного отношения» оказываются как «пассивные» (по-видимому, соответствующие толерантности), так и «активные» отношения к факторам среды. На наш взгляд, под «активными отношениями» в данном случае нужно понимать, прежде всего, воздействия живой системы на среду обитания, в том числе трансформирующие последнюю. Такой взгляд на нишу совершенно отсутствует в концепции Хатчинсона. Справедливости ради, нужно заметить, что «средообразовательный» компонент ниши в той или иной мере присутствует в других многомерных моделях ниши, как предшествовавших работе Хатчинсона 1957 г. (Günther, 1950), так и опубликованных позднее ее (Wuenscher, 1969; Gallorín, 1989; Chase, Leibold, 2003; Озерский, 2014). Вместе с тем, по нашему мнению, приоритет включения средообразовательной деятельности в многомерную модель ниши принадлежит именно Васнецову.

В-третьих, в отличие от Хатчинсона, Васнецов предпринял попытку связать

друг с другом понятия экологической ниши (как «частного», так и «целостного» отношения) и жизненной формы. При этом он совершенно справедливо указал на ограниченность существовавших на тот момент систем жизненных форм лишь определенными сторонами взаимоотношений классифицируемых в них видов со средой обитания (как показало время, это замечание оказалось справедливым также и для более поздних работ). В то же время, он не заметил другого важного отличия своего «целостного отношения» от жизненной формы: в первом случае речь шла об экологической функции, в то время как во втором — о конкретной ее морфофизиологической реализации на уровне индивидуальных фенотипов.

В-четвертых, необходимо обратить внимание на то, что в своей концепции «целостного отношения» Васнецов с другой стороны, чем, например, Г. Ф. Гаузе (1934), подошел к проблеме сосуществования разных видов в одних и тех же сообществах: если Гаузе полагал, что сосуществование популяций разной видовой принадлежности, но с идентичными нишами невозможно вследствие конкурентного исключения, то Васнецов просто полагал невозможным полное совпадение многомерных фундаментальных ниш у разных видов. На наш взгляд, эти два подхода не противоречат друг другу. Напротив, межвидовую конкурентную борьбу (неминуемо сопровождающуюся естественным отбором) можно считать одним из механизмов, обеспечивающих поддержание межвидовых различий в фундаментальных экологических нишах.

Таким образом, Васнецов предвосхитил в своей концепции «целостного отношения» не только модель Хатчинсона как таковую, но и ее последующее развитие. Поэтому особенно досадно то, что последующие авторы, развивая многомерные модели ниш, не учитывали данную работу и заложенные в ней идеи.

ЛИТЕРАТУРА

- Бродский А. К., 1996. Краткий курс общей экологии. СПб.: ДЕАН+АДИА-М. 164 с.
- Васнецов В. В., 1938. Экологические корреляции // Зоол. журн. Т. 17. № 4. С. 561—581.
- Гаузе Г. Ф., 1934. Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonychia mytilus* // Зоол. журн. Т. 13. № 1. С. 1—16.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., 1997. Фитоценология: Учебник. СПб.: изд-во СПбГУ. 316 с.
- Наумов Н. П., 1955. Экология животных. М.: Советская наука. 534 с.
- Нинбург Е. А., 2005. Введение в общую экологию (подходы и методы). М.: Товарищество научных изданий КМК. 138 с.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 742 с.
- Озерский П. В., 2013. К формализации концепции экологической ниши Элтона—Одума. История вопроса // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 13. № 1. С. 55—69.
- Озерский П. В., 2014. К формализации концепции экологической ниши Элтона—Одума.

Векторно-объемная модель ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 14. № 1. С. 4—19.

Северцов С. А., 1930. О взаимоотношениях между продолжительностью жизни и плодовитостью различных видов млекопитающих // Изв. АН СССР. Отд-е физ.-мат. наук. С. 931—950.

Северцов С. А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 316 с.

Северцов С. А., 1942. О количественной характеристике адаптированности животных и типах динамики населения высших позвоночных // Журн. общ. биол. Т. 3. № 1—2. С. 35—62.

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г., 1980. Экология. М.: Изд-во Московского гос. ун-та. 464 с.

Шаров А. А., 1985. Принципы анализа взаимодействующих факторов динамики численности популяций // Журн. общ. биол. Т. 46. № 5. С. 590—595.

Billings W. D., 1952. The environmental complex in relation to plant growth and distribution // The Quarterly Review of Biology. Vol. 27. № 3. P. 251—265.

Böhm W., 1997. Biographisches Handbuch zur Geschichte des Pflanzenbaus. München: K. G. Saur Verlag GmbH & Co KG. 407 S.

Chase J. M., Leibold M. A., 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press. 221 p.

Elton Ch., 1927. Animal ecology. London: Sidwick & Jackson. 207 p.

Friederichs K., 1927. Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor // Die Naturwissenschaften. Jg. 15. Hf. 7. S. 153—186.

Friederichs K., 1930. Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwissenschaftlichen Zoologie, insbesondere Entomologie. Erster Band: Ökologischer Teil. Berlin: P. Parey. 430 S.

Gallopin G. C., 1989. A unified concept of the ecological niche // International Journal of General Systems. Vol. 15. № 1. P. 59—73.

Grime J. Ph., 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Second edition. Chichester—New York—Weinheim—Brisbane—Singapore—Toronto: John Wiley & Sons. 456 p.

Grinnell J., 1914. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented // Univ. Colorado Publication in Zoology. № 12. P. 51—294.

Grinnell J., 1917. The niche relationships of the California thrasher // The Auk. Vol. 34. P. 427—433.

Grinnell J., 1928. Presence and absence of animals // University of California Chronicle. Vol. 30. P. 429—450.

Günther K., 1950. Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbs bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen // Grüneberg H., Ulrich W. (Red.). Moderne Biologie, Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann. Heidelberg: Carl Winter. S. 55—93.

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., 1957. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. Vol. 22. P. 415—427.

MacArthur R. H., Wilson E. O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press. 203 p.

Wuenschel J. E., 1969. Niche specification and competition modeling // J. Theoret. Biol. Vol. 25. P. 436—443.

VLADIMIR VIKTOROVICH VASNETSOV AS A FORERUNNER OF GEORGE EVELYN HUTCHINSON

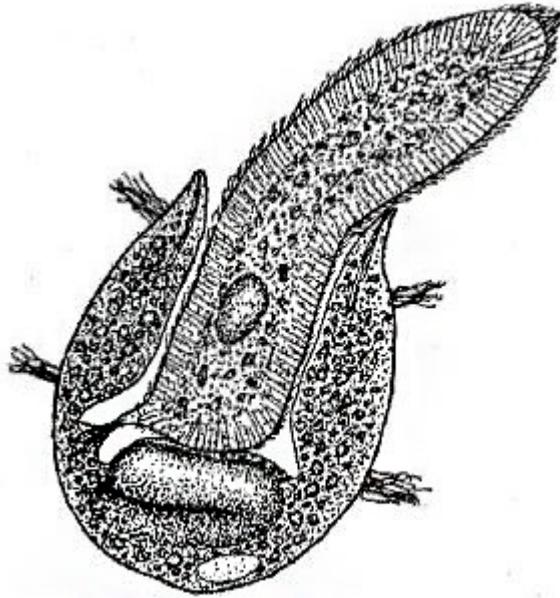
P. V. Ozerski

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

Keywords: history of ecology; ecological niche; multidimensional niche.

V. V. Vasnetsov, a Soviet ichthyologist, is known as an author of works related to fish ecology and comparative morphology. Unfortunately, it is a little-known that he is also an author of an original ecological concept which is close to the concept of multidimensional niche of G. E. Hutchinson. Vasnetsov's work in which this concept was presented, was published in 1938, i.e. much earlier than the relevant publications of Hutchinson. In this paper we discuss the similarities and differences between both concepts.





Протистология

Protistology

УДК 593.173.2+599.735.53+576.893.17

**КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ О ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ИНFUЗОРИЯХ САЙГИ
(*SAIGA TATARICA* L.), ОБИТАЮЩЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ**

**Д. Н. Баранова¹, О. А. Корнилова², Х. Б. Манджиев³, М. М. Семичаевская²,
Л. В. Чистякова¹**

¹Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail:
ludmila.chistyakova@spbu.ru

²Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: 1kornilova@mail.ru

³Государственный природный биосферный заповедник «Черные Земли»; e-mail:
khongormandzhiev@mail.ru

Впервые исследованы паразитические инфузории сайги, обитающей на территории России в Калмыкии. Было обследовано содержимое рубца самки антилопы, убитой волками. Найдены инфузории офриосколециды из родов *Entodinium* (82%) и *Polyplastron* (8%). Эти данные сходны с данными из рубца сайги, обитающей в Казахстане.

Ключевые слова: инфузории; сайгак; *Entodinium*; *Polyplastron*.

Паразитофауна инфузорий из пищеварительного тракта антилопы сайги, или сайгака *Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766) изучена крайне скудно. До настоящего вре-



Рис. 1. Распространение современных популяций сайги (по: Milner-Gulland et al., 2001).

мени опубликованы всего два сообщения об эндобрионных инфузориях из рубца сайги, обитающей на территории Казахстана (Догель, 1946; Корнилова, Шитова, 1997), исследования в других регионах не проводились.

Наиболее многочисленны сайгаки подвида *Saiga tatarica tatarica* казахских популяций (рис. 1: 2, 3, 4). К лету 2015 года их насчитывалось около 130 тысяч. На территории России (в Калмыкии и Астраханской области) обитают сайгаки того же подвида *Saiga tatarica tatarica* (рис. 1: 1), их общая численность не более 5—10 тысяч особей. Другой подвид, *Saiga tatarica mongolica*, обитает в Монголии, его численность в 2004 году не превышала 750 особей (рис. 1: 5) (The IUCN Red List..., 2015).

Вследствие резко снизившейся численности сайгака и установленного запрета на его отстрел сбор полноценного материала из разных отделов пищеварительно-го тракта возможен только в случае нахождения уже погибшего животного в пер-

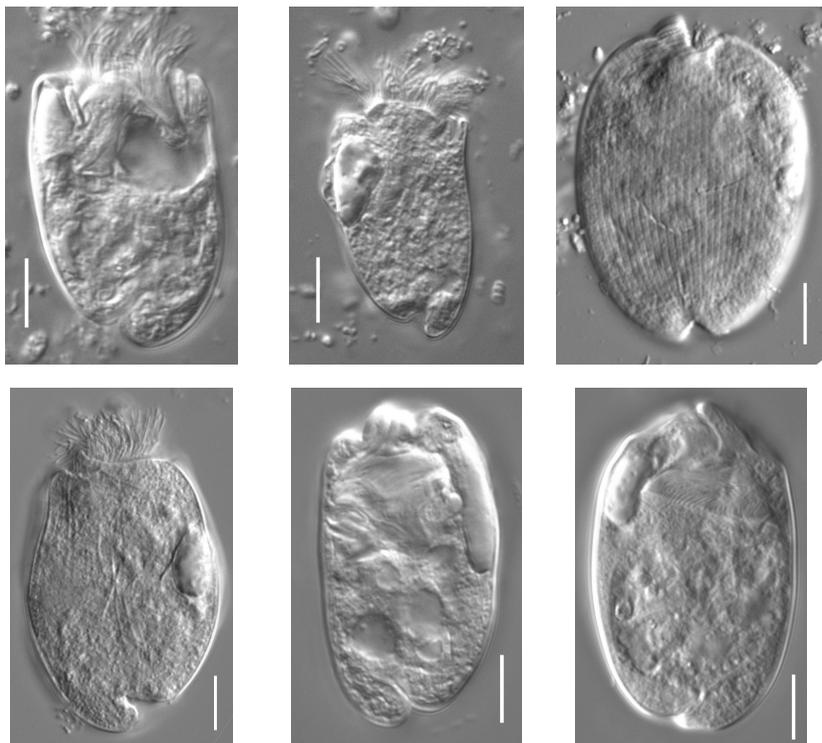


Рис. 2. Инфузории рода *Entodinium* (шкала: 10 мкм).

вые часы после смерти (инфузории могут сохраняться неповрежденными лишь очень короткое время). В степи была найдена самка сайги, недавно убитая волками, и из ее рубца был собран материал для исследований. Эта работа проводилась участниками студенческой научно-практической экспедиции РГПУ им. А. И. Герцена по экологическому мониторингу в заповеднике «Черные Земли» республики Калмыкия, необходимая помощь им была оказана сотрудниками заповедника.

Координаты места сбора: 45°59'318" с. ш., 46°30'624" в. д., территория заповедника «Черные Земли». Пробы еще теплого содержимого были собраны 4 мая 2013 года из рубца самки сайги (возраст 2—3 года), убитой волками в ночь с 3 на 4 мая. Часть материала была зафиксирована в 4% нейтральном формалине в соотношении 1:1, часть — в 96% этиловом спирте. Дальнейшие исследования проводили в лаборатории на кафедре зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена и в ресурсном центре НП СПбГУ «Культивирование микроорганизмов».



Рис. 3. Инфузория рода *Polyplastron* (шкала = 20 мкм).

В пробе из рубца сайги калмыцкой популяции были обнаружены эндобионтные инфузории, относящиеся к семейству Ophryoscolecidae (подкл. Trichostomatia, кл. Litostomatea). Подавляющее большинство (более 92%) — представители рода *Entodinium* (рис. 2). Около 8% популяции составляют инфузории рода *Polyplastron* (рис. 3). Такие данные весьма сходны с данными из сайги казахских популяций (Догель, 1946; Корнилова, Шитова, 1997), где основными обитателями также являются энтодиниумы и полипластроны.

Полученные данные представляют большой интерес для науки, так как подобные исследования на территории Калмыкии ранее не проводились. Возможно обнаружение новых видов инфузорий, поэтому следует продолжать сбор и изучение материала как из сайги, так и из других животных.

ЛИТЕРАТУРА

Догель В. А., 1929. Простейшие — Protozoa. Малоресничные инфузории — Infusoria Oligotricha. Сем. Ophryoscolecidae. Определитель по фауне СССР. Изд. АН СССР. Л. 96 с.

Догель В. А., 1946. Инфузории из желудка сайги // Изв. АН КазССР. Сер. паразитол. Т. 33. № 4. С. 46—59.

Корнилова О. А., Шитова О. Б., 1997. Инфузории рубца сайги (*Saiga tatarica* L.) острова Барсакельмес // Уч. зап. Биол. фак. ОмГПУ. Т. 2. № 1. С. 88—120.

Milner-Gulland E. J., Kholodova M. V., Bekenov A. B., Bukreeva O. M., Grachev Iu. A., Amgalan L., Lushchekina A. A., 2001. Dramatic declines in saiga antelope populations // Oryx. Vol. 35. № 4. P. 340—345.

The IUCN Red List of Threatened Species, 2015. Version 2015-4. Electronic publication. URL: <http://www.iucnredlist.org> (access date: 23.05.2016).

BRIEF INFORMATION OF PARASITIC CILIATES OF SAIGA (*SAIGA TATARICA* L.) INHABITING THE TERRITORY OF RUSSIA

**D. N. Baranova¹, O. A. Kornilova², Kh. B. Mandzhiev³, M. M. Semichaevskaya²,
L. V. Chistyakova¹**

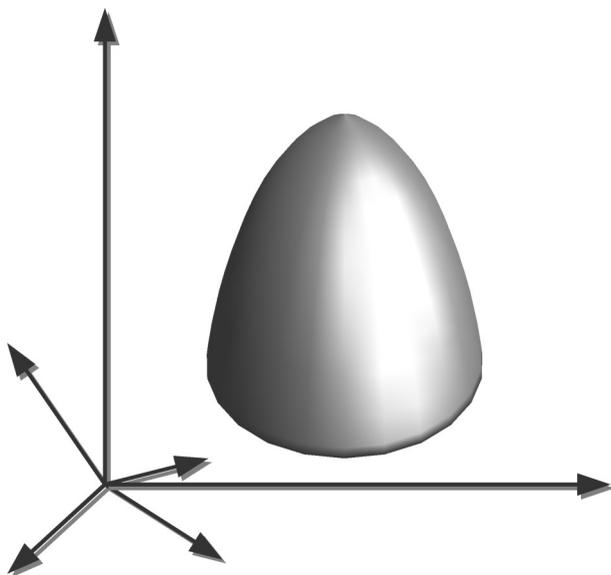
¹St. Petersburg State University; e-mail: ludmila.chistyakova@spbu.ru

²Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: 1kornilova@mail.ru

³Chyornye Zemli Nature Reserve, Nekrasova str. 31, 359240, Komsomolsky settl., Chernozemelsky District, Republic of Kalmykia, Russia; e-mail: khongormandzhiev@mail.ru

Keywords: ciliates; saiga; *Entodinium*; *Polyplastron*.

