

## ТЕРМОАДАПТАЦИИ РЕПТИЛИЙ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

© 2010 Н.А. Литвинов, С.В. Ганщук

Пермский государственный педагогический университет г. Пермь

Поступила 11.09.2009

В работе рассматриваются вопросы температурных адаптаций рептилий, обитающих в пределах Волжского бассейна. К таким адаптациям относятся уменьшение относительной поверхности тела в направлении с юга на север, например, у *Vipera renardi*, возрастающий среди рептилий в том же направлении процент меланизма, их термоадаптивное поведение. Отношение температуры тела рептилий к внешней температуре описывает индекс термоадаптации ( $It$ ), позволяющий количественно оценить возможности рептилий обитающих в условиях как жаркого, так и относительно холодного климата.

*Ключевые слова:* Волжский бассейн, рептилии, термоадаптации, термобиология.

Работ, посвящённых температуре тела рептилий, довольно много. Наиболее капитальная сводка, посвящённая вопросам температурной регуляции у рептилий, вышла в 1982 г. под общей редакцией Карла Ганса [18]. В бывшем СССР основная масса работ касалась биологии рептилий аридных территорий, например, изучена термозависимая активность серого варана [19]. Пожалуй, наиболее подробно температурные реакции рептилий исследовались В.А. Черлиным и отражены им в серии работ [13-15]. Соотношение температур тела и внешних, тепловой баланс, суточная и сезонная активность также в большей степени изучены у пустынных и полупустынных видов, в основном у ящериц [1, 2].

Работ, в которых содержались бы результаты термобиологических исследований «обычных» для герпетофауны бассейна Средней Волги видов, намного меньше [8-11].

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы, послужившие основой для настоящей работы, получены в ряде экспедиций с 1999 по 2008 г. в Пермский край, Республику Татарстан, Оренбургскую, Самарскую, Ульяновскую, Саратовскую, Волгоградскую и Астраханскую области.

Температуру тела рептилий в пищеводе в естественной обстановке регистрировали термисторными датчиками. Внешнюю температуру – приземного воздуха и субстрата – измеряли в том месте, где было замечено животное. Долговременную регистрацию внешней температуры, а также температуры в норах осуществляли регистраторами iBDL типа «таблетка». Для бесконтактной регистрации температуры поверхности тела рептилий без их отлова применяли портативный пирометр Raytek MiniTemp. Освещенность и удельную мощность ультрафиолета регистрировали комбинированным прибором для измерения освещенности в видимой области спектра и энергетической освещенности (УФ) ТКА-ПКМ,

удельную мощность падающего и возвращенного субстратом тепла – измерителем плотности теплового потока ИПП-2.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У рептилий существуют разнообразные температурные адаптации. К ним можно отнести увеличение размеров тела в направлении с юга на север, высокий процент меланизма в более северных популяциях, термоадаптивное поведение и другие формы.

**Увеличение размеров тела.** Общеизвестно, что животное с большими размерами имеет меньшую относительную поверхность тела. Это уменьшает скорость теплоотдачи, способствуя сохранению тепла в организме. Сказанное можно проиллюстрировать примером со степными гадюками крайней северной территории ареала – Спасского острова на Куйбышевском водохранилище Волги в сравнении с гадюками прикаспийской полупустыни, находящейся намного южнее и где летняя температура значительно выше. Среднеарифметическая длина «северных» гадюк составила ( $L+L.cd.$ )  $617,6\pm 32,2$  мм. Их средняя масса –  $119,4\pm 26,6$  г ( $n=32$ ). Средняя площадь поверхности тела, рассчитанная по уравнению  $S=kMm^{0,67}$  равна  $304,6\pm 15,90$  см<sup>2</sup>, где  $M$  – масса, коэффициент  $k$  для змей равен 12,5 [17]. Относительная площадь поверхности их тела  $2,64\pm 0,20$ . Общие размеры «южных» степных гадюк  $473,2\pm 7,48$  мм. Масса –  $50,2\pm 1,90$  г. ( $n=53$ ). Площадь поверхности тела –  $170,9\pm 3,70$  см<sup>2</sup>. Относительная площадь поверхности –  $3,49\pm 0,32$ .

**Тёмная окраска.** Обычно указывается несколько функций окраски: терморегуляционная, теневая маскировка глаз, маскирующая движение, демонстрационная и т.д. [4].

