

УДК 598.112.11

ТЕРМОБИОЛОГИЯ ПЕСТРОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ КУЛАГИНА, *PHRYNOCEPHALUS VERSICOLOR KULAGINI* BEDRIAGA, 1909 (SQUAMATA: AGAMIDAE) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ВИДА, В ТУВЕ

© 2013 И.И. Кропачев

Тульский областной экзотариум, г. Тула

Поступила 21.11.2013

В статье показано влияние различных температурных факторов среды в летний период на жизнедеятельность пестрой круглоголовки *Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedriaga, 1909. В июле у пестрой круглоголовки в активный период выделяются три формы поведения, каждая из которых реализуется в определенном диапазоне температур тела: нагревание (25,8–37,7°C), комплексное поведение (36–38,8°C) и вторичное нагревание (23,4–37,3°C). Среднее значение температуры тела составило 33,7±0,44°C. Предпочитаемые температуры, выраженные через значение моды – 36; 37°C. Термозоологический минимум и максимум температур тела за период наблюдений составил 23,4 и 38,5°C, температур среды – 22,0 и 33,7°C. Связь температуры тела со всеми тремя температурными характеристиками среды (температурой воздуха, грунта в тени и грунта на солнце) характеризуется как сильная. Наиболее сильная связь температуры тела наблюдается с температурой грунта на солнце ($r=0,89$), а наименее сильная – с температурой грунта в тени ($r=0,70$). Сравниваются все среднеарифметические показатели самцов и самок. Кроме того, в статье обсуждаются возможности использования таких статистических показателей, как мода и средние величины для температурных характеристик пресмыкающихся.

Ключевые слова: *Phrynocephalus versicolor kulagini*, термобиология, формы поведения, температурные факторы среды.

ВВЕДЕНИЕ

Со второй четверти двадцатого века в мире стали активно развиваться исследования по воздействию температуры на различные стороны жизнедеятельности рептилий. Был выпущен ряд общих сводок в этой области [32, 38-46, 50 и др.], а также множество работ частного характера. Первые исследования подобного рода в России проводились еще в 30-х годах 20-го века И.Д. Стрельниковым [21] и А.М. Сергеевым [20], а также другими специалистами [1, 13, 22, 23]. В дальнейшем, рядом отечественных исследователей собирался материал по термобиологии или, как правило, по температурной активности различных видов с территории СССР [2, 5, 6, 11, 18, 19, 25, 26, 37]. Достаточно много работ по данной тематике в России было опубликовано в 80-х годах 20-го века В.А. Черлиным и соавторами [3, 27-29, 30, 33-35 и др.], а в последнее время А.В. Коросовым и соавторами [9, 10, 24 и др.], Н.А. Литвиновым и соавторами [4, 14-17, 46 и др.]. В тоже время, термобиология подавляющего большинства видов на территории бывшего СССР остается не изученной, что и определяет актуальность подобных исследований.

Цель настоящего исследования – выяснить влияние температурных характеристик среды, в летний период на различные аспекты жизнедея-

тельности пестрой круглоголовки Кулагина *Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedriaga, 1909 в самой северной популяции вида, в Туве. В связи с этим были поставлены следующие задачи: выделить формы поведения пестрой круглоголовки в течение дня в зависимости от температуры и определить их температурные границы, выяснить показатели термозоологического минимума и максимума, предпочитаемые температуры, средние температуры активности вида, зависимость температуры тела от температур почвы и воздуха. Дополнительно приводятся данные по суточной активности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на юге республики Тува, в Эрзинском районе, на территории песчаного массива Цугэр-Элс, с 1 по 10 июля 2011 г. В целях максимального исключения изменчивости численности был выбран постоянный маршрут длиной 1 км в одном биотопе, где по данным предварительных исследований численность вида по сравнению с другими биотопами максимальна – до 8 особей на 1 км маршрута, в зависимости от погодных условий. Биотоп представляет из себя сухую песчаную степь, которая характеризуется супесчаными каштановыми и светлокаштановыми почвами, развивающимися на светлых элювиально-делювиальных или же древнеаллювиальных супесях, часто переходящих в тонкие пески. Растительный покров представлен змеевко-житняково-ковыльными и злаково-лапчатко-

Кропачев Иван Игоревич, научный сотрудник, ovo-phis@yandex.ru

полынными ассоциации с караганой (*Caragana bunge*). Общее проективное покрытие не более 40–60%. За весь период исследования, было сделано 23 учетных маршрута. В целях репрезентативности выборки, учетные маршруты были равномерно распределены по времени суток, а также проводились при разных погодных условиях.