Parasitic ciliates of saiga antelope inhabiting Russia were investigated for the first time. The rumen content was taken from the female antelope which was killed by wolves. There were found ciliates ophryoscolecids of two genera: *Entodinium* (92%) and *Polyplastron* (8%). These data approximately coincide with data from the rumen of saiga inhabiting Kazakhstan.



Общая и прикладная
ЭКОЛОГИЯ
Common and Applied Ecology

УДК 574.52+594.1

СКОРОСТЬ РОСТА ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *SERRIPES GROENLANDICUS* (МОНР, 1786) И ЕЕ СВЯЗЬ С МЕЖГОДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В ПЕЧОРСКОМ МОРЕ

В. В. Скворцов¹, К. В. Иванова²

¹Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: vlad_skvortsov@mail.ru

²Российский государственный гидрометеорологический университет, Малоохтинский проспект, дом 98, 195196, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: smilek.11@mail.ru

Рост раковин моллюска *Serripes groenlandicus* из Печорского моря был аппроксимирован моделью Гомперца. Произведено сравнение стандартизованного показателя роста RDD (отношение разности реального и теоретического размера к ежегодному теоретическому приросту) с климатическими индексами NAO и AO. Выявлена связь этого показателя с указанными индексами с запаздыванием от одного до пяти лет.

Ключевые слова: *Serripes groenlandicus*; рост; модель Гомперца; климатические индексы.

Изучение реакции донных сообществ на изменения климата и межгодовых флуктуаций термических и гидрологических условий в арктических морях требует проведения многолетних исследований. Однако существует довольно простой метод проследить реакцию гидробионтов, используя некоторые маркеры, отражающие эти влияния. Таким методом является изучение скорости роста гидробионтов, в частности двустворчатых моллюсков, по видимым на их телах отметок остановки роста в зимнее время. В гидробиологической литературе известно довольно много подобного рода работ, посвященных исследованию этой проблеме (Nakaoka, Matsui, 1994; Carroll et al., 2008; Carroll et al., 2011; Денисенко, 2013 и др.). Это можно объяснить относительной простотой определения их возраста, так как приросты большинства двустворчатых моллюсков могут быть оценены по расстояниям между зимними кольцами приостановки или замедления роста на створках раковин.

Измеряя расстояния между зимними кольцами приостановки роста у раковин двустворчатых моллюсков, можно определить не только их возраст, но и условия, в которых протекала жизнь животного. Особую ценность имеют те исследования, в которых данные по скорости роста подкреплены данными об изменчивости параметров окружающей среды, измеренных в то же время, когда отбирались пробы беспозвоночных.

Для того, чтобы выявить эффект климатического воздействия на водную экосистему, необходимо наблюдать последнюю в течение долгого времени, чтобы различить изменения, которые могут происходить ежесезонно в течение многих лет. К сожалению, такие масштабы наблюдений редко возможны при их осуще-

ствлении по традиционным схемам мониторинга. Такая неспособность традиционных подходов оценить изменчивость водных экосистем в течение достаточно продолжительных временных интервалов может быть преодолена при использовании хронобиологических показателей. Одна из таких возможностей — анализ ежегодных приростов раковины морских двустворчатых моллюсков, которые могут жить десятилетиями (Золотарев, 1989). Они ведут неподвижный или малоподвижный образ жизни и часто доминируют по биомассе во многих донных сообществах. На рост моллюсков влияют два основных фактора — температура и пища, и поэтому изменения в приросте их раковины могут отражать изменения в силе воздействия этих факторов на протяжении всей жизни животного.

Приросты большинства двустворчатых моллюсков могут быть оценены по расстояниям между зимними кольцами приостановки или замедления роста на створках (Алимов, 2001; Золотарев, 1989). Изменения в темпах роста двустворчатых моллюсков связаны с крупномасштабными региональными и локальными климатическими явлениями (Carroll et al., 2008; Carroll et al., 2011).

Различные популяции моллюсков могут иметь разные темпы роста, которые обусловлены факторами окружающей среды и которыми управляют климатические изменения разного масштаба. Эти результаты подтвердили важность моллюсков как биоиндикаторов для идентификации изменчивости морских экосистем, однако, некоторые расхождения в трактовке выявленной изменчивости темпов их роста (Carroll et al., 2008; Carroll et al., 2011).

Материалы и методы. Объектом исследования являлись раковины моллюсков *Serripes groenlandicus* (Mohr, 1786), выловленных с помощью трала Сигсби во время экспедиции в Печорском море в августе 2014 г. Материал был собран у южной оконечности о. Долгий (координаты N69°10' и E59°25') на глубине 5—6 м. Из всего исходного материала отбирались только живые моллюски в возрасте (по предварительной оценке) не менее 5 лет. Всего для анализа было выбрано 12 экземпляров моллюсков.

Измерения годовых приростов производились с использованием программного обеспечения MapViewer по фотографиям раковин.

Прирост раковин уменьшается с возрастом, и поэтому для сравнения таких величин у разновозрастных особей в конкретные годы их необходимо стандартизировать. Для этого может быть использован метод, в соответствии с которым стандартизация осуществляется с учетом теоретических приростов, вычисленных по функции роста Берталанфи (Селин, 2010) для конкретных особей.

Кроме того для оценки теоретических приростов может быть выбрана функция на основе формулы Гомпертца, которая уже давно и успешно используется для моделирования роста различных организмов с дефинитивными линейными размерами (Nakaoka, Matsui, 1994; Денисенко, 2013):

$$l_t = L_{\infty} \cdot e^{-k(t-i)},$$

где l_t — размеры организма в возрасте t , L_{∞} — теоретически предельные размеры, k — константа роста, i — абсцисса точки перегиба кривой. Ежегодный теоретический прирост оценивался по формуле:

$$\frac{dL}{dt} = k \cdot L_t \cdot \log\left(\frac{L_{\infty}}{L_t}\right)$$

В настоящей работе для аппроксимации роста моллюсков была выбрана функция Гомперца, на основе которой рассчитывался стандартизованный показатель роста, представляющий собой отношение разности реального и теоретического размера к ежегодному теоретическому приросту — RDD (ratio of difference and derivative) (Денисенко, 2013).

Методы статистического анализа. Изучение закономерностей роста морских двустворчатых моллюсков *S. groenlandicus* и *Yoldia hyperborea* в арктических морях показали, что величины стандартизованного роста (RDD) обнаруживает значительную статистическую связь с параметрами местообитания этих беспозвоночных (Denisenko et al., 2015; Denisenko, Skvortsov, 2015). Так, рост моллюсков *Serripes groenlandicus* в Баренцевом море связан с такими характеристиками, как среднегодовое количество осадков, количество осадков в летний период, температура воды, величины индексов Североатлантического колебания (NAO), Атлантического колебания (AO) и Североатлантической осцилляции (Atlantic multidecadal oscillation, AMO) (Денисенко, 2013).

Изучение закономерностей роста двустворчатого моллюска *Yoldia hyperborea* из Чукотского моря на основе анализа многолетних данных показало, что величины стандартизованного роста тесно связаны с температурой придонной воды и мощностью потока вод из Охотского моря в Чукотское. Кроме того, попарное сравнение временных рядов RDD с показателями, характеризующими условия обитания моллюсков этого вида показало, что существует отклик величин стандартизованного роста на изменение индекса AO, причем с запаздыванием на два года (Denisenko et al., 2015; Denisenko, Skvortsov, 2015).

Полученные ряды индивидуальных стандартизованных ежегодных приростов моллюсков использовались для вычисления средних значений и их доверительных 95 % интервалов.

Как указывалось выше, рост *S. groenlandicus* в значительной мере определялся метеорологическими условиями и температурой воды в районе обитания моллюсков. К сожалению, такими данными для окрестностей о. Долгий мы не располагали. Поэтому мы решили привлечь данные о многолетней динамике двух кли-

матических индексов Североатлантического колебания (NAO) и Атлантического колебания (AO).

Индекс NAO вычисляется как разница между нормализованными показателями атмосферного давления в районе Азорских островов (область высокого давления) и Исландии (область низкого давления) отдельно для каждого месяца. Позитивные показатели NAO характеризуют такую погодную ситуацию зимой и в начале весны, при которой наблюдается выраженный зональный перенос теплых воздушных масс с запада (с Атлантического океана), приводящий к повышению температуры воздуха и уровня осадков в Печорском море. Напротив, негативные показатели NAO характеризуют ослабление западного переноса теплых воздушных масс и усиление меридионального переноса, что приводит к понижению температуры и осадков.

Индекс AO является разницей атмосферных давлений на уровне моря между зонами умеренных и приполярных широт в северном полушарии. При высоких положительных значениях индекса усиливается проникновение воздушных (более теплых) масс в северные широты (Денисенко, 2013).

Для оценки зависимости индексов роста (RDD) моллюсков от климатических характеристик использовалась стандартная линейная регрессия и пошаговая линейная множественная регрессия (Боровиков, 2003):

$$y = b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_nx_n + a,$$

где n — количество независимых переменных, обозначенных как x_1 и x_n , b — коэффициенты при переменных, a — свободная константа. Для оценки качества регрессии использовались коэффициенты детерминации R^2 (Боровиков, 2003).

Для выявления связи стандартизованной скорости роста моллюсков *S. groenlandicus* (RDD) и климатическим индексами был применен один из методов анализа временных рядов — метод распределенных лагов. Этот метод представляет собой вариант линейной множественной регрессии:

$$Y_t = \sum \beta_i \cdot x_{t-i},$$

где x_{t-i} — значение предиктора во время t и в предшествующие моменты времени $t-i$.

В нашем случае в качестве зависимой переменной Y_t выступает RDD, а в качестве предиктора — значения NAO и AO, соответственно. Все статистические вычисления были произведены с использованием программы Statistica 8.0.

Результаты и обсуждение. Внешние линии роста на раковинах моллюска — ежегодные темные кольца, соответствующие зимним остановкам роста — были использованы в качестве маркера возраста. Максимальный возраст моллюсков оказался равным девятнадцати годам. Кривые индивидуального линейного роста

раковин *S. groenlandicus* характеризуются разной предельной длиной раковины и разными значениями интенсивности роста (рис. 1).

Усредненные рассчитанные параметры модели Гомперца, описывающей рост моллюсков *S. groenlandicus* в Печорском море, помещены в табл. 1. Обращает на себя внимание, что такие параметры модели, как скорость роста (k), практически не различаются у моллюсков, взятых из разных популяций. Предельные теоретические длины раковин также близки (за исключением моллюсков, обитающих у о. Колгуев). Заметно различаются величины точки перегиба (i), то есть возраста, в котором происходит замедление роста.

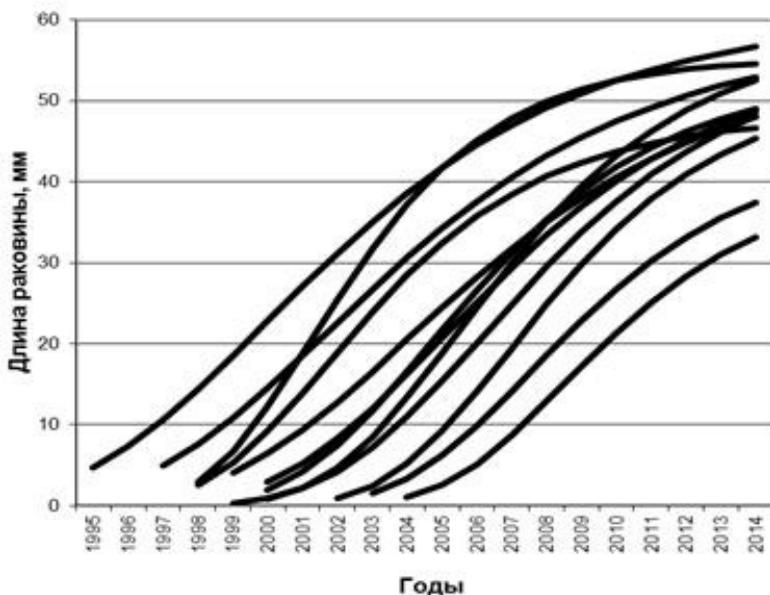


Рис. 1. Индивидуальные кривые линейного роста.

Таблица 1. Параметры уравнений Гомперца, аппроксимирующие рост моллюсков *S. groenlandicus* в разных местообитаниях Баренцева моря

Местообитание	R^2	L_{∞}	+95%	k	+95%	i	+95%
У о. Долгого, Печорское море	0,98	53,2	1,822	0,250	0,0139	9,22	0,804
К югу от о. Колгуев*	0,898	60,3	2,599	0,206	0,0268	6,25	0,367
К северу от губы Колоколкова*	0,864	53,1	1,289	0,216	0,0147	5,75	0,210

* по Денисенко (2013)

На основании сравнения измеренных приростов раковины с приростами, рассчитанными по формуле Гомперца, были определены стандартные скорости роста RDD, многолетняя динамика значений которых представлена на рис. 2.

Именно величины RDD послужили исходными данными, которые использовались для анализа зависимости роста *S. groenlandicus* от климатических параметров.

В табл. 2 представлены результаты корреляционного анализа (попарно сравнивались между собой следующие параметры: стандартизованная скорость роста моллюсков, климатические индексы NAO и AO). Из этой таблицы видно, что достоверно (на уровне 95%-й вероятности) коррелируют между собой только климатические индексы. Интересующий нас параметр RDD достоверной корреляционной связи ни с одним параметром не имеют.

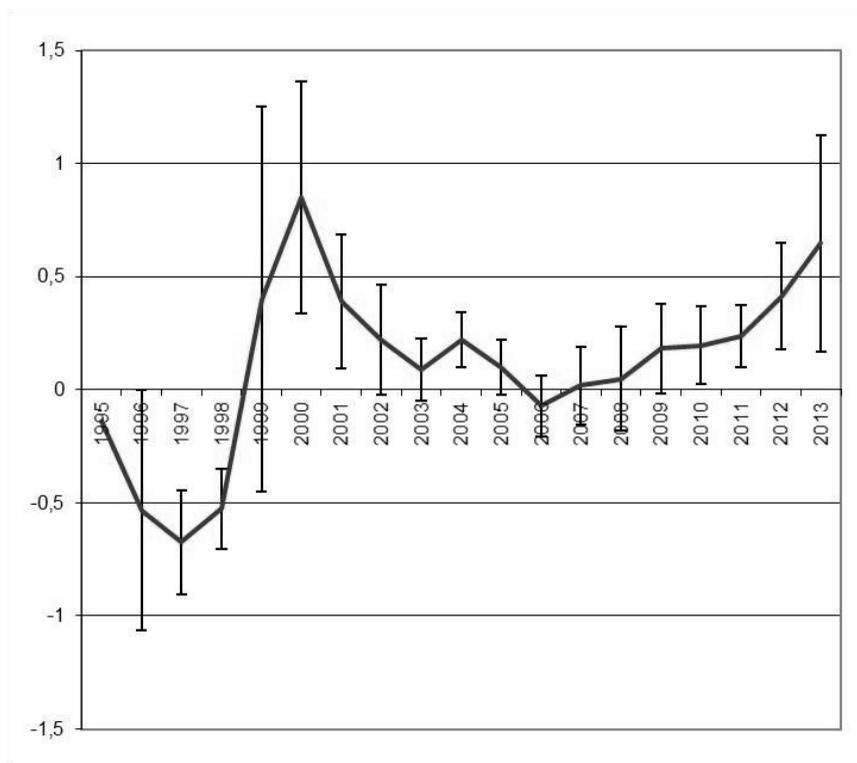


Рис. 2. Многолетняя динамика значений стандартизованного темпа роста *S. groenlandicus* (RDD) (вертикальные линии — стандартные ошибки средних).

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между RDD и индексами NAO и AO (выделены коэффициенты, значимые на уровне $p \leq 0,05$)

	AO	NAO	RDD
AO	1,0	0,745	0,004
NAO	0,745	1,0	0,101
RDD	0,004	0,101	1,00

Результаты множественного регрессионного анализа также показали отсутствие зависимости темпов роста моллюсков от основных климатических показателей в северном полушарии ($R^2 = 0,02$), поэтому подробные результаты не приводятся.

При сопоставлении многолетних временных рядов величин стандартизованного роста моллюсков (RDD) и индексов NAO и AO, можно обнаружить, что изменения величины RDD следуют с некоторым запозданием за изменением индекса. По этой причине нами был применен такой метод анализа, как метод распределенных лагов, описанный выше. Были рассмотрены две возможные модели, в которых в качестве зависимой переменной выступали величины RDD, а предиктором — значение NAO или AO.