Из табл. 1 следует, что светлая морфа обитает на более тёплом грунте, у неё выше температуры тела, сильнее воздействие на неё потока солнечной радиации. Напрашивается вывод о большей термофильности светлой морфы.

Экспериментальные исследования показали, что чёрные гадюки нагреваются быстрее светлоокрашенных, что дает им определённое преимущество в достижении оптимальной температуры те-

*Литвинов Николай Антонович*, кандидат биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии; *Ганщук Светлана Владимировна*, кандидат биологических наук доцент той же кафедры, ganshchuk@mail.ru

**Таблица 1.** Температурная характеристика чёрной и светлой морф обыкновенной гадюки в Камском Предуралье

Параметр	Светлая морфа (n=160)	Чёрная морфа (n=42)	Достоверность отличий
Температура воздуха в 5 см (°C)	22,2±0,61	22,5±1,52	t=1,36; P>0,05
Температура субстрата (°C)	24,8±0,52	21,4±0,99	t=30,9; P<0,001
Температура в пищеводе (°C)	28,2±0,36	26,5±0,79	t=21,25; P<0,001
Температура спины (°C)	24,3±0,41	23,3±0,78	t=14,6; P<0,001
Температура живота (°C)	23,9±0,38	23,0±0,77	t=11,0; P<0,001
Мощность ультрафиолета, (Вт/м <sup>2</sup> )	7,0±1,04	3,5±2,04	t=9,2; P<0,001
Мощность видимого света, (Вт/м <sup>2</sup> )	164,6±18,00	125,0±91,59	t=34,7; P<0,001
Падающее тепло, (Вт/м <sup>2</sup> )	37,3±4,72	29,5±4,97	t=3,25; P<0,01
Возвращённое тепло, (Вт/м <sup>2</sup> )	18,2±2,63	14,8±4,18	t=2,43; P<0,05

ла после утреннего выхода из укрытия. Это означает обретение максимальной подвижности за меньшее время, что может быть средством спасения от внезапного нападения врага. Нагрев чёрных гадюк происходил до оптимального для них температурного уровня со скоростью 0,25 град./мин, нагрев светлых – со скоростью 0,21 град./мин. Соответственно этому чёрные достигали оптимума примерно за 34 мин., светлые – за 46 мин. Скорости охлаждения и у той, и у другой гадюк оказались практически одинаковыми – 0,15 и 0,16 град./мин. соответственно [7].

Даже просто темный оттенок окраски спины, например у разноцветной ящурки, в одинаковых условиях экспериментального нагрева может обеспечить ускоренное нагревание. Более темная разноцветная ящурка достигает своего температурного оптимума за 86 мин., тогда как более светлая за 96 мин. при одинаковых размерах тела.

Тем не менее нам бы не хотелось абсолютизировать этот вопрос. В природе существует баланс адаптаций, когда подхваченной отбором является более значимая адаптация в существующих условиях среды. В сильно заросших биотопах чёрная окраска обыкновенной гадюки более адаптивна, чем светлая, хорошо маскируя ее. На остепнённых склонах чёрный цвет не нужен, поэтому требованиям термоадаптивности соответствует светло-серый, к тому же он хорошо маскирует гадюк на фоне не густой растительности и известняковых обнажений.

**Термоадаптивное поведение.** Такое поведение обеспечивает подъем температуры тела до видового термопреферендума и удержание такой температуры в этих рамках в течение активного периода суток. Утром при низкой температуре грунта температура тела пресмыкающихся заметно выше ее и растет вместе с ростом внешней температуры, но после перехода через точку «абсолютного оптимума» ее рост замедляется и начинает отставать от роста внешней температуры. Точкой «абсолютного оптимума» мы называем такую весьма неустойчивую температуру тела, когда у животного исчезает потребность в нагревании и возникает потребность в поддержании именно такой температуры, но не выше. Например, точка перехода у степной гадюки в Нижнем Поволжье – 29,5°C, у чёрной морфы обыкновенной гадюки в Камском Предуралье 28,8°C. Близость температур у этих змей может быть объяс-

нима особенностями их поведения. Степная гадюка старается находиться все жаркое время суток в тени, перемещаясь вместе с ней вокруг основания куста джужгуна или тамариска, где находится ее нора. Обыкновенная гадюка, наоборот, придерживается наиболее обогреваемых мест, двигаясь за солнцем.