Измерялась ректальная температура животного, температура воздуха в 3 см от поверхности, ближайший к животному солнечный участок поверхности грунта, а также ближайший участок поверхности грунта в тени. Исходя из дополнительных наблюдений за поведением вида, круглоголовки практически не используют для терморегуляции единственный встречающийся в этом типе биотопа кустарник – карагану, в связи с чем температура почвы в тени измерялась под куртинами злаковых трав. Как правило, это дерновинные злаки *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa* и *Festuca valesiaca*, которые являются доминирующими в данном растительном сообществе [8]. Кроме того, записывалось точное время поимки, определялся пол животного, а также отмечалась степень облачности, сила и направление ветра, осадки. Всего было зарегистрировано 67 встреч пестрых круглоголовков. У всех экземпляров измерены ректальные температуры. Выборка включает в себя самцов, самок, а также особей генерации прошлого года, у которых достоверно пол определить не удалось.

Параллельно, велись наблюдения за погодными условиями на метеоплощадке, где отмечались те же температурные показатели, что и при поимке животного, а кроме того, температуры норы на глубине 10–15 см. Замеры производились каждые три часа в течение суток.

Все температуры измерялись при помощи электронного термометра, который представляет из себя термисторный датчик, подключенный к цифровому мультиметру, с предварительной градуировкой его показаний по портативному электротермометру Checktemp с цифровой индикацией и разрешением 0,1°C.

Вся специфическая терминология дается в соответствии с работами В.А. Черлина и И.В. Музыченко [34], S.D. Bradshaw [41], B.W. Witz [52], T. Kohlsdorf, C.A. Navas [48], Y.L. Werner et al. [51] и И.В. Черлина [31]. Вычисления выполнялись при помощи программы Excel по общепринятым статистическим методикам [7, 12].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Формы поведения в течение суточного цикла и их температурные границы. Формы поведения, отражающие реакцию рептилий на термальный фактор, который является определяющим в жизнедеятельности эктотермов, протекают в определенном диапазоне температур тела, в определенной последовательности, а также при вполне оп-

ределенных условиях среды и в основном зависят от этих условий, а не от времени суток [31]. Особенно наглядно это проявляется в нестабильных, резко меняющихся климатических условиях Центральной Азии. На учетном маршруте достаточно трудно, напрямую визуально, идентифицировать ту или иную форму поведения, но это можно сделать, сравнив температуры окружающей среды, под воздействием которых находится в данный момент ящерица с температурой тела, соотнеся эти данные со временем суток. Всего у пестрой круглоголовки мы выделяем шесть форм поведения в течение суточного цикла. Пять из них реализуются в течение активного периода, т.е. периода, противоположного ночному сну, и связаны в основном с температурными условиями среды: это первичное нагревание, комплексное поведение, остывание, вторичное комплексное поведение, вторичное нагревание. Шестая форма является собственно ночным сном. Формы поведения, связанные с температурными условиями, даны в соответствии с предложенными В.А. Черлиным [27, 32] и В.А. Черлиным и И.В. Музыченко [33], с некоторыми изменениями. Некоторые из форм могут выпадать из этого ряда (например, остывание), однако их последовательность не меняется. Границы между формами, нами проводятся на основании того, на что в данный момент ящерица тратит большую часть своего времени. Если температура тела выше или равна одной из окружающих температур (максимальной), очевидно, что это форма поведения **нагревание**. Ящерица старается максимально аккумулировать тепловую энергию из окружающей среды, в связи с чем проявляет ряд специфических форм поведения: занимает наиболее прогреваемые солнечные участки почвы, увеличивает относительную площадь своего тела, расплющивая его, располагает тело так, чтобы ось его была перпендикулярно солнечным лучам, старается занять сухие участки песка. В большинстве случаев (61%) в наших наблюдениях температура тела круглоголовков была выше всех температур среды на 0,2–12,8°C. Этот факт говорит о том, что животные успешно аккумулируют тепловую энергию солнца и ее отраженную часть, используя различные поведенческие механизмы в резко меняющихся и нестабильных погодных условиях. Кроме того, успешности аккумуляции тепловой энергии, способствуют и относительные высоты, на которых обитает данный подвид – 700–800 м н.у.м. Если температура тела значительно ниже одной из внешних температур, но выше остальных, либо занимает какое-либо промежуточное положение между разными вариантами, это форма **комплексного поведения**. В этой форме в основном реализуются различные поведенческие реакции: питание, коммуникация с особями своего вида, поиск половых партнеров и т.д. Однако, в связи с тем, что абсолютно опти-

