

К ВОПРОСУ О ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЯХ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ КАМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

Четанов Н. А., Литвинов Н. А.

ГОУ ВПО «Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет», Пермь, Россия (614990, г. Пермь, ул. Пушкина 42), e-mail: chetanov@yandex.ru

В статье рассмотрены жизненные стратегии 6 видов пресмыкающихся, достоверно обитающих на территории Камского Предуралья, по классификации Раменского-Грайма и К-г шкале Р. Макарута и Е. Уилсона. По классификации Раменского-Грайма ломкая веретеница может быть отнесена к пациентной стратегии; живородящая ящерица – к эксплерентам, с некоторой долей пациентности, увеличивающейся у северных популяций; прыткая ящерица – представитель виолентной стратегии. Определение жизненных стратегий у змей затруднено, однако можно сказать, что все они проявляют черты виолентов, что, на наш взгляд, объясняется их более высоким трофическим уровнем. При ранжировании рептилий по К-г шкале Макарута-Уилсона (г → К) вырисовывается следующая картина: живородящая ящерица → прыткая ящерица → ломкая веретеница → обыкновенный уж → обыкновенная медянка, обыкновенная гадюка. Большая близость ящериц к г-стратегии объясняется их более низким трофическим уровнем по сравнению со змеями.

Ключевые слова: жизненные стратегии, пресмыкающиеся, Камское Предуралье.

TO THE QUESTION ON LIFE STRATEGIES IN REPTILES OF KAMSKY PREDURALE

Chetanov N. A., Litvinov N. A.

Perm state humanitarian pedagogical university, Perm, Russia (614990, Perm, Pushkin str, 42), e-mail: chetanov@yandex.ru

In article present life strategies of 6 species reptiles reliably inhabiting Kamsky Predurale in accordance with the Ramenskiy-Grime classification and K-r classification by R. MacArthur and E. Wilson. According to the classification Ramenskiy-Grime slow worm can be attributed to patient strategy; viviparous lizard - to eksplerents, with some patient features, increased in northern populations, sand lizard – the representative violent strategy. The definition of life strategies in snakes is difficult, but we can say that all of them exhibit violent's features that, in our view, due to their higher trophic level. If attempt at general ranking of all reptiles by K-r scale of MacArthur-Wilson (r → K), the following picture is looming: viviparous lizard → sand lizard → slow worm → grass snake → smooth snake, European adder. A greater proximity of lizards to a k-strategy is explained by their lower trophic level compared with snakes.

Keywords: life strategies, reptiles, Kamsky Predurale.

В природе идет постоянная борьба за существование, и у всех живых организмов эта борьба строится по определенному плану. Такой общий план, объединяющий различные приспособления в единые адаптивные комплексы, называют жизненной стратегией.

Важным этапом в становлении представлений о жизненных стратегиях можно считать триангулярную классификацию ценобиотических типов Л. Г. Раменского, предложенную им в 30-х годах XX века [8]. Согласно этой классификации все растения условно можно было разделить на три ценобиотипа: виоленты, эксплеренты и пациенты. По мнению Л. Г. Раменского, подобные ценобиотипы можно выделить также и у животных.

Спустя 40 лет в Англии вышла монография Дж. Грайма «Стратегии растений и процессы в растительности», в которой автор, не зная работ Л. Г. Раменского, заново

описывал те же три типа стратегий под названием конкурентов, стресс-толерантов и рудералов.

В 1967 г. Р. Макартур и Е. Уилсон, анализируя динамику численности островных популяций животных, предложили r- и K-стратегии [10].

Очевидно, что r- и K-стратегии во многом схожи с классификациями Л. Г. Раменского и Дж. Грайма.