Точка абсолютного оптимума у ушастой круглоголовки намного выше – 37,5°C. Ее поведение совсем другое. Днем из нор круглоголовки появляются гораздо позже других рептилий, когда поверхность песка успеет нагреться не менее чем до 25,0°C. Приподнимая тело над горячим песком, эти ящерицы перебегают по бархану, периодически оказываясь в тени редкой растительности. При этом их температура примерно на 13,0–14,0°C ниже температуры песка. Только при 52,0°C на его поверхности, ушастые круглоголовки начинают забегать в норы для временных охлаждений.

Использование тени и нор – основной поведенческий способ снижения температуры тела. Микроклимат небольшой 30 сантиметровой норы разноцветной ящурки глубиной всего 20 см совершенно иной, чем снаружи. Влажность в ней в дневное время в среднем выше на 39,2%, изменяясь от 64,0% до 93,5%, тогда как влажность приземного воздуха снаружи меняется значительно – от 21,5% до 60,8%.

Температура в норе мало зависима от температуры поверхности песка ( $\eta=0,53\pm0,14$ ;  $P<0,05$ ). В период с 8 до 20 час. она изменилась всего на 0,6°C, тогда как на пике тепловой активности в 14 час. песок рядом с норой прогрелся до 48,1°C, приземный воздух – до 40,4°C, в норе же было всего 16,8°C.

Бесконтактное измерение температуры поверхности спины двух ушастых круглоголовок показало, что, забегая в нору примерно на 10 мин., они снижают свою температуру в среднем на 4,2°C. Это происходит при температуре песка 51,7°C, температуре в норе 21,6°C и температуре спины 42,2°C. После 10-минутного пребывания в норе температура спины одной из ящериц упала до 38,0°C, другой – до 37,6°C. С 11 до 16 час. одна из них 12 раз забегала в одну и ту же нору, задерживаясь там от 7 до 15 мин.

Пребывание в тени столь же действенно. В период дневной активности и разноцветная ящур-

ка, и степная гадюка, как было сказано, покинув утром норы, расположенные в основании кустов, совершают дневное «путешествие» за тенью вокруг них. На солнечном месте спина ящурки в жаркий день разогревается до 41,0-43,0°C, после чего ящурка уходит в тень. Уже 5-минутное пребывание ее там снижает эту температуру до 35,0-36,0°C, а 10-минутное – до 32,5-33,0°C при 30,0°C приземного воздуха.

**Индекс термоадаптации.** Соотношение температуры тела рептилий, как и других пойкилотермных животных и внешней температуры хорошо описывает индекс термоадаптации ( $It$ ). Он же позволяет оценить термоадаптивные возможности вида или популяции [6-8]. Рептилии обитают в разных географических (природных) зонах с различной температурой в весенне-летний период. Даже в пределах одной природной зоны микроклиматические условия в разных биотопах, где обитает тот или иной вид или популяция сильно отличаются. Иначе говоря, отбор обеспечивает появление оптимальных термоадаптаций в той или иной группе рептилий в соответствие с теми или иными конкретными микроклиматическими условиями биотопа. Числовое значение индекса равно частному от деления температуры тела ( $T_m$ ) измеренной в пищеводе на полусумму температуры приземного воздуха ( $T_\theta$ ) и температуры субстрата ( $T_c$ ) в том месте, где было замечено животное:  $It = T_m / 0,5(T_\theta + T_c)$ .

Высокое значение индекса говорит о наличии физиологических и поведенческих адаптаций позволяющих рептилиям быть теплее в относительно прохладных условиях, а значение близкое к единице – о способности быть холоднее в условиях высокой температуры. Так, для видов и популяций, обитающих в северной части Волжского бассейна, например в Камском Предуралье, средние значения индекса составляют: 1,47±0,08 и 1,32±0,02 у чёрной и светлой морф обыкновенной гадюки соответственно, 1,21±0,01 – у прыткой ящерицы. Прыткая ящерица в Камском Предуралье наиболее теплолюбива. В центральной части Волжского бассейна в Среднем Поволжье у прыткой ящерицы значение индекса 1,02±0,02. В южной части бассейна в Нижнем Поволжье у прыткой ящерицы индекс примерно такой же, но у типичных обитателей песков – круглоголовок ушастой и вертихвостки индексы, соответственно 1,03±0,03 и 0,99±0,04.

Значение индекса находится в обратной зависимости от внешней температуры, например от температуры субстрата (рис. 1). С ростом этой температуры значение индекса уменьшается и наоборот.