Первая из моделей (табл. 3), обнаружила достоверную связь с индексом NAO с запаздыванием на четыре года. Модельные данные вполне удовлетворительно совпадают с измеренными (рис. 3 и 4).

Таблица 3. Модель, описывающая связь величин RDD и индекса NAO (выделены коэффициенты, значимые на уровне $p \leq 0,05$)

$$R = 0,808; R^2 = 0,653; N = 14$$

Лаг	Регрессионный коэффициент	Стандартная ошибка	t(8)	p
0	-0,0039	0,0152	-0,2541	0,806
1	0,0107	0,0165	0,6481	0,535
2	0,0000	0,0126	0,0000	1,000
3	-0,0218	0,0124	-1,7532	0,118
4	-0,0414	0,0151	-2,7505	0,025
5	-0,0466	0,0242	-1,9286	0,090

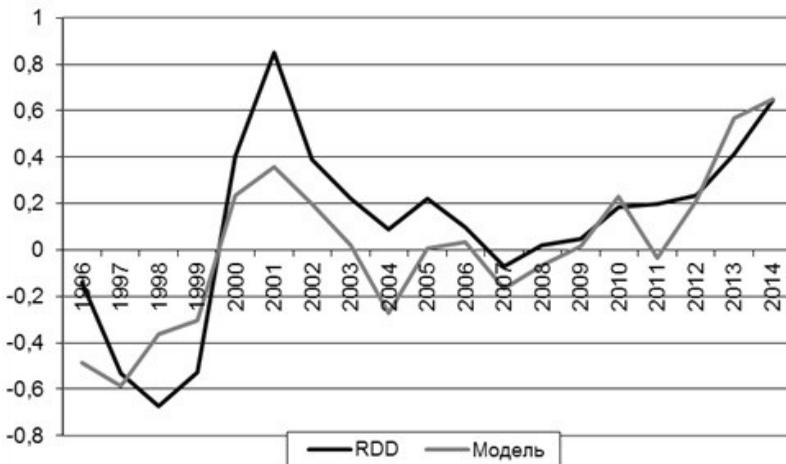


Рис. 3. Сравнение модельных и измеренных величин RDD (в качестве предиктора выступает индекс NAO).

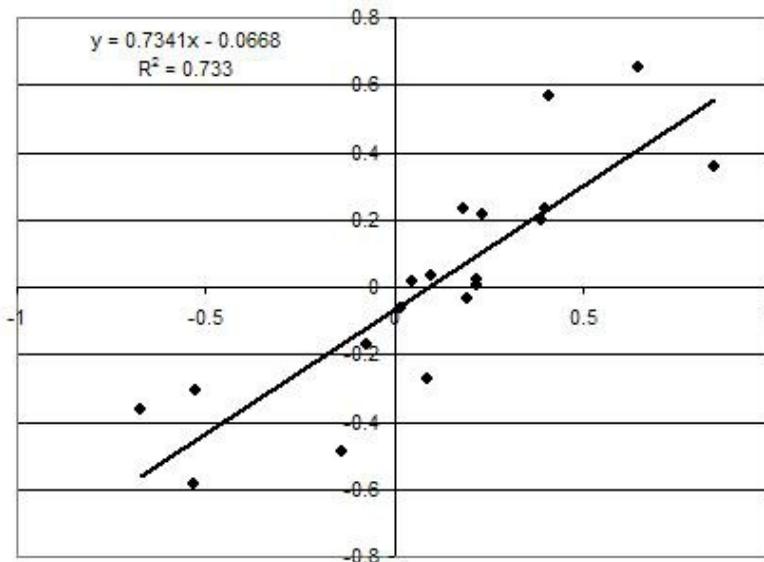


Рис. 4. Сравнение модельных и измеренных величин RDD (в качестве предиктора выступает индекс NAO).

Вторая из моделей (табл. 4), также обнаружила достоверную связь с индексом АО, правда, с запаздыванием от одного года до пяти лет. Эта модель оказалась более надежной, чем первая (величина R^2 значительно выше). Модельные данные вполне удовлетворительно совпадают с измеренными (рис. 5 и 6).

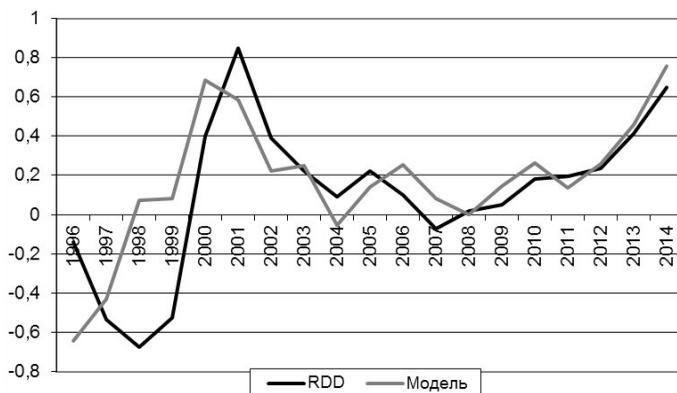


Рис. 5. Сравнение модельных и измеренных величин RDD (в качестве предиктора выступает индекс АО).

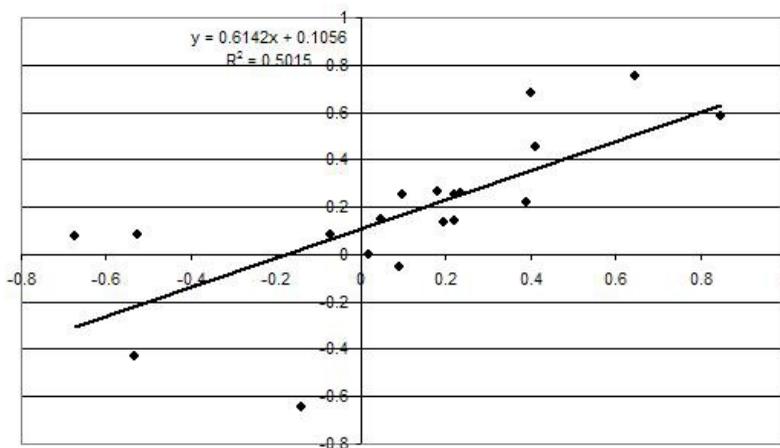


Рис. 6. Сопоставление модельных и измеренных величин RDD (в качестве предиктора выступает индекс АО).

Таблица 4. Модель, описывающая связь величин RDD и индекса АО
(выделены коэффициенты, значимые на уровне $p \leq 0,05$)

$R = 0,938$; $R^2 = 0,880$; $N = 14$

Лаг	Регрессионный коэффициент	Стандартная ошибка	t(8)	p
0	-0,011	0,011	-1,032	0,332
1	-0,0338	0,0103	-3,2669	0,0114
2	-0,0482	0,0096	-5,0219	0,0010
3	-0,0512	0,0091	-5,6539	0,0005
4	-0,0529	0,0100	-5,2975	0,0007
5	-0,0766	0,0180	-4,2474	0,0028

Подводя итог работы, следует отметить, что были выявлены некоторые закономерности роста раковин моллюсков *S. groenlandicus*.

Параметры роста раковин *S. groenlandicus*, обитающих в различных участках Баренцева и Печорского морей, в значительной степени совпадают.

Результаты анализа межгодовых скоростей линейных приростов раковин моллюсков *S. groenlandicus* в период с 1995 по 2014 г., характеризующийся достаточно разными условиями окружающей среды в конкретных местообитаниях в юго-восточной части Баренцева моря (в Печорском море), позволили установить зависимость роста моллюсков от многолетних изменений ряда климатических показателей.

Ответ моллюсков *S. groenlandicus* в Печорском море на климатические колебания оказывается замедленным и может составлять от одного года до пяти лет.

ЛИТЕРАТУРА

- Боровиков В., 2003. Искусство анализа данных на компьютере: Для профессионалов. 2-е изд. СПб.: Питер. 688 с.
- Денисенко С. Г., 2013. Биоразнообразие и биоресурсы макрозообентоса Баренцева моря: Структура и многолетние изменения. СПб.: Наука, 2013. 284 с.
- Золотарев В. Н., 1989. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 123 с.
- Селин Н. И., 2010. Рост и продолжительность жизни двустворчатых моллюсков у северо-восточного побережья острова Сахалин // Биология моря. Т. 36. № 4. С. 265—273.
- Carroll M. L., Denisenko S. G., Voronkov A., Ambrose W. G., Henkes G. C., Bosheim S., Fredheim B., Gulbrandsen T. R., 2008. Arctic bivalves as indicators of environmental variation // Proceedings of the SPE 9th International Conference on Health, Safety and Environment (15—17 April 2008, Nice, France). London: SPE. SPE-111558. 11 p.
- Carroll M. L., Ambrose W. G., Levin B. S., Locke W. L., Henkes G. A., Hop H., Paul E., Renaud P. E., 2011. Pan-Svalbard growth rate variability and environmental regulation in the Arctic bivalve *Serripes groenlandicus* // Journal of Marine Systems. Vol. 88. P. 239—251.

Denisenko S. G., Grebmeier J. M., Cooper L. W., 2015. Assessing bioresources and standing stock of zoobenthos (key species, high taxa, trophic groups) in the Chukchi Sea // *Oceanography*. Vol. 28. № 3. P. 146—157.

Denisenko S. G., Skvortsov V. V., 2015. Relationship of growth patterns in a bivalve population in the Chukchi Sea to the Arctic oscillation // *Oceanography*. Vol. 28. № 3. P. 154—155.

Nakaoka M., Matsui S., 1994. Annual variation in the growth rate of *Yoldia notabilis* (Bivalvia: Nuculanidae) in Otsuchi Bay, northeastern Japan, analyzed using shell microgrowth patterns // *Marine biology*. Vol. 119. P. 397—404.

GROWTH RATE OF BIVALVES *SERRIPES GROENLANDICUS* (MOHR, 1786) AND ITS RELATIONSHIP TO THE INTERANNUAL VARIABILITY OF METEOROLOGICAL DATA IN THE PECHORA SEA

V. V. Skvortsov¹, K. V. Ivanova²

¹*Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: vlad_skvortsov@mail.ru*

²*Russian State Hydrometeorological University (RSHU) Malookhtinsky prospect, 98, 195196, St. Petersburg, Russia; e-mail: smilek.11@mail.ru*

Keywords: *Serripes groenlandicus*; growth; Gompertz model; climate indices.

The growth of shells of mollusk *Serripes groenlandicus* from Pechora see has been approximated by Gompertz model. Comparing the measured annual shells growth with the theoretical one standardized growth rate has been calculated — RDD (ratio of difference and derivative). Statistical analysis has revealed relationship between the RDD and climatic indices NAO and AO with lags of one to five years.

УДК 574.52+594.1

ИЗУЧЕНИЕ СКОРОСТИ РОСТА ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *UNIO PICTORUM* (LINNAEUS, 1758) ИЗ Р. ОРЕДЕЖ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ) В СВЯЗИ С МЕЖГОДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

В. В. Скворцов, Н. Р. Марданова

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

В настоящей работе излагаются результаты изучения скорости роста двустворчатых моллюсков вида *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), обитающего в реке Оредеж (Ленинградская область) и производится оценка воздействия на нее метеорологических факторов. На основе измерения длин раковин и расстояний между зимними кольцами приостановки или замедления роста на створках раковин рассчитаны параметры модели Гомпертца, аппрокси-

мирующей рост раковин моллюсков, а также стандартизованные скорости роста (SGI и RDD). С использованием методов множественной регрессии подтверждена гипотеза о существенном влиянии на рост двустворчатых моллюсков *U. pictorum* климатических процессов в атмосфере, в том числе и глобальных.

Ключевые слова: *Unio pictorum*; скорость роста; модель Гомпертца; климатические индексы.

Введение

Пресноводный бентос, включающий двустворчатых моллюсков, часто демонстрирует значительную межгодовую изменчивость скорости роста тела индивидуумов. Эта вариабельность может быть вызвана различными причинами: например, температурой воды, продуктивностью водоема и доступностью для моллюсков пищевого ресурса, а также климатическими условиями. В научной литературе известно довольно много работ, посвященных исследованию этой проблеме (Nakaoka, Matsui, 1994; Carroll et al., 2008; Carroll et al., 2011; Денисенко, 2013 и др.). В большинстве этих работ изучаются модели индивидуального роста преимущественно двустворчатых моллюсков и преимущественно морских. Это можно объяснить относительной простотой определения их возраста, так как приросты большинства двустворчатых моллюсков могут быть оценены по расстояниям между зимними кольцами приостановки или замедления роста на створках раковин.

Измеряя расстояния между зимними кольцами приостановки роста у раковин двустворчатых моллюсков, можно определить не только их возраст, но и условия, в которых протекала жизнь животного. Особую ценность имеют те исследования, в которых данные по скорости роста подкреплены данными об изменчивости параметров окружающей среды, измеренных в то же время, когда отбирались пробы беспозвоночных.

В настоящее время практически отсутствуют публикации, посвященные изучению скорости роста пресноводных двустворчатых моллюсков, в особенности в сравнении с климатическими, гидрологическими и биологическими данными, полученными в тех же местообитаниях.

Цель настоящей работы — изучение скорости роста раковин двустворчатых моллюсков вида *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) из популяции, обитающих в реке Оредеж (Ленинградская область), и оценка воздействия на нее климатических факторов.

Для достижения поставленной цели были определены следующие задачи: 1) рассчитать параметры модели Гомпертца, описывающей рост раковин моллюсков; 2) рассчитать стандартизованные скорости роста моллюсков (SGI и RDD); 3) сравнить стандартизованные скорости роста моллюсков (SGI и RDD) с климатическими показателями и проанализировать их связь.

Материал и методы исследований

Для того, чтобы выявить эффект климатического воздействия на водную экосистему, необходимо наблюдать последнюю в течение долгого времени, чтобы различить изменения, которые могут происходить ежесезонно в течение многих лет. К сожалению, такие масштабы наблюдений редко возможны при их осуществлении по традиционным схемам мониторинга. Такая неспособность традиционных подходов оценить изменчивость водных экосистем в течение достаточно продолжительных временных интервалов может быть преодолена при использовании хронобиологических показателей. Одна из таких возможностей — анализ ежегодных приростов раковины морских (или как в нашем случае, пресноводных) двустворчатых моллюсков, которые могут жить десятилетиями (Золотарев, 1989). Они ведут неподвижный или малоподвижный образ жизни и часто доминируют по биомассе во многих донных сообществах. На рост моллюсков влияют два основных фактора — температура и пища, и поэтому изменения в приросте их раковины могут отражать изменения в силе воздействия этих факторов на протяжении всей жизни животного.

Приросты большинства двустворчатых моллюсков могут быть оценены по расстояниям между зимними кольцами приостановки или замедления роста на створках (Алимов, 2001; Золотарев, 1989). Изменения в темпах роста двустворчатых моллюсков связаны с крупномасштабными региональными и локальными климатическими явлениями (Carroll et al., 2008; Carroll et al., 2011).

Различные поселения моллюсков имеют разные темпы роста, которые обусловлены факторами окружающей среды и которыми управляют климатические изменения разного масштаба. Эти результаты подтвердили важность моллюсков как биоиндикаторов для идентификации изменчивости морских экосистем, однако имеются некоторые расхождения в трактовке выявленной изменчивости темпов их роста (Carroll et al., 2008; Carroll et al., 2011).

Чтобы выявить реакцию моллюсков на изменения в условиях окружающей среды необходимо иметь результаты наблюдений за температурой, гидродинамикой, первичной продукцией и потоком детрита, которые оказывают непосредственное воздействие на организм. Сопоставление этих условий с изменениями в мягких частях тела животных невозможно из-за быстрого обновления таких тканей. В то же время последовательное сохранение истории роста за счет неравномерной кольцеобразной концентрации кальция, магния и органического материала в раковинах двустворок позволяет косвенно проследивать историю диеты животного и условий окружающей среды в течение всей его жизни.

Прирост раковин уменьшается с возрастом, и поэтому для сравнения таких величин у разновозрастных особей в конкретные годы их необходимо стандартизировать. Для этого может быть использован метод Джонса (Jones et al., 1983) в соответ-

ствии с которым стандартизация осуществляется с учетом теоретических приростов, вычисленных по функции роста Берталанфи (Селин, 2010) для конкретных особей. При этом реальные приросты делятся на приросты, вычисленные по формуле, в результате чего получается так называемый стандартизированный индекс роста (SGI), который может использоваться для сравнения темпов роста в разные годы не только конкретных особей, но и целых групп, поскольку онтогенетические изменения в росте нивелируются, а дисперсия всего ряда выравнивается.