Отнесение животного только к одному из типов стратегий невозможно, у любой особи проявляются признаки всех включенных в классификацию типов стратегий, просто часть из них проявляется ярче. Увеличение роли одной из стратегий снижает роль других, но не исключает их полностью. Невозможно учесть все факторы, влияющие на организм, соответственно нельзя и выявить все его адаптации. А в принципе любая адаптация есть часть жизненной стратегии. Поэтому при рассмотрении жизненных стратегий, на наш взгляд, необходимо изучать приспособление к наиболее значимым факторам, таким как микроклиматические условия обитания.

Цель работы – уточнить жизненные стратегии достоверно обитающих в Камском Предуралье рептилий по классификации Раменского-Грайма и K-r шкале Р. Макартура и Е. Уилсона.

Камское Предуралье достоверно населяют 6 видов рептилий: ломкая веретеница *Anguis fragilis* Linnaeus 1758, живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823), прыткая ящерица *Lacerta agilis* Linnaeus 1758, обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti 1768, обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus 1758) и обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus 1758). Единичные встречи болотной черепахи *Emys orbicularis* (Linnaeus 1758), по-видимому, обусловлены завозом животных из других регионов. Поэтому в составе региональной фауны болотная черепаха рассматриваться не будет.

Для отнесения их к той или иной стратегии будут использоваться размерные и термобиологические характеристики из нашей более ранней работы (табл. 1) [6], а также некоторые черты биологии этих видов, приведенные в работах других исследователей (табл. 2) [7; 3; 4; 9; 2].

Таблица 1

Размерная и термобиологическая характеристика рептилий Камского Предуралья

(из: Литвинов и др., 2006)

Показатель	Ломкая веретеница	Живородящая ящерица	Прыткая ящерица (n=185)	Обыкновенная медянка	Обыкновенный уж	Обыкновенная гадюка черная (n=36)
------------	-------------------	---------------------	-------------------------	----------------------	-----------------	-----------------------------------

	(n=19)	(n=120)		(n=4)	(n=407)	светлая (n=153)
L.+L.cd. (мм)	370.9±5.76	126.5±2.87	202.7±4.02	545.0±7.25	705.2±5.90	588.3±18.2 573.0±7.38
Суммарная солнечная радиация (Вт/м ²)	148.2	190.6	378.0		156.9	157.4 202.0
Температура воздуха (°С)	24.1±1.82	22.9±0.58	27.0±0.65	25.1±2.70	20.2±0.34	21.2±2.00 22.3±0.55
Температура субстрата (°С)	22.5±0.71	23.2±0.47	27.8±0.56	20.7±0.67	23.6±0.27	20.7 24.7±0.53
Температура тела (°С)	25.2±0.93	27.6±0.43	30.7±0.30	27.9±2.13	25.3±0.18	26.0±0.86 28.2±0.37
Относительна я влажность воздуха (%)	62.3±2.90	55.0±3.11	47.0±2.37	52.7±4.67	59.7±2.96	60.1±3.21 48.7±5.26

Таблица 2

Некоторые черты биологии рептилий Камского Предуралья

Показатель	Ломкая верете- ница	Живоро- дящая ящерица	Прыткая ящерица	Обычно- венная медянка	Обычно- венный уж	Обычно- венная гадюка
Яйцеживорождение	+	+	-	+	-	+
Количество детенышей / яиц в кладке	7-10	до 10	5-8	6-11*	17 (до 29)	до 18
Наступление половой зрелости	3 года*	2 года	2-3 года*	3-4 года*	3-4 года*	4-5*
Распространенность	редка	многочи- сленна	обычна	крайне редка	обычен	обычна
Биотоп	смешан	разнообраз-	открытые	опушки,	прибреж	хвойные

	ные и сосново- еловые леса	ны	хорошо прогревае- мые участки	поляны, каменистые россыпи	ные области и хвойные леса	и смешан- ные леса, опушки
--	-------------------------------------	----	--	----------------------------------	--	--

Примечание. Знаком * отмечены данные, приведенные для других регионов, и, по-видимому, близкие к подобным в Камском Предуралье.

Теперь рассмотрим для каждого вида тип жизненной стратегии, опираясь на приведенные данные.