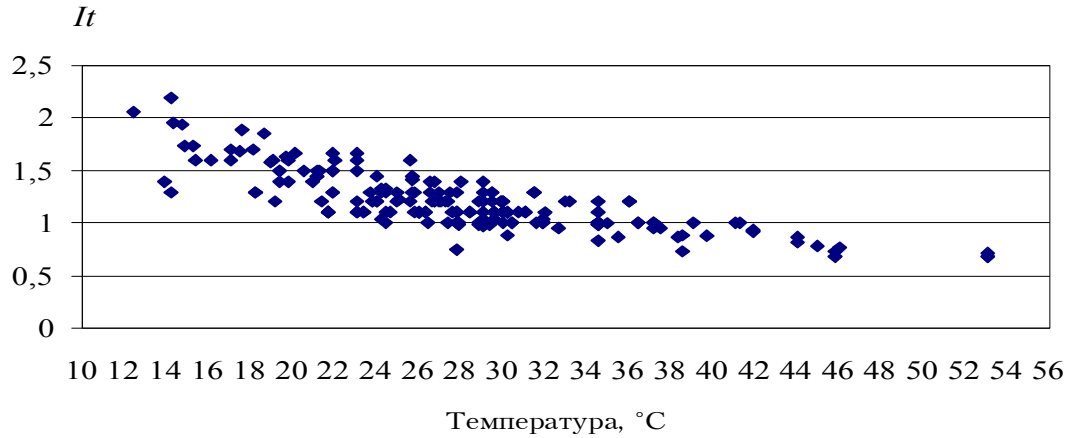
Применение индекса дает возможность сравнения термоадаптационных способностей рептилий из разных климатических зон или же разных стадий с различными микроклиматическими условиями внутри одной зоны. Приведем примеры.

Прыткая ящерица, имея большой ареал, занимает внутри него различные стадии, тем не менее, сходные своими микроклиматическими, прежде

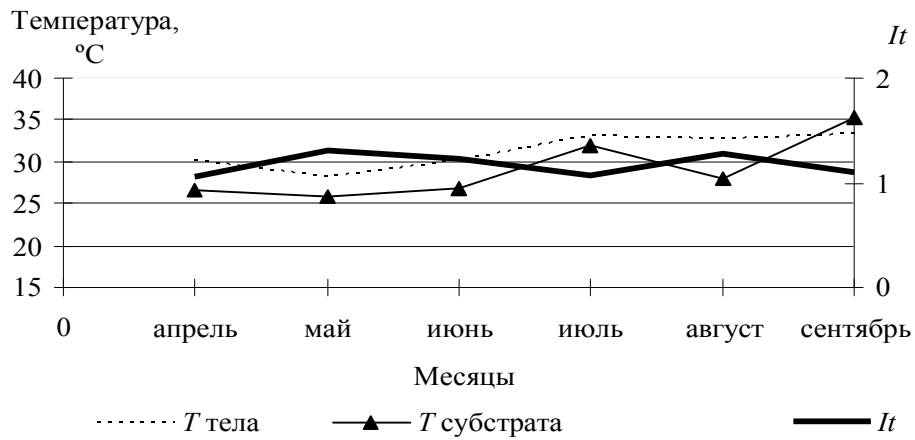
всего температурными характеристиками. В Предуралье ее предпочитаемая внешняя температура около 28°C, в Среднем Поволжье – около 30°C, а в Астраханской области – примерно 28°C. Прыткая ящерица – умеренный термофил. Это значит, что на севере ареала она занимает открытые участки с максимальным воздействием солнечной радиации. Обычно это остепнённые склоны южной экспозиции, хорошо прогреваемые опушки леса, железнодорожные насыпи и т.д. Наоборот, в условиях прикаспийской полупустыни прыткая ящерица старается поселиться в наиболее заросших местах с относительным минимумом удельной мощности солнечной радиации. Таким образом, на севере ареала наблюдается избирательное усиление, а на юге ослабление воздействия радиации, что и сказывается на температуре ее тела, которая везде примерно одинакова. В Предуралье весной, в апреле, это 29,2±0,63°C ( $n=46$ ), в Среднем Поволжье – 29,8±0,56°C ( $n=61$ ) а в Астраханской области – 29,4±0,44°C ( $n=68$ ).