Кроме того для оценки теоретических приростов может быть выбрана функция на основе формулы Гомпертца, которая уже давно и успешно используется для моделирования роста различных организмов с дефинитивными линейными размерами или массой:

$$l_t = L_{\infty} \cdot e^{-k(t-i)},$$

где l_t — размеры организма в возрасте t ; L_{∞} — теоретически предельные размеры; k — константа роста; i — абсцисса точки перегиба кривой. Ежегодный теоретический прирост оценивался по формуле:

$$\frac{dl}{dt} = k \cdot L_t \cdot \log \frac{L_{\infty}}{L_t}.$$

Кроме SGI был использован другой показатель, представляющий собой отношение разности реального и теоретического размера к ежегодному теоретическому приросту. Фактически, если рассматривать год как достаточно маленькую единицу времени, то получаемая подобным образом величина может быть обозначена как RDD — ratio of difference and derivative (Денисенко, 2013).

В основу настоящей работы положен анализ прироста раковин моллюсков, собранных в середине октября 2015 года в реке Оредеж Ленинградской области в поселке Вырица на территории Биостанции РГПУ им. А. И. Герцена (59.411355 с.ш. и 30.304830 в.д.). Всего пригодными для анализа оказались всего 13 раковин моллюсков *U. pictorum*. После процесса отбора и обработки раковин моллюсков, необходимо сфотографировать каждую из них с правой и с левой стороны. Линиями роста на раковинах моллюсков являются темные кольца, которые соответствуют зимним остановкам роста и используются для определения ежегодного прироста.

Для каждой раковины при помощи штангенциркуля измерялась максимальная длина, поскольку данный параметр необходим для последующего перевода линейного расстояния в прирост. Измерения ширины годовых колец раковин моллюсков производилось с использованием программного обеспечения Map Viewer по их фотографиям с высоким разрешением и с расстояния 2 м во избежание искажения естественных пропорций на изображениях. Далее все расчеты пропорционально переводились в реальные линейные размеры.

Климатические данные. Многими исследователями было показано, что климатические колебания и связанные с ними процессы изменения температурного режима воздуха, воды, характера осадков, водности рек могут иметь значительное влияние на биопродуктивность экосистем, в том числе водных (Дроздов и др., 2012).

Погода и климат в Северной Атлантике и прилегающих к нему районах Северной Америки и Евразии во многом зависят от атмосферной циркуляции в Северной Атлантике, которая представлена системами исландского низкого и высокого давления Азорских островов. Эта разница давления определяется в течение зимних месяцев, называется Североатлантическое колебание (NAO). По многочисленным исследованиям, Северо-Атлантическое колебание в большей степени определяет погоду (интенсивность и траектории циклонов и штормов, аномалии осадков и приземной температуры воздуха) во многих странах Европы и акватории Северной Атлантики. В Балтийском регионе в это время увеличивается температура воздуха и воды, а также снижается площадь ледяного покрова в зимний период. Развитие циклонической деятельности также приводит к увеличению объема твердых и жидких осадков. Интенсивность роста осадков приводит к значительному увеличению расходов рек западной и северной части района водосбора Балтийского моря (Дроздов и др., 2012).

И. В. Лаврова (Лаврова, 2009) в своей диссертации установила наличие асинхронных статистических связей между зимними показателями Северо-Атлантического колебания (NAO) в океане и показателями экстремальных условий погоды в Европе летом. Была выявлена закономерность, которая выражается в том, что при увеличении индекса NAO в Европе устанавливается относительно прохладная погода с большим количеством осадков. С другой стороны, при снижении величины индекса NAO в Европе устанавливается теплая погода с незначительным количеством выпадающих осадков летом.

Индекс АО — индекс Арктической осцилляции. Термин «Арктическое колебание» был введен для исследования глобальных процессов аномалий циркуляции в стратосфере Северного полушария (Thompson and Wallace, 1998), где, как и в нижней тропосфере имеет место постоянное перекачивание массы атмосферы между полюсом и средними широтами (в ту и другую стороны).

Поскольку на реке Оредеж не проводятся регулярные мониторинговые работы, то для нее отсутствуют какие-либо данные по расходам, гидрохимии, продуктивности фитопланктона и т. п. Иными словами, данных, необходимых для выяснения зависимости скорости роста раковин моллюсков от климатических и трофических условий, нет.

В работе использовались материалы по климату северного полушария, которые представляют собой многолетние изменения по индексам, таким, как Североатлантическая осцилляция (NAO), Арктическая осцилляция (АО) (Climate Diagnostics Bulletin, 2016), а также мы воспользовались гидрометеорологической

информацией, в частности многолетними данными о температуре воздуха, с ближайшей метеостанции от пос. Вырица, лежащей на отдалении всего 14 км (пос. Белогорка, <http://rp5.ru>).

В качестве показателя, косвенно описывающего термические условия обитания моллюсков в реке, была рассчитана сумма эффективных температур (SUM) с 1 мая по 31 октября за период 2005—2015 гг. (табл. 1).

Методы статистического анализа. Полученные ряды индивидуальных стандартизированных ежегодных приростов моллюсков использовались для вычисления средних значений и их доверительных 95 % интервалов.

Для оценки зависимости индексов роста (SGI и RDD) моллюсков в р. Оредеж от климатических характеристик использовалась стандартная линейная регрессия и пошаговая линейная множественная регрессия (Боровиков, 2003):

$$y = b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_nx_n + a,$$

где n — количество независимых переменных, обозначенных как x_1 и x_n ; b — коэффициенты при переменных; a — свободная константа. Для оценки качества регрессии использовались коэффициенты детерминации R^2 (Боровиков, 2003).

В нашем случае в качестве зависимой переменной y выступает SGI или RDD, а в качестве предикторов — значения NAO, AO или сумма эффективных температур (SUM), соответственно.

Таблица 1. Сумма эффективных температур по метеостанции в пос. Белогорка, Ленинградская область (SUM)

Год	Сумма эффективных температур, °С
2005	18275
2006	19141
2007	18826
2008	16807
2009	17308
2010	19749
2011	19634
2012	18228
2013	19913
2014	18626
2015	17564

Вычисления и графические построения выполнялись в электронных таблицах Microsoft Excel 2010, Statistica 6 (Боровиков, 2003) и прикладном статистическом пакете PAST (Hummer, 2012).

Результаты и обсуждение

Линейный рост. Кривые индивидуального линейного роста характеризуются разной предельной длиной раковины и разными значениями интенсивности роста. Максимальный возраст собранных моллюсков *U. pictorum*, определенный по внешним линиям роста на раковинах, составлял 11 лет (рис. 1).

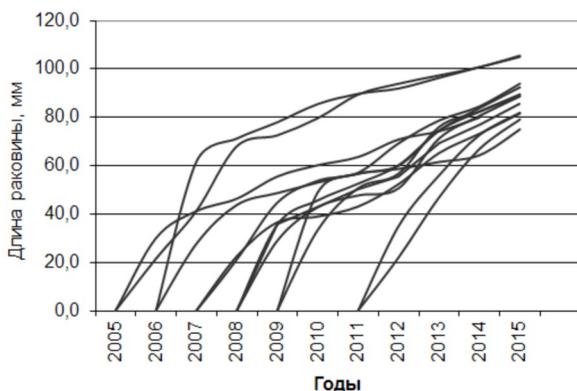


Рис. 1. Кривые индивидуального роста раковин моллюсков.

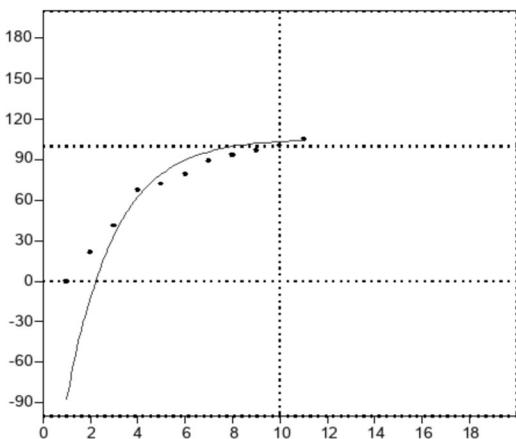


Рис. 2. Пример аппроксимации данных уравнением Берталанфи.

Как указывалась выше, для описания роста раковин двустворок различные авторы использовали две разные модели — модель фон Берталанфи (Селин, 2010) и модель Гомпертца (Nakaoka, Matsui, 1994; Денисенко, 2013).

На первом этапе исследования измеренные данные линейного роста были аппроксимированы двумя этими уравнениями (рис. 2 и 3). Из сравнения этих двух графиков видно, что в данном случае модель Берталанфи неприменима, поскольку она не имеет биологического смысла: в природе не встречаются моллюски, длина раковин которых выражалась бы отрицательной величиной (рис. 2).

Анализ параметров модели роста моллюсков *U. pictorum* (рис. 4, табл. 2) показывает следующее.

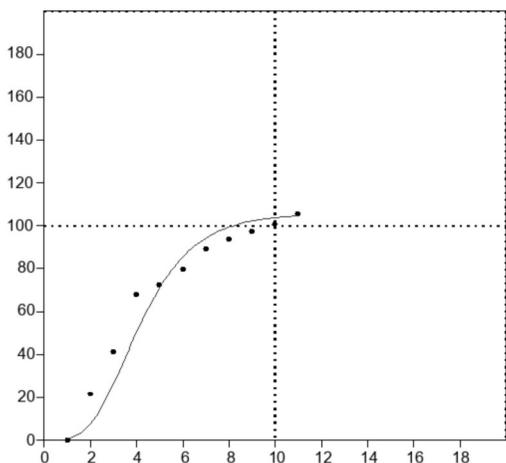


Рис. 3. Пример аппроксимации данных уравнением Гомпертца.

Во-первых, точка перегиба графика (I), т. е. точка снижения скорости роста моллюсков, составляет в среднем 4 года (2009—2005).

Во-вторых, константа роста (k) моллюсков *U. pictorum* в р. Оредеж в полтора—два раза превышает аналогичные показатели для морских арктических видов двустворок *Serripes groenlandicus* Bruguiere (k = 0,2) (Денисенко, 2013) и *Yoldia hyperborea* (Gould, 1841) (k = 0,33) (Denisenko et al., 2015; Denisenko,

Skvortsov, 2015), что, безусловно, может быть объяснено различием термического режима вод этих водных объектов.

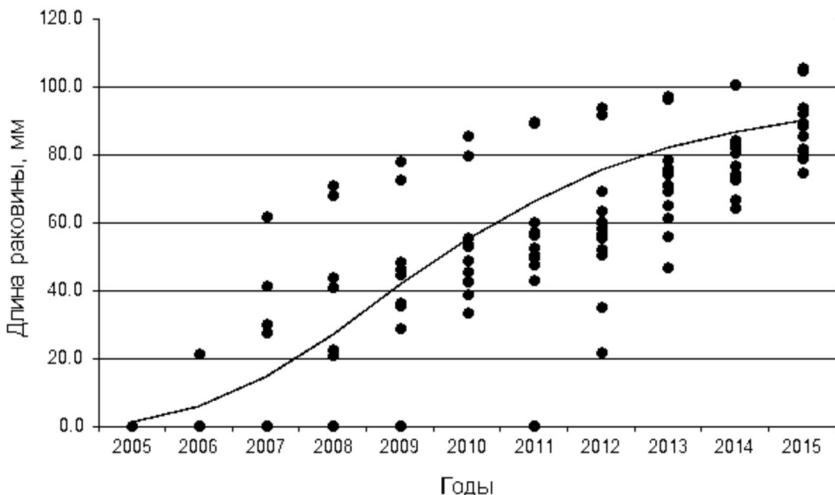


Рис. 4. Аппроксимация индивидуального роста раковин моллюсков *U. pictorum* функцией Гомперца $I_t = L_{\infty} \cdot e^{-e^{-k \cdot (t-1)}}$ (параметры модели представлены в таблице 2).

На основании произведенных расчетов были вычислены стандартизованные темпы роста моллюсков: SGI и RDD. Динамика стандартизованного роста (SGI и RDD) моллюсков *U. pictorum* обнаруживает межгодовые колебания, что может быть связано с изменением условий обитания в разные годы (рис. 5 и 6). При сравнении этих двух рядов видно, что они довольно тесно связаны друг с другом, что подтверждается высоким значением коэффициента корреляции ($r = 0,89$; $p < 0,05$).

Таблица 2. Усредненные параметры модели роста раковин моллюсков *U. pictorum*

R^2	L_{∞}	$\pm 95\%$	k	$\pm 95\%$	i	$\pm 95\%$
0,94	97,26	44,90	0,40	0,10	2009	3,43

Статистический анализ результатов. Изучение закономерностей роста морских двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus* и *Yoldia hyperborea* в арктических морях показали, что величины стандартизованного роста (в частности SGI и RDD) обнаруживает значительную статистическую связь с параметрами местообитания этих беспозвоночных (Denisenko et al., 2015; Denisenko, Skvortsov, 2015). Так, рост моллюсков *S. groenlandicus* в Баренцевом море связан с такими характеристиками, как среднегодовое количество осадков, количество осадков в летний период, температура воды, величины индексов Северо-Атлантического колебания (NAO), Атлантического колебания (AO) и Североатлантическая осцилляция (Atlantic multidecadal oscillation, AMO) (Денисенко, 2013).

Изучение закономерностей роста двустворчатого моллюска *Y. hyperborea* из

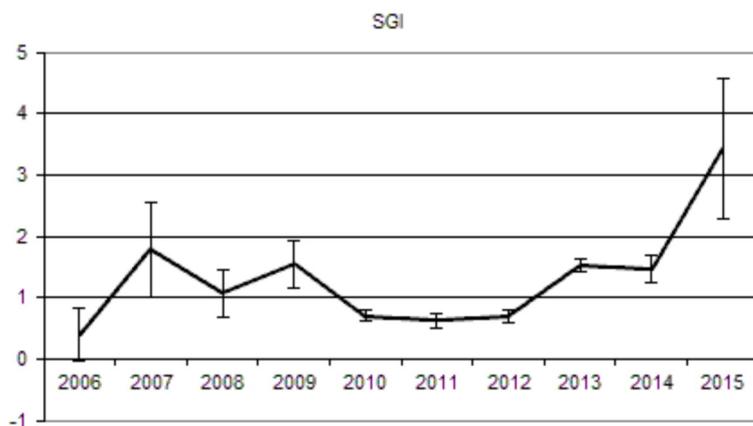


Рис. 5. Многолетняя динамика значений стандартизованной скорости роста (SGI) раковин моллюсков *U. pictorum*.

Чукотского моря на основе анализа многолетних данных показало, что величины стандартизованного роста тесно связаны с температурой придонной воды и мощностью потока вод из Охотского моря в Чукотское. Кроме того, попарное сравнение временных рядов RDD с показателями, характеризующими условия обитания моллюсков этого вида показало, что существует отклик величин стандартизованного роста на изменение индекса АО, причем с запаздыванием на два года (Denisenko et al., 2015; Denisenko, Skvortsov, 2015).

Использование климатических индексов (не только NAO и АО, но и некоторых других) в качестве объясняющих переменных показали, что они часто тесно коррелируют со многими природными процессами, такими, как, например, наводнения в Санкт-Петербурге или продуктивность промысловых рыб (Кляшторин, Любушин, 2005).

Как уже указывалось, поскольку длительные наблюдения за температурой воды, гидродинамикой или скоростями поступления питательного для моллюсков субстрата в месте взятия проб на р. Оредеж никогда не проводились, мы были вынуждены использовать для анализа закономерностей динамики SGI и RDD косвенные данные — климатические индексы NAO и АО и данные о температуре воздуха в районе исследований (см. выше).

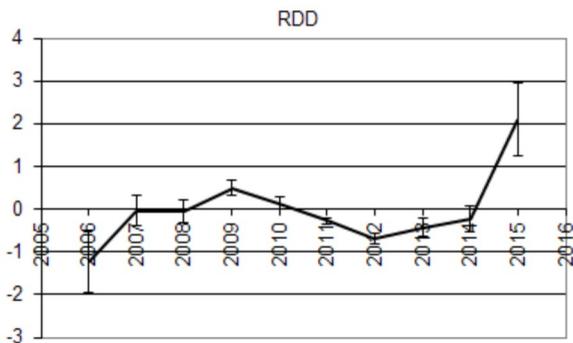


Рис. 6. Многолетняя динамика значений стандартизованной скорости роста (RDD) раковин моллюсков *U. pictorum*.