мальные температуры в природе встречаются редко, ящерица, умело лавируя между более высокими и более низкими температурами, поддерживает необходимый оптимум температуры тела. Таким образом, терморегуляционное поведение «вкраплено» во все частные формы поведения и отдельно не вычлняется. В то же время, в этой форме поведения оно не является основным, и не занимает большую часть времени. Термин, предлагаемый для данной формы, отличается от предложенного В.А. Черлиным и И.В. Музыченко [31, 32, 34], так как, по нашему мнению, характеризует ее более точно и понятно. **Остывание** – форма, при которой температуры воздуха и все показатели температуры грунта на поверхности выше оптимума температуры тела и таким образом ящерица большую часть своего времени охлаждается, главным образом за счет температуры норы. При этой форме, температура тела ниже либо равна одной из температур среды (минимальной). Далее, на непродолжительный период снова наступает форма **комплексного поведения (вторично-го)**. **Вторичное нагревание** – форма поведения, которая идет за комплексным поведением. Проявляется в вечернее время, перед ночным сном. В этой форме температура тела рептилии приближается либо равна максимальному значению температуры окружающей среды, так как она пытается максимально нагреться перед ночным сном.

Следует отметить, что хотя в целом соотношение температур тела и среды отражает формы поведения ящерицы, каждую варианту следует анализировать индивидуально (особенно в условиях малых выборок), учитывая конкретные условия ее получения, так как в некоторых случаях, форма поведения может не соответствовать соотношению температур в комплексе температура тела – температуры среды. Например, при малых выборках на общей картине может существенно сказаться индивидуальная активность. Так, по нашим наблюдениям, отдельные особи в какие-то дни могут быть не активны, или выходить на поверхность не в утренние часы, а в середине дня, вне зависимости от погодных условий. В случае обнаружения такого экземпляра и измерения температуры его тела, она может оказаться ниже, либо занимать промежуточное положение между температурными вариантами среды, что в случае формального подхода предполагает, что животное находится в фазе остывания или комплексного поведения. Однако, при анализе измерений, и учета данных по всей выборке, будет очевидно, что это не так.

На предлагаемом типе графика (рис. 1) могут быть наглядно отражены формы нагревания, комплексного поведения и остывания, однако в связи с отсутствием временной компоненты, формы первичного и вторичного комплексного поведения, а также формы первичного и вторичного на-

гревания, не разделяются. Введение же временной компоненты, которая, казалось бы, могла решить эту проблему, в силу вариабельности климатических условий в разные дни, ведет к смешению данных и потере наглядности. За основу графического изображения результатов была взята схема, предложенная в работе S.D. Bradshaw [42].

Температурные пределы среды для каждой из форм поведения определялись следующим образом: минимальная температура формы поведения нагревание является минимальной температурой среды, при которой активен данный вид (в соответствии с принципом указанным ниже), максимальная – максимальная из всех температур, зафиксированных для данной формы поведения. Минимальная температура среды комплексного поведения – минимальная из всех максимальных температур каждого варианта. Максимальная температура среды комплексного поведения в нашем случае не отмечена, но теоретически это максимальная из всех минимальных температур в каждом комплексе измерений для данной формы поведения. Минимальной температурой среды для формы поведения остывание будет минимальная температура из всех зарегистрированных для данной формы. Верхняя температурная граница – максимальная из всех минимальных температур среды в каждом комплексе измерений. Температурные границы вторичного комплексного поведения и вторичного нагревания выделяются по аналогии с первичным комплексным поведением и первичным нагреванием соответственно.