Светлая и чёрная морфы обыкновенной гадюки обитают на одной территории в одной климатической зоне, но занимают хорошо отличающиеся температурным режимом разные стадии. Светлая морфа в Предуралье более ксерофильна и термофильна, чем чёрная. Первая обычно обитает на слабо заросших южных склонах, вторая – по лесным опушкам, берегам рек или краям болот. Расстояние между местообитаниями первой и второй может не превышать и нескольких сотен метров. По своим температурным параметрам и, прежде всего, по индексу термоадаптации они отличаются значительно больше, чем обитающие за многие сотни километров друг от друга прыткие ящерицы. Для светлоокрашенных гадюк этот индекс равен 1,32±0,02 ( $n=153$ ), а для чёрных – 1,47±0,08 ( $n=56$ ).

Обитающая на севере своего ареала степная гадюка на Спасских островах Куйбышевского водохранилища в Татарстане экологически, да и своими крупными размерами, гораздо больше напоминает обыкновенную гадюку, чем свою типичную форму из Нижнего Поволжья. В популяциях «северной» степной гадюки меланизм достигает 60% [5]. Она заметно менее ксерофильна и термофильна, чем «южная» и занимает стадии, гораздо более подходящие для обыкновенной гадюки, чем для степной. В популяциях степной гадюки прикаспийских полупустынь меланистов нами совсем не отмечено. Суммарная солнечная радиация для территории Татарстана составляет 90-100 ккал/см<sup>2</sup>, средняя температура июля 22,0°C. Суммарная солнечная радиация в Нижнем Поволжье составляет 110-120 ккал/см<sup>2</sup>, а средняя температура июля – 28,0-32,0°C [3]. При этом индекс термоадаптации у «северных» степных гадюк равен 1,49±0,05 (наивысший среди всех рептилий Волжского бассейна), а у «южных» – 1,08±0,02, т.е. очень близок к индексам таких самых термофильных, ксерофильных и псаммофильных видов Волжского бассейна, как круглоголовки ушастая и вертихвостка, у которых индексы одинаковы и равны по измерениям за пять полевых сезонов 1,00±0,02 и 1,00±0,03 соответственно.



**Рис. 1.** Распределение значений индекса термоадаптации ( $It$ ) прыткой ящерицы в Камском Предуралье в зависимости от температуры субстрата



**Рис. 2.** Сезонная динамика индекса термоадаптации ( $It$ ), температур тела и субстрата за 11-летний срок регистрации у прыткой ящерицы в Камском Предуралье

Значение  $It$  изменяется в течение сезона активности соответственно изменениям внешней температуры. Температура тела в общих чертах повторяет температуру субстрата, постоянно оставаясь выше ее, что обычно для рептилий умеренных широт (рис. 2). Эта температурная разница и обеспечивает большее значение индекса при относительно низкой внешней температуре и, наоборот, более низкое – при повышенной. Два пика температуры субстрата в июле и сентябре определили два наименьших значения  $It$  в это время. Два снижения внешней температуры в мае и

августе соответственно обеспечили повышение индекса.

**Влияние солнечной радиации на температуру тела рептилий.** Солнечная радиация с разной степенью влияет на температуру тела рептилий различной биотопической приуроченности. Наибольшее влияние, как и следовало ожидать, оказывает падающий тепловой поток, особенно на обитателя наиболее открытого биотопа – разноцветную ящурку (табл. 2); в меньшей степени – на обитателя наиболее закрытого лесного биотопа – веретеницу.

**Таблица 2.** Эффективность влияния солнечной радиации на ящериц Волжско-Камского края, (%)

Вид	УФ-излучение	Видимый свет	Падающий тепловой поток	Возвращенный тепловой поток
Разноцветная ящурка	25,70 $P>0,05$	30,54 $P<0,05$	46,15 $P<0,05$	33,17 $P<0,05$
Прыткая ящерица	26,59 $P<0,05$	24,69 $P<0,01$	41,17 $P<0,05$	53,79 $P<0,05$
Живородящая ящерица	12,56 $P<0,05$	14,36 $P<0,05$	30,62 $P<0,05$	21,19 $P<0,05$
Веретеница ломкая	10,53 $P>0,05$	18,57 $P<0,05$	29,08 $P<0,05$	2,40 $P>0,05$

Возвращенный грунтом тепловой поток также оказывает существенное влияние на рептилий. Для прыткой ящерицы его влияние даже превосходит силу влияния падающего тепла более чем на 12%, что бывает в том случае, когда ящерица обитает на относительно открытых участках с песчаным или глинистым грунтом. В меньшей степени испускаемое грунтом тепло влияет на веретеницу из-за её особенности проводить большую часть дня в густой моховой подстилке.