В табл. 3 представлены результаты корреляционного анализа. Попарно сравнивались между собой следующие параметры: стандартизованная скорость роста моллюсков, климатические индексы NAO и АО и логарифмированные суммы эффективных температур. Из этой таблицы видно, что достоверно (на уровне вероятности 95%) коррелируют между собой только климатические индексы. Интересую-

щие нас параметры SGI и RDD достоверной корреляционной связи ни с одним параметром не имеют.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Пирсона использованных переменных с учетом RDD (значимые величины на уровне вероятности 95% отмечены выделенным шрифтом)

	RDD	NAO	AO	LN SUM
RDD	1,000	0,258	0,218	-0,450
NAO	0,258	1,000	0,859	-0,021
AO	0,218	0,859	1,000	-0,211
LN SUM	-0,450	-0,021	-0,211	1,000

Интересную информацию дает корреляционный анализ климатических и метеорологических показателей, взятых с временным лагом (запаздыванием) в один год относительно друг друга (табл. 4). Не вызывают удивления высокие значения коэффициентов корреляции между климатическими индексами NAO и AO. Вместе с тем, довольно тесной и значимой оказалась связь индекса AO с логарифмом величины суммы активных температур в предыдущем году (LN SUM – 1). Из этого можно сделать осторожный вывод: учитывая тесную связь климатических индексов NAO и AO между собой и несмотря на то, что первый из них формирует погоду в Северной Европе зимой, а второй — погоду в Арктике, они все же оказывают определенное воздействие на метеорологическую обстановку в районе пос. Вырица.

На основании этого вывода было решено построить множественные регрессионные модели, описывающие связи стандартизованной скорости роста SGI и RDD с климатическими индексами и суммой температур в качестве предикторов.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции Пирсона использованных переменных (значимые величины на уровне вероятности 95% отмечены выделенным шрифтом)

	NAO	NAO-1	AO	AO-1	AO-2	LN SUM-1
NAO	1,000	-0,342	0,854	-0,299	-0,299	-0,515
NAO-1	-0,342	1,000	-0,229	0,829	0,829	0,128
AO	0,854	-0,229	1,000	-0,225	-0,225	-0,669
AO-1	-0,299	0,829	-0,225	1,000	1,000	-0,074
AO-2	-0,299	0,829	-0,225	1,000	1,000	-0,074
LN SUM-1	-0,515	0,128	-0,669	-0,074	-0,074	1,000

В табл. 5 представлены параметры первой множественной регрессионной модели, в которой в качестве предикторов выступает индекс NAO и тот же индекс с

временным сдвигом в один год. Несмотря на то, что рассчитанные коэффициенты модели значимы только на уровне 90%-й вероятности, модель №1 вполне удовлетворительно совпадает с расчетными данными RDD (рис. 7).

Таблица 5. Параметры множественной регрессии для RDD (модель №1),
 $R = 0,775$; $R^2 = 0,601$; $F(2, 5) = 3,7590$; $p < 0,10^*$

	Beta	SE	B	SE	t(5)	Уровень значимости
Пересечение			-0,523	0,175	-2,983	0,031
NAO-1	-0,799	0,301	-0,855	0,322	-2,656	0,045
NAO	-0,467	0,301	-0,522	0,337	-1,550	0,182

*В этой и последующих таблицах: R — коэффициент множественной корреляции; R^2 — коэффициент детерминации для мультирегрессии; уровень значимости — вероятность нулевой гипотезы для множественной регрессии и независимых переменных; B — коэффициент при независимых переменных, $Beta$ — стандартизированное значение B ; выделены значимые независимые переменные.

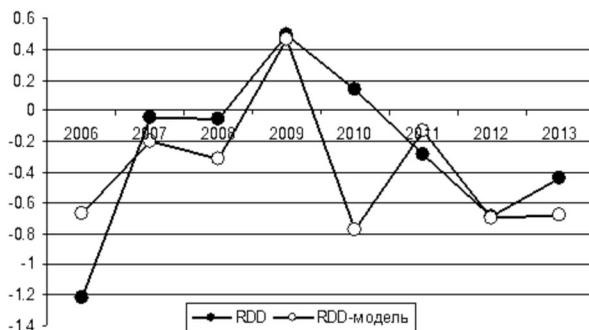


Рис. 7. Сравнение измеренных и рассчитанных по модели №1 величин RDD.

Параметры второй множественной регрессионной модели, в которой в качестве предикторов выступает индекс NAO с временным сдвигом в один год и сумма температур со сдвигом в два года (SUM-2) также оказались значимыми только на уровне 90%-й вероятности (табл. 6). Эта модель (№2) также вполне удовлетворительно совпадает с расчетными данными RDD (рис. 8).

Таблица 6. Параметры множественной регрессии для RDD (модель №2)
 $R = 0,724$; $R^2 = 0,524$; $F(2, 6) = 3,300$; $p < 0,10$

	Beta	SE	B	SE	t(6)	Уровень значимости
NAO-1	-0,622	0,304	-7,1E-01	0,346	-2,043	0,087
SUM-2	-0,675	0,304	-2,0E-05	0,000	-2,216	0,069

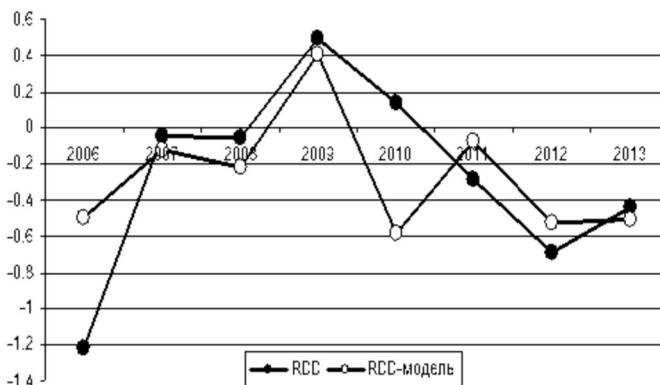


Рис. 8. Сравнение измеренных и рассчитанных по модели №2 величин RDD.

Многолетние ряды изменчивости стандартизованного роста SGI моллюсков *U. pictorum* также были подвергнута множественному регрессионному анализу. Анализируя результаты этого анализа, можно сделать осторожный вывод, что на рост моллюсков в р. Оредеж, несмотря на низкий уровень значимости модели ($p < 0,20$), атмосферные процессы в северной Атлантике и в Арктике (индексы NAO и AO) оказывают некоторое воздействие, который по понятным причинам наиболее активно происходит в летнее время (модель №3, табл. 7, рис. 9).

Таблица 7. Параметры множественной регрессии для SGI (модель №3)
 $R = 0,721$; $R^2 = 0,520$; $F(2, 8) = 2,171$; $p < 0,20$

	Beta	SE	B	SE	t(5)	Уровень значимости
Пересечение			72,900	44,933	1,6223	0,155838
NAO	1,029	0,583	1,908	1,0798	1,76631	0,127705
AO	-0,565	0,596	-1,048	1,1063	-0,9473	0,379809
LN SUM	-0,485	0,305	-7,259	4,5673	-1,5893	0,163054

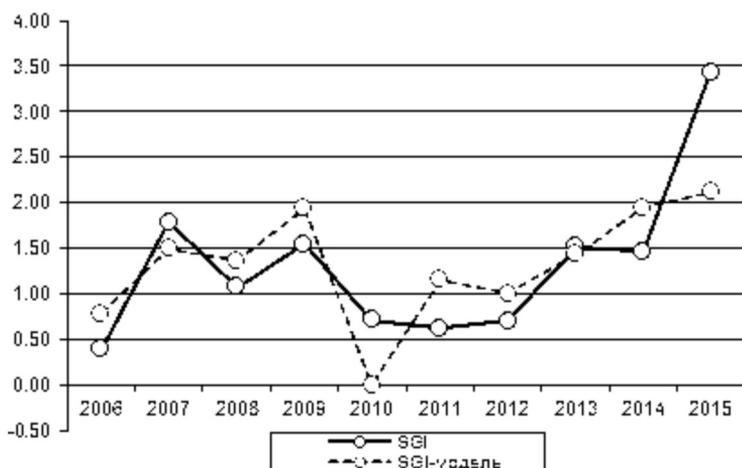


Рис. 9. Сравнение измеренных и рассчитанных по модели №3 величин SGI.

Более надежные результаты показала модель №4, в которую в качестве предикторов были введены две независимые переменные — логарифм суммы эффективных температур (LN SUM) и индекс Северо-Атлантической осцилляции (NAO).

Эта мультирегрессионная модель оказалась весьма надежной ($p < 0,01$), и она показала, что температура воздуха в районе пос. Вырица и атмосферные процессы, происходящие в Северной Атлантике, оказывают воздействие на скорость роста моллюсков *U. pictorum* в реке Оредеж (табл. 8 и рис. 10).

Таблица 8. Параметры множественной регрессии для SGI (модель №4)
 $R = 0,894$; $R^2 = 0,800$; $F(2, 8) = 3,7590$; $p < 0,01$

	Beta	SE	B	SE	t(5)	Уровень значимости
LN SUM	0,9193	0,1633	0,1463	0,026	5,636	0,0005
NAO	0,3053	0,163	1,027	0,548	1,872	0,098

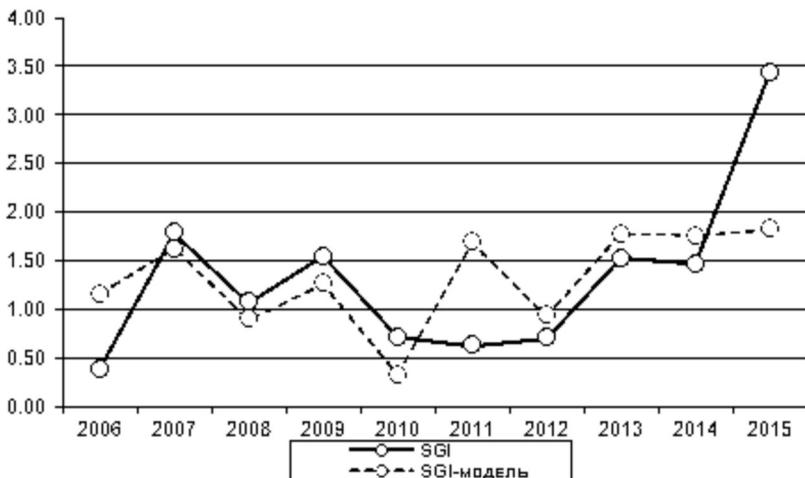


Рис. 10. Сравнение измеренных и рассчитанных по модели №4 величин SGI

Выводы

Двустворчатые моллюски *U. pictorum* являются обычным и массовым видом пресноводных водоемах Ленинградской области. Биология их изучена достаточно полно (Rizhinashvili, 2008; Рижинашвили, 2009). Однако описания скорости роста моллюсков этого вида, выявления закономерностей межгодовых флуктуаций стандартизованных скоростей роста на фоне климатических и метеорологических процессов до сих пор не проводилось. Именно эти обстоятельства делают результаты этого исследования заслуживающими внимания.

Одним из результатов является отработка методики измерения годовых приростов раковин путем измерения этих параметров по фотографиям.

В результате проведенных исследований установлено, что рост раковин двустворчатого моллюска *U. pictorum* удовлетворительно аппроксимируется моделью Гомперца ($R^2 = 0,94$). Аппроксимирование натуральных измерений скорости роста моллюска *U. pictorum* в р. Оредеж уравнением Берталанфи не имеет биологического смысла, поскольку оно показывает отрицательные величины размера раковин на раннем этапе жизни, что абсурдно.

Анализ полученных результатов показал, что коэффициент скорости роста k почти в два раза превышает аналогичные показатели морских арктических двустворок (Денисенко, 2013; Denisenko et al., 2015; Denisenko, Skvortsov, 2015), что

может быть объяснено различиями температурных режимов р.Оредеж и Баренцева и Чукотского морей в данном случае.

По натурным наблюдениям и данным моделирования роста раковин были рассчитаны стандартизованные скорости роста SGI и RDD. В первом случае (SGI) рассчитывался как отношение измеренных годовых приростов раковин к теоретическим, определенными по модели Гомперца. Во втором случае (RDD) – определялся как отношение разности реального и теоретического размера к ежегодному теоретическому приросту.

Авторы столкнулись со сложностью интерпретации многолетних флуктуаций этого параметра, так как на р. Оредеж в районе пос. Вырица не проводится регулярных мониторинговых наблюдений гидрологического, гидрохимического и гидробиологического характера. Это побудило привлечь для анализа некоторые косвенные данные, а именно климатические индексы NAO и AO и метеорологические данные ближайшей к местообитанию моллюсков метеостанции. Привлечение косвенных переменных, таких как индексы климатических колебаний и связанные с ними процессы изменения температурного режима воздуха, воды, характера осадков, водности рек могут иметь значительное влияние на биологическая продуктивность экосистем, в том числе водные (Дроздов, 2012; Кляшторин, Любушин, 2005).

Несмотря на то, что возраст отловленных моллюсков был невелик (максимум 11 лет), а объясняющие параметры были «косвенными», тем не менее, проведенный анализ позволил выявить статистические связи между величинами SGI и RDD и выбранными предикторами. Было построено четыре модели множественной регрессии, которые оказались довольно надежными, если судить по величинам коэффициента детерминации ($R^2 = 0,601$; $R^2 = 0,524$; $R^2 = 0,520$; $R^2 = 0,800$ для первой, второй, третьей и четвертой модели соответственно).

Следует особо остановиться на описании регрессионной модели №4, поскольку, во-первых, она надежна и проста в интерпретации. Безусловно, эта модель подтверждает довольно тривиальную истину, что многие биологические процессы, такие как рост беспозвоночных животных зависят от температурных условий, в которых они обитают. Во-вторых, на наш взгляд, присутствие в этой модели такого предиктора, как индекс Северо-Атлантической осцилляции (NAO), указывает на влияние глобальных атмосферных процессов на погоду в Ленинградской области и, опосредованно, на рост двустворчатых моллюсков.

Таким образом, была в значительной мере подтверждена гипотеза о существенном влиянии на рост двустворчатых моллюсков *U. pictorum* климатических процессов в атмосфере, в том числе и глобальных.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф., 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука. 248 с.
- Боровиков В., 2003. Искусство анализа данных на компьютере: Для профессионалов. 2-е изд. – СПб.: Питер. 688 с.
- Денисенко С. Г., 2013. Биоразнообразие и биоресурсы макрозообентоса Баренцева моря: Структура и многолетние изменения. СПб.: Наука. 284 с.
- Дроздов В. В., Смирнов Н. П., Фрумин Г. Т., Косенко А. В., 2012. Анализ влияния климатообразующих процессов на океанологический режим Балтийского моря и экологические условия, необходимые для распространения чужеродных видов, приводящих к биологическому трансграничному загрязнению // Общество. Среда. Развитие. №4. С. 245—253.
- Золотарев В. Н., 1989. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 123 с.
- Кляшторин Л. Б., Любушин А. А., 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО. 235 с.
- Лаврова И. В., 2009. Влияние северо-атлантического колебания в океане на формирование летних условий погоды в Европе. Автореф. на соиск. ученой степ. канд. географ. наук. СПб. 20 с.
- Рижинашвили А. Л., 2009. Рост, функциональное и биоиндикационное значение популяций перловиц (*Bivalvia*, *Unionidae*) в экосистемах водоемов Европейской части России и сопредельных территорий. Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб. 21 с.
- Селин Н. И., 2010. Рост и продолжительность жизни двустворчатых моллюсков у северо-восточного побережья острова Сахалин // Биология моря. Т. 36. № 4. С. 265—273.
- Carroll M. L., Ambrose W. G., Levin B. S., Locke W. L., Henkes G. A., Hop H., Renaud P. E., 2011. Pan-Svalbard growth rate variability and environmental regulation in the Arctic bivalve *Serripes groenlandicus* // Journal of Marine Systems. Vol. 88. P. 239—251.
- Carroll M. L., Denisenko S. G., Voronkov A., Ambrose W. G., Henkes G. C., Bosheim S., Fredheim B., Gulbrandsen T. R., 2008. Arctic bivalves as indicators of environmental variation // Proceedings of the SPE 9th International Conference on Health, Safety and Environment (15-17 April 2008, Nice, France). London: SPE. 11 p.
- Climate Diagnostics Bulletin, 2016. <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/CDB/> (access date 23.09.2016).
- Denisenko S. G., Grebmeier J. M., Cooper L. W., 2015. Assessing bioresources and standing stock of zoobenthos (key species, high taxa, trophic groups) in the Chukchi Sea // Oceanography. Vol. 28. № 3. P. 146—157.
- Denisenko S. G., Skvortsov V. V., 2015. Relationship of growth patterns in a bivalve population in the Chukchi Sea to the Arctic oscillation // Oceanography. Vol. 28. № 3. P. 154—155.
- Hammer Ø., 2012. PAST — Paleontological statistics. Version 2.14. Reference manual. Oslo: Natural History Museum University of Oslo. 225 p.
- Jones D. S., Williams D. F., Arthur M. A., 1983. Growth history and ecology of the Atlantic surf clam, *Spisula solidissima* (Dillwyn), as revealed by stable isotopes and annual shell increments // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 73. P. 225—242.
- Nakaoka M., Matsui S., 1994. Annual variation in the growth rate of *Yoldia notabilis* (Bivalvia:

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 эконы 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

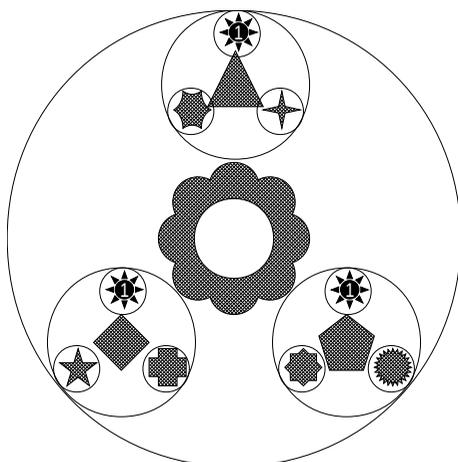


Рис. 1. Фрактальная схема консорции, в которой один и тот же участник (обозначен звездочкой с цифрой 1) выступает в качестве консорта при трех разных эдификаторах 2-го порядка (обозначены как треугольник, квадрат и пятиугольник).