Ломкая веретеница

Ломкая веретеница обитает в биотопах с относительно невысокими температурными показателями, повышенной влажностью и низким значением суммарной солнечной радиации, что дает основания отнести данный вид к пациентной стратегии. Это также подтверждается невысокой численностью при достаточно больших линейных размерах, а также яйцеживорождением, вместе с относительно поздней для ящериц половой зрелостью. Таким образом, ломкая веретеница – почти «чистый» представитель пациентной стратегии. Если же рассматривать веретеницу с точки зрения К- и г-стратегий, то ей соответствует К-стратегия.

Живородящая ящерица

Исходя из повсеместного распространения, разнообразия занимаемых биотопов, небольших линейных размеров и высоких темпов размножения правильнее всего будет отнести живородящую ящерицу к представителям эксплерентной стратегии.

Несколько выбивается из общей картины наличие у данного вида яйцеживорождения, однако для некоторых южных популяций характерна откладка яиц. Помимо этого, в северных популяциях значительно чаще встречается явление меланизма, что, по-видимому, является термоадаптацией [5]. Можно высказать предположение о наличии у живородящей ящерицы (в особенности у самых северных популяций) некоторых черт пациентности.

Мы можем отнести живородящую ящерицу к эксплерентам, с некоторой долей пациентности, увеличивающейся у северных популяций.

С точки зрения классификации Р. Макарута и Е. Уилсона – это типичный представитель г-стратегии.

Прыткая ящерица

Прыткая ящерица почти по всем своим параметрам проявляет себя как типичный виолент: это крупная ящерица, обитающая лишь в биотопах с достаточно комфортными микроклиматическими характеристиками. У нее относительно низкая плодовитость (в сравнении с живородящей ящерицей), что также характерно для виолентов. Однако так как в Камском Предуралье проходит северная граница распространения прыткой ящерицы (ее отмечают также и в Республике Коми, однако ни одной достоверной находки не зафиксировано [1]), скорее всего у нее присутствуют также и определенные черты пациентности. Это косвенно подтверждается тем, что прыткая ящерица в Камском Предуралье активна при более низких температурах, по сравнению со Средним Поволжьем. По К-г классификации, ее можно отнести к К-стратегам.

При проведении ранжирования ящериц Камского Предуралья по К-г шкале получается следующая последовательность (г → К): живородящая ящерица → прыткая ящерица → веретеница ломкая.

Обыкновенная медянка

Данные по обыкновенной медянке крайне скудны, что не позволяет дать более или менее однозначную оценку используемой ей жизненной стратегией. Однако по тому немногому, что достоверно известно, можно с уверенностью сказать, что это точно не эксплерентная стратегия, так как для этой стратегии у нее слишком низкие темпы размножения и низкая распространенность. Скорее всего изначально для медянки была характерна стратегия виолента, однако в связи со все увеличивающимся антропогенным влиянием, ее роль в биоценозе сильно снизилась. Но черты классического виолента медянка проявляет – достаточно крупная змея, с небольшим количеством потомков, медленно наступающей половой зрелостью. При определении ее положения в ряду К-г медянка однозначно проявляет все признаки К-стратега.

Обыкновенный уж

Как следует из таблицы 2, обыкновенный уж – крупная змея, это является чертой виолента. При этом для него характерно большое количество откладываемых яиц, что сближает его жизненную стратегию с эксплентами. Уж в Камском Предуралье занимает биотопы с относительно низкими значениями температур и суммарной солнечной радиации, что характерно для пациентной стратегии. Это может быть объяснено тем, что обыкновенный уж находится в экстремальных для него условиях обитания. Камское Предуралье фактически является границей распространения обыкновенного ужа на север, хотя единичные находки были и в Республике Коми [1].

В целом можно сказать, что обыкновенный уж использует все три стратегии.

В отличие от медянки, его нельзя так однозначно причислять к К-стратегам.