Таким образом, в июле месяце, на исследованной территории, у пестрой круглоголовки мы выделяем следующие основные формы поведения: нагревание, комплексное поведение и вторичное нагревание. Форма остывания, и соответственно форма вторичного комплексного поведения в этом году не выделяются, что связано с холодным летом и соответственно отсутствием высоких температур, в норме характерных для данной местности в это время года, которые инициируют их проявление. Температурные границы для каждой из форм, установленные на основании вышеизложенных принципов, представлены в табл. 1. Соответствующие этим формам температуры среды, представлены в табл. 2. Температуры тела во время ночного сна, брались равными температурам норы во время ночного сна, то есть, в тот временной интервал, когда ящерицы на поверхности обнаружены не были. В тоже время, нельзя полностью исключать того, что какая-то часть популяции остается в ночное время на поверхности. В связи с этим в табл. 2 мы приводим и другие температурные характеристики среды.

Таблица 1. Температурные границы форм поведения у пестрой круглоголовки в течение

суток в июле

Форма поведения	Диапазон температур тела
Нагревание	25,8–37,7
Комплексное поведение	36–38,8
Вторичное нагревание	23,4–37,3
Ночной сон	13,5–22

Температуры тела и среды. Мы рассматриваем два основных статистических параметра, принятых в русскоязычной и иностранной литературе [10, 35, 42, 43, 47, 48, 52, 53 и др.) и используемых для термоэкологических (и термофизиологических) характеристик температур среды и связанных с ними температур тела животных: это значения моды и средние величины (табл. 3). Данные характеристики отражают температуры,

при которых встречено наибольшее количество особей на поверхности (Mo) – предпочитаемые температуры, либо среднее значение всех зарегистрированных температур. Кроме того, мы приводим минимальные – максимальные значения.

Мода по температуре тела определялась нами путем разбивки всех зарегистрированных ректальных температур на температурные классы с диапазоном 1°C (рис. 2). Мода температур среды также определялась путем разбивки зарегистрированных температур на температурные классы с диапазоном 1°C, однако в данном случае это значение отражает наибольшее количество встреченных особей при данной температуре тела на 1 км маршрута (рис. 3).