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 популяции,

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 эконеров 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 ценоэкзоны — совокупности членов одного эктона, входящие в состав данного сообщества (термин «ценоэкзон» 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 эктонным 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

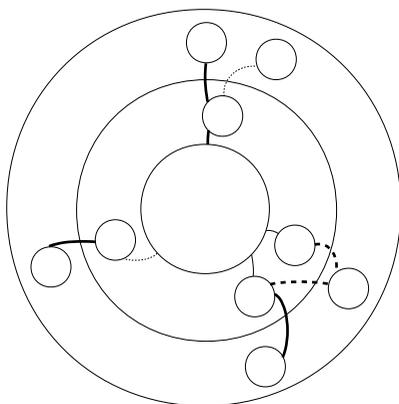


Рис. 2. Концентрическая схема частной консорции, в которой симбиотические связи обозначены жирной линией; несимбиотические — тонкой линией; облигатные — сплошной линией; факультативные — прерывистой линией.

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 консорциев. 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 консорциев 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

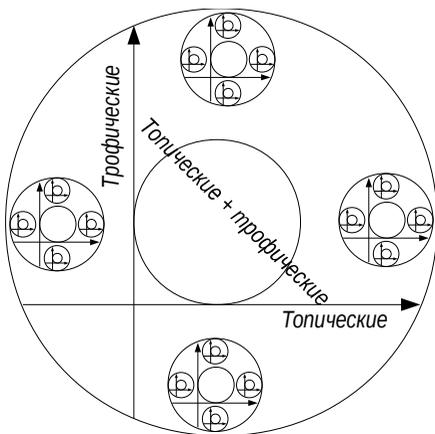


Рис. 3. Фрактальная схема двумерной (топо-трофо-) консорции. Консорции всех порядков подразделены на 3 области, соответствующие комплексам консортов, связанных с эдификатором только топическими, только трофическими или и теми, и другими связями.

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.

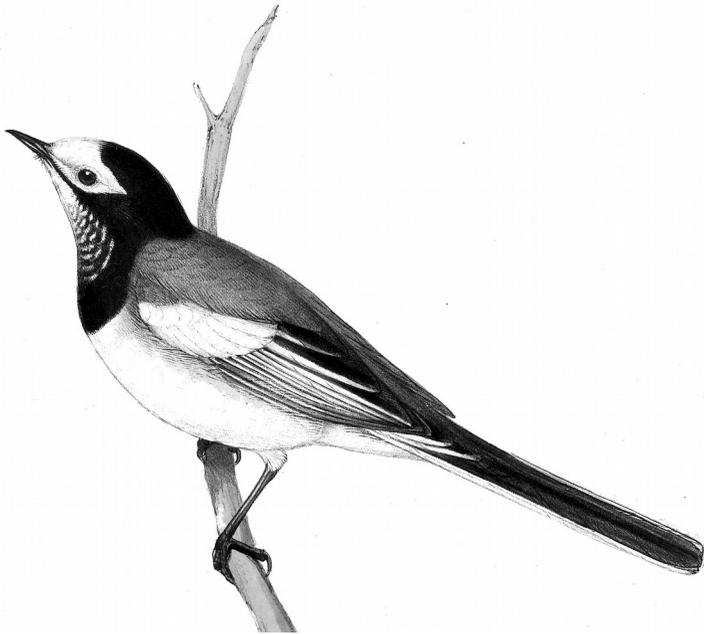
SOME APPROACHES TO BUILDING OF SCHEMES OF CONSORTIONS

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.



Фауна и экология
ПОЗВОНОЧНЫХ
Fauna and Ecology of Vertebrates

ЧИСЛЕННОСТЬ БЕЛЫХ ТРЯСОГУЗОК (*MOTACILLA ALBA* L., AVES, PASSERIFORMES) НА ЮГО-ВОСТОЧНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Е. С. Кузнецова

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

В статье рассматривается численность гнездящихся белых трясогузок в юго-восточном Приладожье в течение 20 лет, с 1992 по 2011 гг. В основе сравнения лежит количество размножающихся пар белых трясогузок в естественной среде обитания и в районах, занятых хозяйственными постройками. Показано, что увеличение площади побережья, занятой постройками, способствует увеличению численности гнездящихся белых трясогузок. Прирост численности происходит за счет увеличения числа пар, гнездящихся на территории, освоенной человеком. Число пар, поселившихся в естественной среде обитания, за исследуемый период не изменилась.

Ключевые слова: численность гнездового населения; территории, занятые постройками; естественные местообитания.

Численность птиц на территории гнездования во многом определяется комплексом условий, необходимых для успешного размножения. Белые трясогузки, с одной стороны тяготеют к открытым и полукрытым пространствам около водоемов, с другой — часто поселяются в антропогенном ландшафте. В последнем случае наличие водоемов не играет столь существенного значения, как в естественных местообитаниях. Различные постройки, расположенные около водоемов, становятся для белых трясогузок еще более привлекательными.

Целью настоящей работы стало сравнение численности белых трясогузок, гнездящихся на побережье Ладожского озера в естественных местообитаниях и на территориях, занятых постройками за 20-летний период.

Учеты численности белых трясогузок проводились на юго-восточном побережье Ладожского озера (стационар «Маячино» КЦ РАН, 60°47' с. ш., 32°49' в. д.) в 1992—1994 и в 2009—2011 гг. Протяженность маршрута вдоль берега в разные годы составила 5—6 км. Определяли число поющих и токующих самцов на маршрутных учетах и число гнездящихся пар белых трясогузок на побережье Ладожского озера. Маршрутные учеты проводились в период формирования местного населения (май — начало июня) раз в три дня, в дальнейшем (июнь—июль) — раз в неделю. Учитывали самцов, поющих и токующих на берегу, пары, гнездящиеся на берегу и на опушках вдоль дороги и на вырубках.

Учеты поющих и токующих самцов. По литературным данным, плотность гнездового населения в разных частях ареала варьирует от 1 до 36,7 пар/км²

(Гладков, 1954; Cramp, 1988; Leinonen, 1973а, 1975; Артемьев, Зимин, Лапшин и др., 1993). По нашим данным, в юго-восточном Приладожье численность токующих самцов все годы исследований была стабильной и мало различалась в отдельные годы (табл. 1). Средние значения составили в 1992—1994 гг. — 2,9 особей / км и в 2008—2011 гг. — 3,1 особей / км маршрута.

Таблица 1. Число поющих и токующих самцов в разные годы наблюдений

Год исследования	1992	1993	1994	2008	2009	2010	2011
Число поющих и токующих самцов	17	17	19	18	18	19	19

Часть самцов, токующих на берегу, остается холостыми, поэтому гнездящихся пар в 1992—1994 было зарегистрировано меньше: от 12 (1992, 1993) до 14 (1994), и от 13 (2008 и 2010) до 15 пар в 2010—2011 годах. Холостяки обычно держатся на большой территории, обычно уже занятой одной или двумя парами, ведут себя агрессивно в отношении хозяев территории и часто вступают в пограничные конфликты.

По литературным данным, доля птиц, поселяющихся в антропогенном ландшафте, сильно варьирует: около 30% в Ленинградской области (Мальчевский, Пукинский, 1983); 56,6% — в Англии (Mason, Lasievski, 1980); 85% — в центральной Финляндии (Leinonen, 1973); 100% — в Японии (Nakamura et al., 1984).

В юго-восточном Приладожье белые трясогузки поселяются в естественных местообитаниях на песчаных и каменистых пляжах, отдельные пары могут гнездиться на лесных опушках, расположенных недалеко от берега или неподалеку от лесных водоемов.

Как и в других регионах, в районе исследований белые трясогузки в гнездовой период тяготеют к антропогенному ландшафту. Мы находили гнезда на чердаках и под крышами домов, за обшивкой лодок и катеров, в поленицах дров и штабелях досок, предназначенных для строительства. Стоянки туристов также оказываются привлекательными для белых трясогузок, хотя в таких местах гнезда обычно располагаются в естественных нишах и часто оказываются брошенными из-за беспокойства. Поселяются белые трясогузки и на вырубках, расположенных недалеко от берега Ладоги или лесных водоемов.

Белые трясогузки явно предпочитают для гнездования территории, занятые постройками. Так, в 1992—1994 гг. в районе исследований территории, занятые постройками, занимали около 8% исследуемой части побережья, и, тем не менее, здесь было зарегистрировано 23—27% гнезд. Еще 2—3 гнезда находили на придорожных опушках и вырубках. К 2008 году площадь побережья, занятая постройками, увеличилась, а ближайшие вырубки — заросли, и, как следствие, изменилась структура поселения белых трясогузок. В этот период в местах расположения по-

строек (около 15% территории) поселилось 53% белых трясогузок исследуемой части побережья (табл. 2).

Таблица 2. Биотопическое распределение гнезд белых трясогузок

Места расположения гнезд	1992	1993	1994	2008	2009	2010	2011
Естественные условия	8	7	9	7	6	7	6
Придорожные опушки и вырубки	2	3	2	0	0	0	0
Территории, занятые постройками	3	3	4	6	7	8	9
Всего гнезд	13	13	15	13	13	15	15

В естественных условиях число гнездящихся пар за годы исследований практически не изменилось. За прошедшие 20 лет вырубки и придорожные опушки заросли осинниками и сосняками, и белые трясогузки гнездиться в таких местах перестали. Там, где площадь антропогенного ландшафта практически не изменилась, численность гнездового населения белых трясогузок также сохранилась. В нашем случае в двух местах, активно используемых людьми на протяжении более 20 лет, число гнезд осталось неизменным: 1 и 2 пары.

На вновь освоенных участках, если домики рыбаков были построены в пределах гнездовых территорий, птицы стали строить гнезда под крышами домов, в поленницах, штабелях досок и за обшивкой катера (2 случая). В одном случае (2008—2010 г.) домик и сарай появились на краю гнездовых территорий. Здесь участок сместился в сторону жилья: трясогузки стали строить гнезда в хозяйственных постройках, и границы их индивидуальных территорий сместились на 50—70 м. Еще одна новая гнездовая территория появилась около вновь построенного домика рыбака на берегу. На стационаре, расположенном в 100 м от береговой линии, в период до 2008 г. гнезда белых трясогузок были отмечены дважды: одно было построено в метеобудке (устное сообщение В. Б. Зимина) в 80-е годы и в 1994 году гнездо было найдено в штабеле бревен. В последнем случае кладка была брошена из-за беспокойства. После постройки на стационаре деревянных зданий в 2000—2005 гг. здесь ежегодно успешно гнездится пара белых трясогузок, гнездо располагается под черепицей крыши дома. Еще одна новая гнездовая территория появилась около бани на берегу озера.

Таким образом, на исследуемой территории наметилась тенденция увеличения общей численности белых трясогузок (в том числе холостых самцов). Также прослеживается тяготение белых трясогузок к территориям, занятыми хозяйственными постройками, а число гнезд, найденных в таких местах за 20-летний период, увеличилось в 2—3 раза. Подводя итоги, можно констатировать, что антропогенные участки привлекательны для белых трясогузок в период гнездования. Увели-

чение численности белых трясогузок — следствие перемещения гнездящихся пар из естественных местообитаний в антропогенный ландшафт.

ЛИТЕРАТУРА

Артемьев А. В., Зимин В. Б., Лапшин Н. В., Сазонов С. В., Хохлова Т. Ю., Яковлева М. В., 1993. Отряд Воробьиные — Passeriformes // Зимин В. Б. (ред.). Орнитофауна Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 108—184.

Гладков Н. И., 1954. Семейство Трясогузковые — Motacillidae // Птицы Советского Союза. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР. С. 594—691.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б., 1983. Белая трясогузка — *Motacilla alba* L. // Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 2. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 48—55.

Cramp S., 1988. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of Western Palearctic. Vol. 5. NY: Oxford University Press. P. 432—482.

Leinonen M., 1973a Influence of the habitat and nest site upon the breeding biology of *Motacilla a. alba* (L.) in central Finland // Ann. Zool. Fennici. Vol. 10. № 4. P. 500—506.

Leinonen M., 1973b. On the breeding biology of the White Wagtail *Motacilla alba* in Central Finland // Ornis Fenn. Vol. 50. P. 53—82.

Leinonen M., 1975. Breeding biology of White Wagtail in the lake district of Central Finland // Rep. From the Dep. of Zool. Univ. Of Turku. No 4. 23 p.

Mason C. F., Lyczynski F., 1980. Breeding biology of the pied and yellow Wagtail // Birds Study. Vol. 27. № 1. P. 1—10.

Nakamura S., Hashimoto H., Sootome O., 1984. Breeding ecology of *Motacilla alba* and *M. grandis* and their interspecific relationship // J. Yamashina Inst. Ornithol. Vol. 16. № 2/3. P. 114—135.

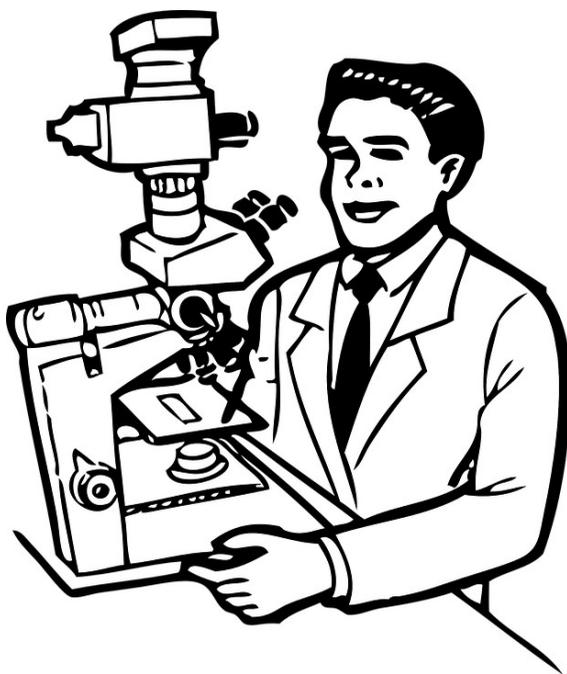
NUMBER OF WHITE WAGTAILS (*MOTACILLA ALBA* L., AVES, PASSERIFORMES) IN THE SOUTH-EASTERN LADOGA REGION

E. S. Kuznetsova

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

Keywords: number of the breeding population; territories occupied by buildings; natural habitats.

The article considers the number of the breeding population of the White Wagtail in the south-eastern Ladoga region for 20 years from 1992 to 2011 years. The basis of comparison put in numbers of breeding pairs of white wagtails in natural habitats and in areas occupied by farm buildings. It is shown that an increase in the area of the coast of occupied buildings, increasing the number of the breeding population of white wagtails. Population growth is due to increasing the number of pairs nesting on human territory. The number of pairs who had settled in the natural habitats in the study period, has not changed.



Методы биологических исследований

Methods of Biological Research

ЕЩЕ ОДНА СВОБОДНАЯ ПРОГРАММА ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЙ ЛИНЕЙНЫХ И УГЛОВЫХ ВЕЛИЧИН НА ИЗОБРАЖЕНИЯХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

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

В статье описывается разработанная автором свободная компьютерная программа MeaRuler 0.4.2, предназначенная для измерения линейных и угловых величин на экране компьютера.