Подводя итоги сказанному, отметим, что на рептилий воздействует целый ряд экологических факторов, наиболее существенный из которых – падающее и возвращённое субстратом тепло. В ряде случаев сила влияния второго превосходит силу первого. У рептилий выработались специальные морфологические, физиологические и поведенческие адаптации, предотвращающие влияние критически высокой температуры, как наиболее опасной в период летней активности. Их механизм направлен в сторону удержания температуры тела в рамках термопреферендума, имеющего видовую специфику. Иными словами, рептилии стремятся обеспечить быстрый подъём температуры в условиях недостаточного уровня солнечной радиации и, наоборот, быстрое охлаждение при её избытке.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атаев Ч. О зимовке кавказской агамы в Туркмении // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1973. С. 19-20.
2. Богданов О.П. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1962. 235 с.
3. Географический атлас СССР. М., 1981. 238 с.
4. Горелов Ю.К. О роли окраски пресмыкающихся // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1977. С. 69-71.
5. Змеи Волжско-Камского края / А.Г. Бакиев, В.И. Гаранин, Н.А. Литвинов, А.В. Павлов, В.Ю. Ратников. Самара: СамНЦ РАН, 2004. С. 61-90.
6. Литвинов Н.А. Температурные условия обитания степной гадюки *Vipera renardi* в весеннее время в песках Волго-Ахтубинской дельты // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 8. Тольятти, 2005. С. 111-116.
7. Литвинов Н.А. Темная окраска рептилий как термоадаптация // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 10. Тольятти, 2007. С. 83-88.
8. Литвинов Н.А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 1. С. 1-13.
9. Литвинов Н.А., Ганшук С.В. Обыкновенный уж и обыкновенная гадюка на юго-востоке Пермской области // Проблемы региональной Красной книги: Межвед. сб. науч. тр. Пермь, 1997. С. 83-88.
10. Литвинов Н.А., Ганшук С.В. Температурные условия обитания ящериц Волжско-Камского края // Третья конференция герпетологов Поволжья. Тольятти, 2003. С. 42-44.
11. Литвинов Н.А., Ганшук С.В. Характеристика температуры тела прыткой ящерицы в Предуралье и Среднем Поволжье // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 6. Тольятти, 2003. С. 78-84.
12. Литвинов Н.А., Ганшук С.В. Термобиология змей Волжско-Камского края // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. Тольятти, 2003. С. 50-53.
13. Черлин В.А. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Журн. общ. биол. 1983. Т. 46, № 6. С. 753-763.
14. Черлин В.А. Зависимость шиткования змей рода *Echis* от климатических факторов // Зоол. журн. 1983. Т. 62, № 2. С. 252-257.
15. Черлин В.А. Состояние и эволюция терморегуляции у пресмыкающихся // Вопросы герпетологии. Киев: Наукова думка, 1989. С. 278-280.
16. Черлин В.А. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // Успехи совр. биол. 1990. Т. 109, вып. 3. С. 440-452.
17. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. С. 64-83.
18. Gans C. Biology of the reptilian. London, New York, Paris, San Diego, San Francisco, San Paulo, Sydney, Tokyo, Toronto: Academic press, 1982. 536 p.
19. Tselarius A.J., Cherlin V.A. Individual identification and new method of marking of *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) in field conditions // Herpetol. Res. (Leningrad). 1991. № 1. P. 104-118.

#### THERMOADAPTATIONS OF THE REPTILES OF THE VOLGA BASIN

© 2010 N.A. Litvinov, S.V. Ganshchuk

Perm State Pedagogical University, Perm

The questions of the temperature adaptations of the reptiles, which dwell in the limits of Volga basin, are examined in the research. Such adaptations include the decrease of relative body surface in the direction from the south to the north, for example, that of *Vipera renardi*, the increase of the percentage of melanism among the reptiles in the same direction, their thermoadaptive behavior. The ratio of the reptiles' body temperature to the external temperature is described with the index of thermoadaptation (*It*), which makes it possible to estimate quantitatively the opportunities of the reptiles dwelling in both hot and relatively cold climate.

*Key words:* Volga basin, reptiles, thermobiology, thermoadaptation.