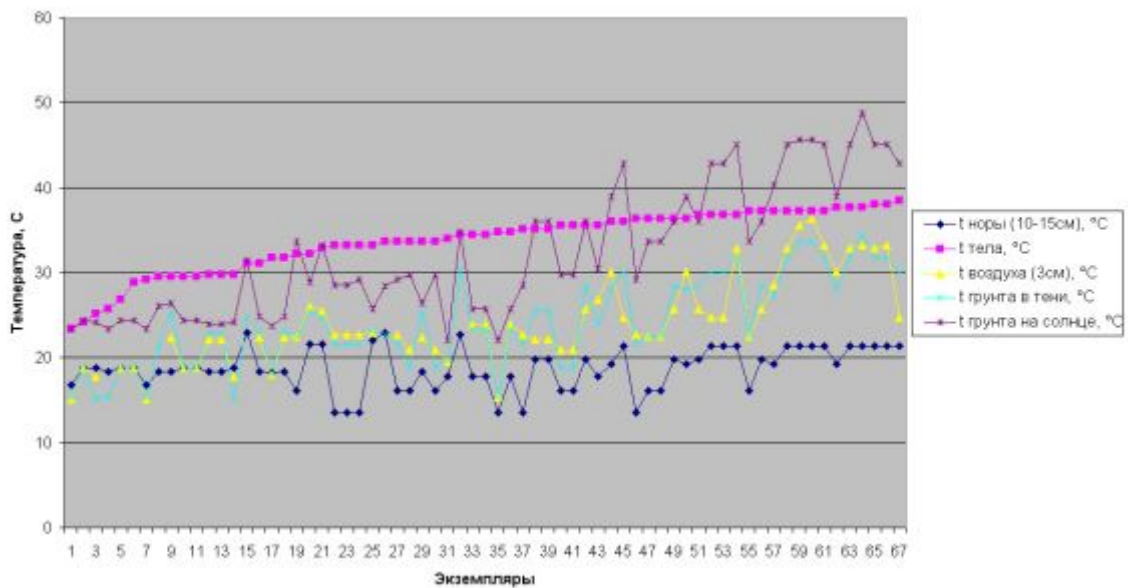


Рис. 1. Соотношение температур среды и температур тела у пестрой круглоголовки во время периода активности

Таблица 2. Температурные границы различных параметров среды, соответствующие суточным формам поведения

Форма поведения	Температурный диапазон (°C)			
	Воздух в 3 см от поверхности	Поверхность грунта в тени	Поверхность грунт на солнце	Общая*
Нагревание	15,3–30,1	15,5–28,1	22–38,9	22–38,9
Комплексное поведение	24,7–36,4	27,2–33,7	38,9–48,8	38,9–...**
Вторичное нагревание	15,1–26,1	15,1–28,4	23,4–36,0	23,4–36,0
Ночной сон	7,4–23,4	6,4–22,9	13,5–22,0	7,4–23,4

*Температура норы не учитывается, за исключением формы поведения ночной сон.

**Температурный предел для формы комплексного поведения за период наблюдения достигнут не был, так как хотя бы одна из температур среды была ниже температуры тела на момент измерения.

Средняя температура тела пестрой круглоголовки составила $33,7 \pm 0,44$ (M±m) градуса, в то время как мода – 36; 37°. Термоэкологический минимум и максимум температуры тела пестрой круглоголовки за период наблюдений составил соответственно 23,4 и 38,5°C. Если сравнить значения моды температуры тела с температурами

характеризующими формы поведения, видно, что значение моды совпадает со значением температуры, характеризующей форму комплексного поведения. Этот факт может быть объяснен тем, что именно в этой форме животные осуществляют наиболее полный набор различных частных форм поведения, в связи с чем активность их выше и

они чаще попадают на глаза исследователю. Кроме того, именно при температурах среды и других погодных условиях, позволяющих животным реализовывать комплексную форму поведения, наибольшее их количество находится на поверхности. Таким образом, в нашем случае, предпочитаемые температуры в данных экологических условиях, выраженные через значение моды совпадает с формой комплексного поведения – реальным термофизиологическим оптимумом вида, в том его понимании, что именно при этих температурах стабилизируются скорости многих физиологических процессов, реализуется наибольший спектр различных частных форм поведения и протекают они наиболее успешно [32]. Однако такого совпадения может и не быть.

В то же время, поскольку мода может учитывать совершенно случайные значения, применять ее следует с учетом условий получения конкретной выборки. Вероятно, что в некоторых случаях, этот показатель не применим.

Значение средней температуры представляет собой величину, которая является не реальным, а

относительным показателем предпочитаемых температур, так как усредняет все температуры, зафиксированные у найденных на поверхности особей. Эта величина может быть ближе или дальше от реального значения этого показателя, в зависимости от степени физиологической пластичности вида или других факторов, отклоняющих распределение признаков от нормального. В то же время, данная величина является важной статистической характеристикой, которую можно использовать при сравнении разных видов, подвидов и др., используя различные методы статистики. Кроме того, она широко распространена как в русскоязычной, так и в зарубежной литературе, в связи с чем, ее целесообразно приводить вместе с модой.

На графике (рис. 3), отражена зависимость активности от температуры (т.е. количество встреченных особей на 1 км маршрута), от ряда показателей температур среды: температура грунта в тени, на солнце и температура воздуха в трех сантиметрах от поверхности почвы.