Обыкновенная гадюка

При определении жизненной стратегии обыкновенной гадюки необходимо учесть немаловажный факт – наличие двух цветовых морф: «черной» и «светлой». Исходя из данных таблицы 1, «черная» морфа встречается при более низких температурах окружающей среды по сравнению со «светлой», что придает ей несколько большую патиентность.

Но в целом обыкновенная гадюка ближе к стратегии виолента – крупные размеры, относительно небольшое количество потомков (тем более часть самок размножается реже, чем раз в год), позднее наступление половой зрелости.

По Макартуру и Уилсону ее можно отнести к К-стратегам.

При проведении ранжирования змей Камского Предуралья по К-г шкале получается следующая последовательность (г → К): обыкновенный уж → медянка, обыкновенная гадюка. В связи с малым количеством данных по обыкновенной медянке пока невозможно достаточно объективно сравнить ее с обыкновенной гадюкой. Поэтому по К-г шкале они не разделены.

Если попытаться провести общее ранжирование всех видов рептилий, обитающих в Камском Предуралье по К-г шкале (г → К), то вырисовывается следующая картина: живородящая ящерица → прыткая ящерица → веретеница ломкая → обыкновенный уж → обыкновенная медянка, обыкновенная гадюка. Большая близость ящериц к г-стратегии объясняется их более низким трофическим уровнем по сравнению со змеями. Из ящериц наиболее близка к змеям веретеница, что объясняется сходством ее жизненной формы со змеями.

В заключение можно сказать, что данное разделение крайне условно и относительно – при рассмотрении других признаков может вырисовываться совсем другая картина. Сами по себе стратегии также не абсолютны, в принципе для каждой популяции можно выделить какую-то свою стратегию, и она будет отличаться от стратегии другой популяции того же вида.

Жизненная стратегия – это всего лишь условное обозначение набора адаптаций, позволяющих выживать в борьбе за существование. Любое приспособление является частью такой стратегии, а успешность ее проверяется выживанием вида.

Список литературы

1. Ануфриев В. М., Бобрецов А. В. Амфибии и рептилии // Фауна Европейского Северо-Востока России. – СПб.: Наука, 1996. – Т. IV. – 130 с.
2. Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуршина И. В. Змеи Самарской области. – Тольятти: ООО «Кассандра», 2009. – 170 с.
3. Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. – М.: Наука, 1983. – 175 с.
4. Литвинов Н. А. Пресмыкающиеся, или рептилии // Животный мир Прикамья. – Пермь: Пермское кн. изд-во, 1989. – С. 34-36.
5. Литвинов Н.А. Темная окраска рептилий как термоадаптация // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: сб. науч. тр. – Тольятти, 2007. – Вып. 10. – С. 83–88.
6. Литвинов Н. А., Ганщук С. В., Воробьева А. С и др. Новые материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Пермского края // Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии, химии: межвуз. сб. научно-метод. работ. – Пермь: Пермский гос. пед. ун-т, 2006. – С. 32–40.
7. Орлова В. Ф. Систематика и некоторые эколого-морфологические особенности лесных ящериц рода *Lacerta*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1975. – 19 с.
8. Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. – 1935. – № 4. – С. 25–42.
9. Юшков Р. А., Воронов Г. А. Амфибии и рептилии Пермской области: предварительный кадастр. – Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1994. – 158 с.
10. MacArthur R., Wilson E. The theory of island biogeography. – Princeton: Princeton Univ. Press. 1967. – 203 p.

Подготовлено при поддержке Проекта Программы стратегического развития ПГПУ ПСР/НИР-29.

Рецензенты:

Шураков Аркадий Иванович, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии Пермского государственного гуманитарно-педагогического университета, г. Пермь.

Сивкова Татьяна Николаевна, доктор биологических наук, доцент кафедры инфекционных болезней ФГБОУ ВПО Пермской государственной сельскохозяйственной академии им. Д. Н. Прянишникова, г. Пермь.