Ключевые слова: морфометрия; программное обеспечение; обработка изображений.

Введение. Измерение линейных и угловых величин актуально для биологических исследований самой разной направленности, начиная от исследования клеточных структур в цитологии и заканчивая анализом карт ареалов в биогеографии. С распространением в биологических исследованиях компьютерных технологий объекты измерения всё чаще оказываются виртуальными, то есть компьютерными изображениями (цифровыми фотографиями, электронными картами и т. п.). Существует немало программных решений, в том числе и свободных, предназначенных для подобных измерений и интегрированных в программные пакеты разного назначения, от ГИС (например, qgis — <http://www.qgis.org>) и биомедицинских программ обработки графических изображений (ImageJ — <https://imagej.nih.gov/ij>) до неспециализированных растровых графических редакторов (GIMP — <https://www.gimp.org>).

Описываемая в настоящей работе программа MeaRuler (разработана автором настоящей статьи) также предназначена для решения подобных задач. Сильно уступая многим из перечисленных выше разработок с точки зрения разнообразия функций и универсальности, она, тем не менее, позволяет быстро и эффективно решать ряд задач, требующих ощутимо большего времени и большего количества действий пользователя при использовании многих других программ.

Описание программы. Основное назначение программы MeaRuler — определение линейных и угловых величин с одновременным ведением протокола (лога), сохраняющего результаты параллельных измерений нескольких параметров. Формально количество этих параметров, как и количество заносимых в протокол записей измерений одного параметра, не ограничено ничем, кроме системных ресурсов компьютера и размера его экрана. Особенностью, специально реализованной в программе для повышения ее эргономичности, является отсутствие заметной для пользователя процедуры загрузки графического изображения. Фактически программа работает со снимками экрана, занимающими всю его рабочую область, однако при

этом имитируется работа непосредственно с «временно заблокированным» графическим содержимым рабочего стола. Тем самым пользователю обеспечивается возможность эргономично сочетать подготовку изображения (изменение яркости, контрастности, масштабирование и т. п.) средствами других программ (графических редакторов, просмотрщиков, интернет-браузеров и т. п.) с осуществлением непосредственных измерений средствами программы MeaRuler.



Рис. 1. Основное окно программы MeaRuler 0.4.2.

Основное окно программы (рис. 1) всегда находится поверх других окон, имеющихся на рабочем столе, и может перетаскиваться по экрану при помощи мыши. Также с помощью мыши можно изменять его размеры. На основном окне располагаются все элементы управления программой. Помимо стандартных системных кнопок, расположенных в области заголовка, это еще несколько элементов, находящихся в левой части окна.

Кнопки «Start» и «Stop» предназначены, соответственно, для запуска и для остановки режима измерения. В исходном состоянии кнопка «Start» активна, кнопка «Stop» неактивна. По нажатии кнопки «Start» главное окно исчезает примерно на 700 мс (это сделано для исчезновения на экране возможных элементов анимации закрытия окна). После этого программа делает снимок экрана и раскрывает новое окно размером в клиентскую область экрана, без рамки и заголовка. Снимок экрана немедленно воспроизводится на этом окне, так что создается впечатление «замороженного» содержимого рабочего стола. С этого момента программа переходит в режим измерений: вновь появляется основное окно, при этом кнопка «Start» становится неактивной, а кнопка

«Stop» — активной.

Ниже этих кнопок расположен флажок включения измерения углов («Angle»). При установке в нем галочки в программе активируется режим измерения углов, при ее

снятии возвращается режим измерения отрезков.

Установленный по умолчанию режим измерения отрезков (рис. 2) предполагает определение длин отрезков в пикселах. Для начала измерения курсор мыши подводится к одному из концов отрезка и нажимается левая кнопка мыши. Затем при нажатой левой кнопке курсор подводится ко второму концу и кнопка отпускается. В

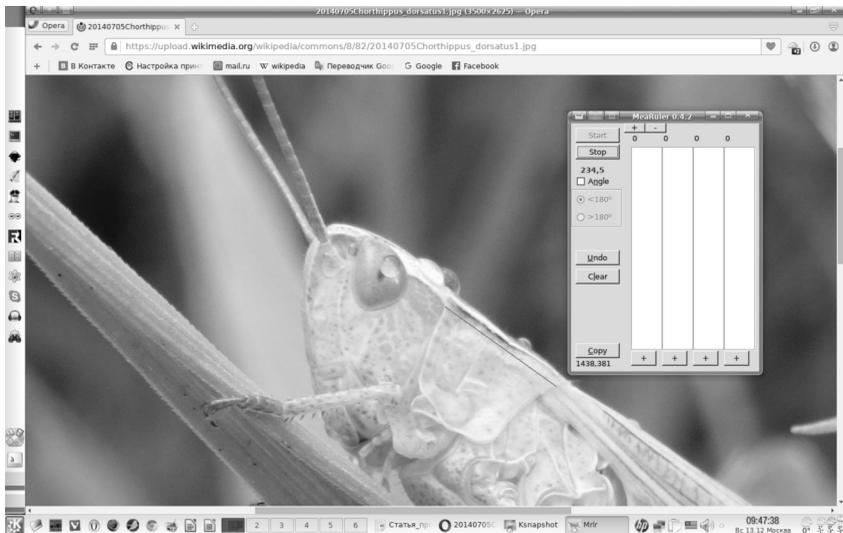


Рис. 2. Измерение отрезков в программе MeaRuler 0.4.2.

процессе перемещения курсора на изображении под ним прорисовывается отрезок, связывающий курсор с начальной точкой измерения. Одновременно в левом нижнем углу основного окна выводятся текущие координаты курсора. Результат измерения (с точностью до 0,1 пиксела) выводится, по отпусканию кнопки мыши, в основном окне под кнопкой «Stop» (красным цветом) и далее может быть занесен в протокол (см. ниже).

Режим измерения углов (рис. 3) предполагает следующую последовательность действий пользователя. Способом, описанным выше, последовательно проводятся две линии, а затем щелчком левой кнопкой мыши указывается, какой из 4 углов, образуемых этими линиями, следует определить (если проведенные линии не параллельны, то фактически всегда имеется две пары равных вертикальных углов). Результаты измерения углов выводятся там же, где и результаты измерения отрезков, в градусах, с точностью до одной десятой.

Следует заметить, что при измерении биологических объектов могут представлять интерес как выпуклости, соответствующие углам, меньшим, чем 180° , так и вогнутости, соответствующие углам, превышающим эту величину. Поскольку описанным способом невозможно указать, какой именно из этих углов нужно измерить, а связаны они друг с другом выражением $\alpha = 360^\circ - \beta$, то для решения этой проблемы ниже флажка «Angle» расположена пара радиокнопок «< 180° » и «> 180° ». Эти радиокнопки активны только при включенном режиме измерения углов. Их переключение влияет как на уже интерпретацию величины уже измеренного угла (соответствующим образом корректируется выведенная в окне величина), так и на результат последующих измерений.

Поскольку измерение угла несколько более трудоемко, чем измерение отрезка, при использовании этого режима предусмотрено использование функции отмены предыдущего действия, позволяющего убрать и заново нанести вторую линию. Отвечающая за отмену кнопка «Undo» расположена ниже описанных выше радиокнопок и активна только при выбранном режиме измерения углов. Альтернативным способом вызова функции отмены является нажатие средней кнопки мыши.

Для выхода из режима измерения служит кнопка «Stop», расположенная непосредственно под кнопкой «Start». Она активна только тогда, когда программа находится в режиме измерений. Альтернативным способом выхода из режима измере-

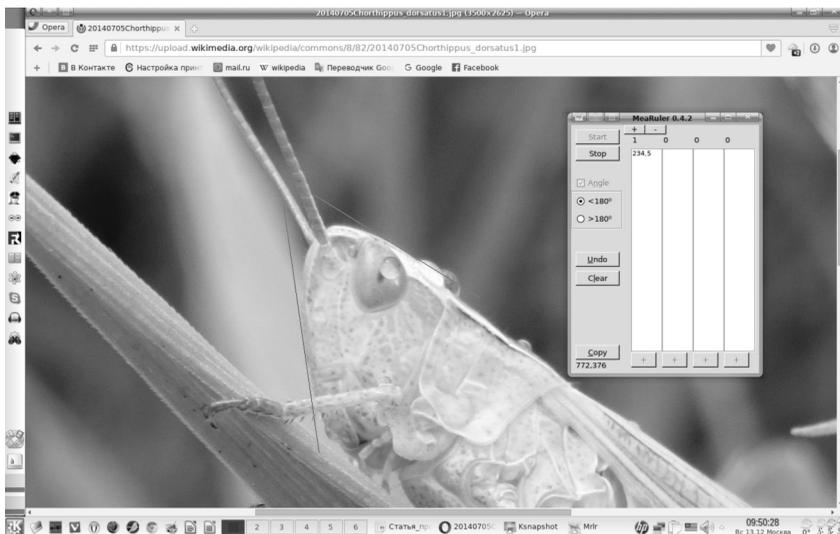


Рис. 3. Измерение углов в программе MeaRuler 0.4.2.

ний является щелчок правой кнопкой мыши при нахождении курсора в пределах клиентской области рабочего стола, но вне основного окна программы MeaRuler. При выходе из режима измерений окно со снимком экрана закрывается, создавая впечатление «разблокировки» рабочего стола. Кнопка «Start» вновь становится активной, а кнопка «Stop» — неактивной.

Для сохранения результатов измерений используется протокол, сохраняемый в системе многострочных редактируемых текстовых областей (располагающихся на основном окне программы в виде столбцов, правее перечисленных элементов управления). Каждая такая область сопровождается сверху меткой, выводящей количество строк в тексте, а снизу — кнопкой «+», нажатие на которую приводит к добавлению последнего результата измерений в конец соответствующего (расположенного над ним) поля. Кнопка активна, только если имеется результат измерения, не занесенный ни в одно из таких полей; после занесения результата все кнопки «+», расположенные под текстовыми полями, становятся неактивными до окончания следующего измерения.

По умолчанию на основном окне имеется лишь одно текстовое поле, однако их количество можно увеличивать при помощи кнопки «+», расположенной в верхней правой части окна; добавляются поля с правой стороны от имеющихся. Аналогич-

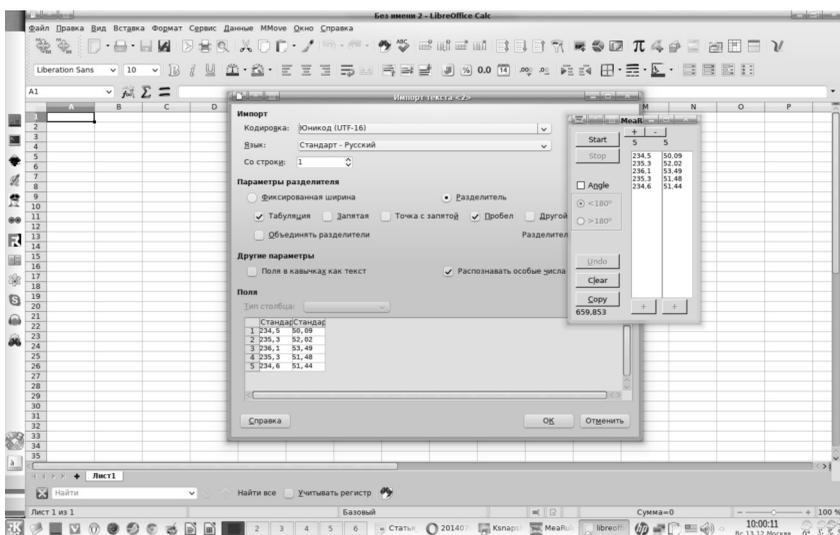


Рис. 4. Перенос данных из программы MeaRuler 0.4.2 в электронную таблицу LibreOffice Calc 5.0 через буфер обмена.

но, расположенная рядом с этой кнопкой кнопка «←→» служит для уменьшения количества полей. Поля удаляются, начиная с крайнего правого, при этом их содержимое безвозвратно теряется.

Управление содержимым текстовых полей может осуществляться как индивидуально (меню, выскакивающее по нажатию правой кнопки мыши в области поля, содержит пункты, стандартные для простого текстового редактора: «Вырезать», «Копировать», «Вставить», «Удалить», «Выделить всё»), так и для всех полей одновременно — с помощью кнопок «Clear» (необратимая очистка содержимого всех текстовых полей) и «Сору» (Копирование содержимого всех полей в буфер обмена в текстовом формате; поля представлены колонками таблицы: символ разделения чисел в строке — знак табуляции (ASCII код 9)).

Сохранение протоколов в файл в настоящей версии программы MeaRuler не предусмотрено, поскольку программа вполне эффективно взаимодействует с электронными таблицами через буфер обмена (рис. 4).

Системные требования. Программа MeaRuler 0.4.2 является кросс-платформенной. Разработанная на языке Object Pascal в среде Lazarus, она может быть собрана для целого ряда платформ, поддерживаемых этой средой и используемым ею компилятором FreePascal. Работоспособность программы (скомпилированной в среде Lazarus 1.4.4 (<http://www.lazarus-ide.org>) компилятором FreePascal 2.6.4) проверялась на IBM-совместимых персональных компьютерах в операционных системах GNU/Linux (нативные 32-разрядная и 64-разрядная сборки, использующие тулkit gtk2, а также сборка для платформы win32, последняя запускалась с использованием прослойки wine) и Microsoft Windows (OS Windows 7 и Windows XP; нативное 32-разрядное Windows-приложение).

При использовании нативного Linux-приложения в системе GNU/Linux должны быть установлены соответствующие графические библиотеки (gtk версии 2.8 или выше) и совместимый оконный менеджер. Тестирование подтвердило полную совместимость программы с оконными менеджерами KWin 4.11.14, Muttter 3.10.4, xfwm4-4.10.1, Muffin 2.2.6, Compiz 0.8.8., Openbox 3.5.0. Как несовместимые с программой (не обеспечивающие состояние «поверх всех окон» для основного окна программы) показали себя оконные менеджеры KWin 3.5.13.2 и Marco 1.6.1.

Windows-версия программы работоспособна в Microsoft Windows 7, но несовместима с Wine (не обеспечивается состояние «поверх всех окон» для основного окна программы). В Microsoft Windows XP наблюдалась не вполне корректная работа программы (не отрисовывались линии под основным окном программы, что создавало артефакты на временном изображении, но, в целом, позволяло осуществлять измерения).

Лицензия и доступность. Программа MeaRuler 0.4.2 распространяется бесплатно по свободной лицензии (GNU Lesser General Public License 3) и доступна

для скачивания в виде исходных кодов на языке Object Pascal и скомпилированных бинарных исполнимых файлов (Linux x86_64, Linux i386, Windows 32-bit) по адресу <https://github.com/PVOzerski/MeaRuler>.

YET ANOTHER FREE SOFTWARE FOR MEASURING OF LINEAR AND ANGULAR SIZES ON IMAGES OF BIOLOGICAL OBJECTS

P. V. Ozerski

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

Keywords: morphometry; software; image analysis.

MeaRuler 0.4.2, a free software developed by author and designed to measuring of linear and angular sizes on computer screen is described.





Краткие сообщения

Brief Communications

УДК 595.728+591.9

НОВАЯ НАХОДКА ОБЫКНОВЕННОГО МЕЧНИКА (*CONOCEPHALUS FUSCUS* (FABRICIUS, 1793), ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

К. Д. Колесниченко

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия

Кузнечик обыкновенный мечник (*C. fuscus*) впервые обнаружен в северо-восточной части г. Санкт-Петербурга.

Ключевые слова: кузнечик; обыкновенный мечник; *Conocephalus fuscus*.

В заметке приводится новая находка обыкновенного мечника *Conocephalus fuscus* (Fabricius, 1793).

Место обнаружения: г. Санкт-Петербург, северо-восточная окраина (60.024406 с. ш., 30.413215 в. д.), 29 сентября 2015 г.: самец (рис. 1) обнаружен на территории пустыря, ограниченного проспектами Гражданским, Луначарского, Северным и ул. Ру-ставели (рис. 2) на стебле злака в травяных зарослях близ проложенных тропинок.



Рис. 1. Самец *C. fuscus*, собранный в северной части Санкт-Петербурга



Рис. 2. Пустырь, на котором был обнаружен самец *C. fuscus*.