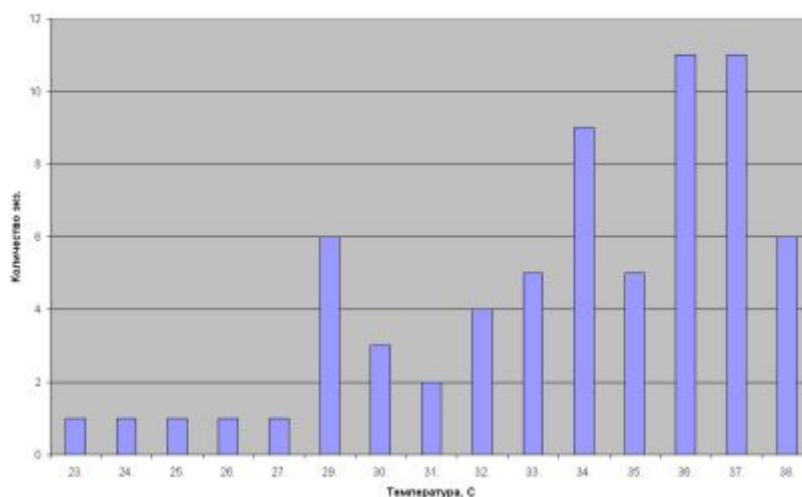


Рис. 2. Зависимость количества встреченных особей от температуры тела у пестрой круглоголовки

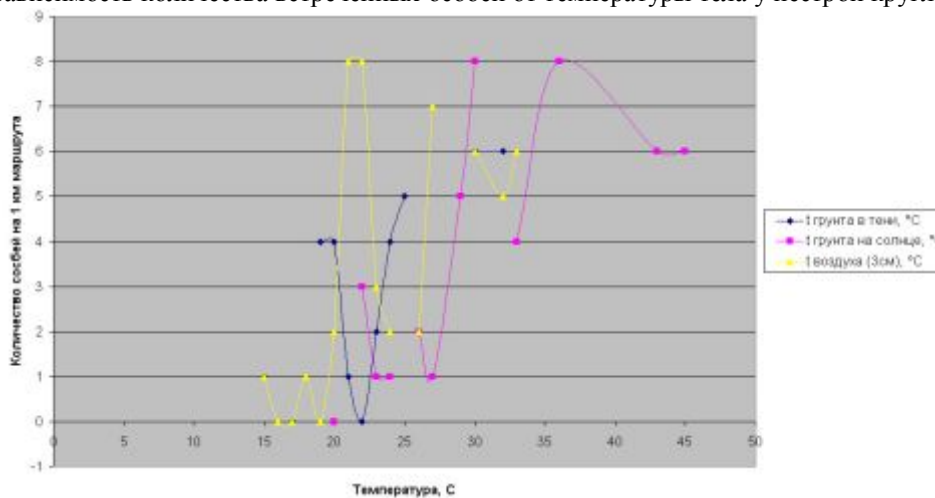


Рис. 3. Зависимость количества встреченных особей на 1 км маршрута от различных температурных параметров среды у пестрой круглоголовки

Значения моды и средних величин температур среды, также будут отличаться, по аналогии с температурами тела. При определении минимальных и максимальных температур среды мы рассматриваем весь комплекс основных температур, зарегистрированных в микробиотопе в данный момент времени, так как ящерица может потенциально находиться под воздействием любой из них. Таким образом, минимальной температурой среды, зафиксированной при встрече животного, будет максимальная из этого комплекса температур, а максимальной – минимальная. Далее все минимальные и максимальные температуры ранжируются в порядке возрастания. Из полученного ряда минимальных температур наименьшее значение будет термоэкологическим минимумом среды, а наибольшее значение из ряда максимальных температур – термоэкологическим максимумом. В нашем случае минимальной температурой среды будет $22,0^{\circ}\text{C}$ (грунт на солнце), а максимальной – $33,7$ (грунт в тени). Очевидно, что максимальная температура далека от термо-

физиологического оптимума, который совпадает с фазой комплексного поведения.

В силу вышесказанного, минимальные и максимальные температуры отдельных параметров среды, оторванных друг от друга, являются малоинформативными для характеристики температурной активности вида.

Если сравнить среднее значение температуры тела пестрой круглоголовки ($33,7\pm 0,44$) с данными полученными Н.А. Литвиновым [15] по близкородственному виду – круглоголовке-вертихвостке *Phrynocephalus guttatus* Gmelin, 1789 – и ушастой круглоголовке *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776) из Нижнего Поволжья, средние температуры тела которых соответственно равны $32,0\pm 0,81$ и $31,4\pm 1,90$ видно, что хотя для всех трех видов они схожи, средняя температура тела пестрой круглоголовки, несколько выше температуры двух других видов. К сожалению, автор не приводит значения выборки, в связи с чем установить уровень достоверности этих отличий не представляется возможным.

Таблица 3. Температура тела пестрой круглоголовки и температуры среды во время активного состояния (n=67)

Параметр	$M\pm m$	min-max	Mo
Температура тела	$33,7\pm 0,44$	23,4–38,5	36; 37
Температура грунта в тени	$24,1\pm 0,64$	15,1–34,5	30; 32
Температура грунта на солнце	$32,2\pm 0,95$	22–45,7	30; 36
Температура воздуха в 3 см от поверхности	$24,2\pm 0,63$	15,1–36,4	21; 22

Таблица 4. Межполовое сравнение средних арифметических температур воздуха, грунта в тени, на солнце и температуру тела по критерию Стьюдента

Пол	Температурные показатели							
	Температура тела		Воздух (3см)		Поверхность грунта в тени		Поверхность грунт на солнце	
	$M\pm m$	t	$M\pm m$	t	$M\pm m$	t	$M\pm m$	t
Самцы (n=29)	$34,1\pm 0,72$	0,18	$24,1\pm 0,94$	0,06	$24,7\pm 0,97$	0,39	$33,0\pm 1,49$	0,55
Самки (n=26)	$34,2\pm 0,54$		$24,2\pm 1,09$		$24,1\pm 1,02$		$31,9\pm 1,48$	

Для того чтобы выбрать критерий, который позволит исследовать различия между самцами и самками пестрой круглоголовки по различным температурным характеристикам, была проведена проверка соответствия эмпирического распределения нормальному закону, используя показатели асимметрии и эксцесса. Все коэффициенты асимметрии и эксцесса по критерию Стьюдента значимо от нуля не отличаются (для уровня значимости $\alpha=0,05$), что подтверждает нормальное распределение признаков в выборках. Исключением является коэффициент асимметрии для выборки самцов по температуре тела, который значимо отличается от нуля. В данном случае наблюдается отрицательная (левосторонняя) асимметрия, которая связана с тем, что температуры тела, в силу специфических климатических условий в этом сезоне практически никогда не превышали термофизиологический оптимум вида. Однако рас-

пределение в целом близко к нормальному. При сравнении выборочных дисперсий по F-критерию Фишера показало, что при уровне значимости $\alpha=0,05$, они также достоверно не отличаются ни по одному из параметров. Таким образом, для вышеуказанных целей нами был выбран параметрический t-критерий Стьюдента.

При сравнении среднеарифметических температур тела, воздуха, грунта в тени и грунта на солнце самцов и самок пестрой круглоголовки при помощи t-критерия Стьюдента для уровня значимости $\alpha=0,05$, статистически достоверных различий между полами ни по одному из параметров получено не было. Таким образом, нулевая гипотеза сохраняется. Следовательно, различия между самцами и самками ни по одной из температурных характеристик не подтверждаются. Этот факт можно объяснить тем, что самки уже сделали кладки и, соответственно, не нужда-

ются в более высоких температурах чем самцы. Интересно, что у номинативного подвида *Phrynoscephalus versicolor versicolor* Strauch, 1876 из популяции в Заалтайской Гоби, температуры тела самцов несколько выше температур тела самок [2]. Однако, как отмечают сами авторы, различия не достигают уровня существенных.