Информация о присутствии *C. fuscus* на северо-западе России впервые опубликована в работе П. В. Озерского (2012): кузнечик был обнаружен в Псковской области. Позднее этот вид был найден на территории Новгородской области и в юго-западной части Санкт-Петербурга (Тисленко, Озерский, 2014), но еще не отмечался в северной части города. Обнаруженный экземпляр может свидетельствовать об экспансии вида на север России, что отмечалось и ранее (Тисленко, Озерский, 2014).

ЛИТЕРАТУРА

Озерский П. В., 2012. О некоторых интересных находках прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) в Псковской области // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 12. СПб.: Тесса. С. 5—11.

Тисленко И. Н., Озерский П. В., 2014. Две находки обыкновенного мечника (*Conocephalus fuscus*, Insecta, Orthoptera, Tettigoniidae) на северо-западе России // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 14. № 1. С. 58—62.

A NEW RECORD OF THE LONG-WINGED CONEHEAD (*CONOCEPHALUS FUSCUS* (FABRICIUS, 1793), ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE) IN NORTHWEST RUSSIA

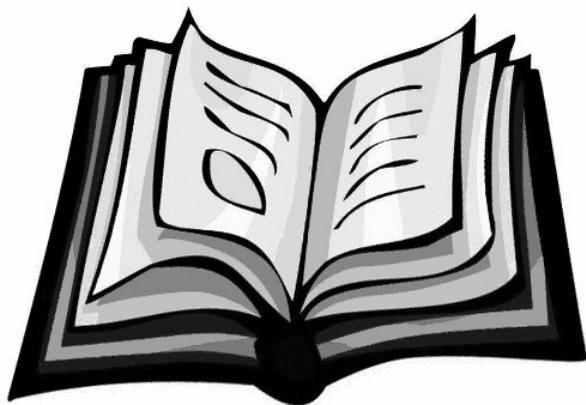
K. D. Kolesnichenko

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia

Keywords: bush-cricket; katydid; long-winged conehead; *Conocephalus fuscus*.

A bush-cricket, long-winged conehead (*C. fuscus*) has been collected for the first time in northeast part of St. Petersburg city.





Рецензии

Reviews

**О МОНОГРАФИИ И. Н. ПОНОМАРЕВОЙ —
ОДНОГО ИЗ ОСНОВОПОЛОЖНИКОВ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ОБРАЗОВАНИЯ В НАШЕЙ СТРАНЕ**

О. А. Корнилова

*Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: 1kornilova@mail.ru*

В начале 2016 года вышла в свет книга Ирины Николаевны Пономаревой «Экология: наука и образование» (издательство РГПУ им. А. И. Герцена, серия «Герценовская антология»). Монография посвящена экологическому образованию в отечественной школе. В ней рассматривается опыт активного участия в становлении и развитии экологического образования в нашей стране. На конкретном примере показан путь вхождения в науку экологию, в школьное образование, а также логический переход к разработке теоретических основ и методов подготовки учителя к работе по экологическому образованию и приобщению к экологической культуре школьников средствами предмета биологии. В книгу вошли материалы специальных исследований — экологического и педагогического. На основе педагогического исследования автор раскрывает теоретические и практические проблемы изучения вопросов экологии при обучении биологии, особенности создания авторской линии школьных учебников биологии 5—11 классов. Особое внимание уделяется роли учебников в осуществлении экологического образования в школе.



Ирина Николаевна Пономарева

Ключевые слова: экологическое образование; биологическое образование; преподавание экологии в школе.

В начале 2015 года редакция «Герценовской антологии» выбрала И. Н. Пономареву своим следующим автором и предложила ей написать монографию, охватывающую все сферы ее научных и педагогических интересов. Задача оказалась непростой, необходимо было поднять массу архивных и личных документов, вычлнить самое главное, о чем следует рассказать, подобрать слова, чтобы связать в единое целое различающиеся по тематике главы. Несмотря на огромную загруженность, Ирина Николаевна нашла время, чтобы продумать и создать этот труд. Так родилась эта книга.

Монография главным образом посвящена вопросам науки и образования, но при этом носит автобиографический характер. Автор пока-

зывает нам этапы развития науки экологии и экологического образования в нашей стране через личный путь становления как ученого-ботаника, эколога, педагога и методиста, рассказывает об интересных местах и людях.

Свою научную деятельность И. Н. Пономарева начала в качестве аспиранта на кафедре ботаники Московского государственного педагогического института им. В. П. Потемкина в 1952 году. Темой ее диссертации было изучение закономерностей развития растений на горном профиле от полупустынь и сухих степей до альпийских лугов. За время аспирантуры И. Н. Пономарева побывала в нескольких экспедициях по горам Центрального Тянь-Шаня и собрала огромный фактический материал — это и результаты полевых наблюдений, и гербарии, и фиксированный материал.

О том, что закономерности зонального развития растительности сходны с закономерностями вертикального (поясного) развития растительности в горах, экологи сообщали и раньше, но конкретное выражение этих явлений, их фактическое доказательство впервые было сделано именно И. Н. Пономаревой в 1955 году на примере онтогенеза организмов растений (более 300 видов, обследованных по методике И. Г. Серебрякова) и развития 16 горных фитоценозов. Ею сопоставлялось на примере гор Центрального Тянь-Шаня и Памира развитие растений и фитоценозов горных поясов (полупустынных, сухо-степных, лесо-луговых и альпийских луговых) с равнинными полупустынными, сухо-степными, лесными и тундровыми зонами Европейской части России. Своим исследованием И. Н. Пономарева на большом фактическом материале конкретно подтвердила эмпирическое высказывание ученых о сходстве зонального и поясного (вертикального) распределения растительности и выявила закономерности онтогенетического развития растений и горных сообществ. Это было одно из немногих по тем временам экологических исследований в нашей стране. Да и само слово «экология» было тогда известно лишь сравнительно узкому кругу ученых.

Для характеризования научного труда по экологии растений в первой части монографии приведены краткие сведения о выполнении данной научной работы: содержание автореферата кандидатской работы; текст первой главы диссертации, где более подробно показаны задачи научного исследования с его краткими результатами и одна из двух первых публикаций И. Н. Пономаревой по материалам проведенного исследования.

В середине 60-х годов XX века основы науки экологии, наряду с основами наук генетики и цитологии, были включены как обязательное содержание в общеобразовательную программу биологического образования школьников, но учителя биологии не были готовы к преподаванию этих предметов, так как они не изучали их в вузе. Не существовало тогда и отечественных учебников по экологии. Необходимо было срочно преодолеть этот разрыв в знаниях учителей биологии, и наш автор оказался на переднем фронте этой работы. Как ученому-экологу, ей было по-

ручено читать лекции для учителей по курсу «Основы экологии», а также подготовить учебные пособия для студентов вуза.

В 1974 году рукопись первого в нашей стране учебника по экологии была готова. И. Н. Пономарева решила дать ему название «Общая экология», поскольку в нем в интегрированном виде излагались закономерности экологии как на ботаническом, так и на зоологическом материале. В 1975 году учебник в количестве 5000 экземпляров был опубликован в ЛГПИ им. А. И. Герцена, и с этого момента в нашей стране, да и в мире появилось новое понятие — «общая экология». Книга объемом 10,25 печатных листов быстро разлетелась по всем вузам нашей страны. По отзывам многих преподавателей, это учебное пособие стало настоящим ликбезом для биологов педвузов и учителей школ.

В последующие годы И. Н. Пономарева создала целый ряд учебников по экологии для вузов, разработала методику обучения в школе и в вузе средствами предмета биологии, подготовила множество студентов, аспирантов, докторантов и учителей в области экологического образования, а также занялась экспериментальным изучением экологической грамотности у школьников 5—10 классов. Как когда-то в экспедициях собирался огромный фактический материал в виде гербариев, так теперь собирался огромный материал в виде многих сотен анкетных опросов школьников, письменных контрольных работ, тестовых заданий, индивидуальных бесед, протоколов экспериментальных и контрольных уроков по биологии из разных сел и городов нашей страны.

Результатом этой долгой, кропотливой и планомерной работы стало написание и успешная защита И. Н. Пономаревой докторской диссертации на тему «Система и развитие экологических понятий в курсе биологии средней школы» в 1981 году. Результаты докторского исследования показаны во второй части обсуждаемой монографии. Здесь представлен текст автореферата докторской диссертации, из которого можно видеть, какие решались задачи экологического образования школьников с момента введения вопросов экологии в предмет биологии, как шло само исследование, его развитие и масштабность, характер теоретического и практического вклада, значение сделанных выводов и положений, практических рекомендаций, обогащающих педагогическую науку в области «Методика обучения биологии» и в области «Методика экологического образования». В нашей стране это было первое крупное педагогическое исследование по экологическому образованию.

Примечательно также и то, что многие теоретические, практические положения и выводы, сформулированные И. Н. Пономаревой в процессе экспериментальной педагогической деятельности, были вскоре востребованы в стране и уже широко вошли в практику общего биологического образования школьников, а затем и в подготовку студентов педагогических вузов в разных регионах нашей страны. Позже методическая идея экологизации школьного предмета биологии и приемы раз-

вития экологического образования учащихся средствами содержания учебного предмета биологии были заимствованы другими предметными методиками, они используются многими школьными учителями и в настоящее время.

В процессе выполнения диссертационного исследования И. Н. Пономарева решала многие вопросы исторического, методологического, гносеологического и педагогического характера. Так, исследование вопроса о внедрении материалов науки экологии в школьное образование привело к необходимости решить такие задачи: 1) каковы истоки экологических представлений, вошедших в историю человечества как значимые в жизни людей; 2) как шло становление и развитие науки экологии, поскольку это влияет на содержание образовательного процесса; 3) какие материалы науки экологии были востребованы в качестве учебного содержания для школы в России; 4) какой имеется опыт осуществления экологического образования в отечественной школе к концу XX века; 5) что собой представляют экологические понятия в аспекте гносеологии и педагогики; 6) какова методика развития экологического образования при обучении биологии.

Обобщения и выводы по этим вопросам составили третью часть монографии. Материалы исследования об истории становления и развития науки экологии, выявленные автором, были изложены в книгах «Общая экология», опубликованных в 1975, 1996, 2005 и 2009 гг. (последние два издания вышли в соавторстве). В монографии же рассматриваются более подробно материалы, сформулированные в процессе исследования по вопросам образования, которые помогли понять содержание и тенденцию в становлении и развитии экологического образования в российской школе, определить направление и путь для дальнейших теоретических и практических построений. Для биологов особенно важным и интересным в этой части монографии нам представляется раздел 3.1 «Истоки экологических представлений и внедрение их в школьное естествознание России», в нем весьма подробно освещается история становления экологического образования в отечественной школе.

Глубокое осознание выбранной научно-педагогической темы оказало влияние на всю дальнейшую работу И. Н. Пономаревой в области школьного образования. В решение ряда острых проблем реализации экологического образования в нашей стране внесли вклад ее исследовательские работы с их теоретическими и практическими выводами. Среди них: «Система экологических понятий в школьном предмете», «Гносеологические и педагогические особенности экологических понятий», «Цель экологического образования в отечественной школе — развитие экологической культуры личности обучающихся», «Гуманизация как стратегия экологического образования в школе», «Экологическое образование как направление и педагогическая система», «Направления экологического образования в школе и вузе» и др. Некоторые из них представлены в 4-й части книги — «Взаимосвязь науки экологии с образованием».

В 5-й части монографии показано, как осуществлялось внедрение методики экологического образования школьников в подготовку будущего учителя биологии.

Подготовка учителя к экологическому образованию школьников осуществлялась в ЛГПИ — РГПУ им. А. И. Герцена в два этапа. В монографии на конкретных примерах показано, как протекал первый этап (с конца 60-х годов до 2000 года), реализуясь в условиях традиционной подготовки учителя в высшей педагогической школе, то есть в условиях одноуровневой системы педагогического образования, подобно специалитету, а также в аспирантуре и докторантуре. Раскрыты особенности подготовки учителя к экологическому образованию школьников и на втором этапе (с 2000 г. и по настоящее время) в системе многоуровневого непрерывного педагогического образования на ступенях бакалавриата и магистратуры. В монографии показано, как осуществлялось внедрение методики экологического образования школьников в подготовку будущего учителя биологии в том и другом случае.

Заключительная, 6-я часть монографии посвящена внедрению экологического образования в массовую практику обучения школьников. Отметим, что с 1998 года И. Н. Пономарева создает учебно-методические комплекты по биологии для среднего общего образования и для всех школьных учебников. Созданная авторским коллективом программа и школьные учебники по биологии для 5—11 классов в отличие от других характеризуются такой чертой как «экологизация» учебного содержания предмета биологии. В любой теме любого курса биологии всегда находится место для развития экологических понятий, для формирования у учащихся бережного отношения к природе. При этом в учебниках 5—11 классов постоянно идет обновление фактического биологического материала, что весьма важно в наш век стремительного развития науки. Особенно ценным в этой части монографии считаем то, что И. Н. Пономарева ведет рассуждение о том, что такое школьный учебник, — проблема, которая еще не решена в теории методики обучения биологии.

Таким образом, обсуждаемая монография «Экология: наука и образование» своим содержанием и характером его изложения выражает творческий путь И. Н. Пономаревой в науке и результат ее научной профессионально-педагогической деятельности в области методики биологического и экологического образования школьников и в подготовке учителя к этой работе в школе.

Ирина Николаевна Пономарева в свои 87 лет продолжает активно работать на факультете биологии Российского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена, где служит уже более 50 лет. Она проводит занятия со студентами, участвует в работе нескольких ученых диссертационных советов, пишет научные труды и учебники для школы (5—11 классы) и для вузов (по общей экологии и по методике обучения биологии). Также она чрезвычайно востребована на курсах повышения квалификации учителей в разных городах по всей стране, где она постоянно читает лекции, проводит семинары с учителями и методистами-биологами, ве-

дет вебинары и занятия по скайпу, на которых раскрывает особенности теории и практики экологического образования средствами обучения биологии в школе.

Наш замечательный автор монографии — прекрасный пример истинного служения науке и образованию.

ЛИТЕРАТУРА

Пономарева И. Н., 2016. Экология: наука и образование. СПб: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена. 352 с.

ABOUT A MONOGRAPH OF I. N. PONOMAREVA, ONE OF INITIATORS OF ECOLOGICAL EDUCATION IN OUR COUNTRY

O. A. Kornilova

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia

Keywords: ecological education; biological education; teaching of ecology in school.

A book of Irina Ponomareva «Ecology: Science and Education» has been published at the beginning of 2016. The monograph is dedicated to ecological education in the national school.



ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Баранова Дарья Николаевна — студентка биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета.

Иванова Ксения Валерьевна — студентка магистратуры Российского государственного гидрометеорологического университета. *E-mail: smilek.11@mail.ru.*

Колесниченко Ксения Демидовна — студентка магистратуры Российского государственного гидрометеорологического университета.

Корнилова Ольга Анатольевна — д. б. н., профессор кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. *E-mail: 1kornilova@mail.ru.*

Манджиев Хонгор Батырович — старший научный сотрудник государственного природного биосферного заповедника «Черные Земли». *E-mail: khongormandzhiev@mail.ru.*

Марданова Нафиса Рафисовна — студентка магистратуры факультета географии РГПУ им. А. И. Герцена. *E-mail: nafisushka94@gmail.com.*

Озерский Павел Викторович — к. б. н., доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. *E-mail: ozerski@list.ru.*

Семичаевская Мария Михайловна — студентка факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена.

Скворцов Владимир Валентинович — д. б. н., профессор кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. *E-mail: vlad_skvortsov@mail.ru*

Чистякова Людмила Валерьевна — к. б. н., Санкт-Петербургский государственный университет. *E-mail: ludmila.chistyakova@spbu.ru.*

Учредитель: Российский Государственный Педагогический университет им. А. И. Герцена
Печатается по решению кафедры зоологии

Главный редактор М. А. Гвоздев

Технический редактор П. В. Озерский

Редакционная коллегия: Г. Л. Атаев, П. С. Горбунов

Настоящее периодическое издание публикует научные статьи и краткие сообщения, посвященные вопросам зоологии, протистологии, паразитологии, общей и прикладной экологии, а также проблемам смежных областей биологии

Выходит 2 раза в год

***В оформлении обложки использована таблица
к руководству по зоологии (Шимкевич Л., Шимкевич В., 1910)
из фондов кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена***

ИЗДАТЕЛЬСТВО РГПУ им. А. И. ГЕРЦЕНА

191186, Санкт-Петербург, набережная р. Мойки, 48, корпус 5

Заказ № 298ц. Подписано в печать 27.09.2016. Бумага офсетная. Печать оперативная.
Гарнитура «Liberation Sans Narrow». Формат 60×88 1/16. Усл. печ. л. 5,25. Тираж 500 экз.
Цена договорная.