Соотношение температур тела и внешних температур. В силу того, что рептилии являются эктотермами, внешние температуры оказывают существенное влияние на температуру их тела. Поскольку коэффициенты асимметрии и эксцесса (при $\alpha=0,05$), значимо от 0 не отличаются, за исключением коэффициента асимметрии выборки температур тела, причины чего были объяснены выше, распределение вариантов в выборках в целом близко к нормальному. При помощи критерия линейности Блекмана было установлено, что связь между переменными является нелинейной. Таким образом, в качестве показателя измерения зависимости температур тела от различных температур окружающей среды был выбран параметрический показатель корреляционного отношения η . Коэффициенты корреляционного отношения температур тела пестрой круглоголовки по различным температурам среды следующие: воздух $0,93\pm 0,009$, грунт в тени $0,84\pm 0,037$, грунт на солнце $0,94\pm 0,013$. Полученные значения t -критерия Стьюдента 106,33, 22,73 и 69,92 соответственно, превышают порог даже для уровня значимости $\alpha=0,001$. Коэффициенты детерминации r составили соответственно 0,87, 0,70 и 0,89. Из приведенных данных видно, что связь температуры тела пестрой круглоголовки с температурами окружающей среды, во всех трех случаях является сильной ($r\geq 0,70$). Наиболее сильная связь температур тела круглоголовки наблюдается с температурой грунта на солнце, а наименее – с температурой грунта в тени. Такая ситуация также объясняется тем, что ни температуры грунта в тени ни температуры воздуха не достигали оптимума температуры тела, в связи с чем основное влияние на температуру тела, по сравнению с другими температурными факторами среды, оказывала именно температура грунта на солнце.

Суточная активность. В ясный солнечный день первые особи на поверхности были отмечены в 8 час. 00 мин., при температуре среды 22°C , а последние в 20 час. 30 мин., при температуре среды $23,4^\circ\text{C}$, за час до захода солнца. Это практически соответствует данным, которые приводит Н.Н. Щербак [37] для этого же подвида и Л.Я. Боркин и Д.В. Семенов [2] для номинативного подвида из Заалтайской Гоби. Однако круглоголовки номинативного подвида уходят с поверхности несколько позже, судя по времени – 21 час. 27 мин. – вместе с заходом солнца и при гораздо более высоких температурах воздуха (34°C) и грунта (33°C). Вероятно, в данном случае лимитирующим фактором был конец светового дня,

тогда как в нашем – температурные условия среды. В связи с тем, что даже в ясные солнечные дни крайних высоких температур для этой местности не отмечалось, активность была однопиковой. В большинстве же случаев, в связи с постоянно меняющимися условиями среды, активность имеет многопиковый характер.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В июле, в течение суточного периода активности, у пестрой круглоголовки выделяются следующие формы поведения: нагревание, комплексное поведение и вторичное нагревание. Форма поведения остывание и соответственно вторичное комплексное поведение не наблюдались в связи с тем, что температуры окружающей среды не достигали величин, которые их инициируют. Для каждой из форм приводятся диапазоны температур тела и среды.

2. Термоэкологический минимум и максимум температуры тела пестрой круглоголовки за период наблюдений составили соответственно $23,4$ и $38,5^\circ\text{C}$. Предпочитаемые температуры, выраженные через значения моды – $36; 37^\circ\text{C}$, средняя величина – $33,7\pm 0,44$. Разница между модой и средним значением объясняется некоторым отличием распределения значений признака от нормального. Наблюдается левосторонняя асимметрия, поскольку сложившиеся погодные условия не позволяли превысить термофизиологический оптимум вида.

Средние температуры самцов и самок по критерию Стьюдента для уровня значимости $\alpha=0,05$ ни по одному из критериев достоверно не отличаются. Минимальная температуры среды во время активного состояния – $22,0^\circ\text{C}$ (грунт на солнце); максимальная – $33,7^\circ\text{C}$ (грунт в тени). Минимальная температура среды, по-видимому, близка к термофизиологическому минимуму, тогда как максимальная – термофизиологическим максимумом не является.

3. Связь температуры тела со всеми тремя температурными характеристиками среды характеризуется как сильная. Наиболее сильная связь температуры тела наблюдается с температурой грунта на солнце ($r=0,89$), а наименее сильная – с температурой грунта в тени ($r=0,70$).

4. В 61% случаев температура тела круглоголовки превышала максимальную температуру окружающей среды, что с одной стороны говорит о том, что температуры окружающей среды в период исследования были, как правило, ниже термофизиологического оптимума вида, а с другой – о развитости поведенческих механизмов, направленных на повышение температуры тела.

5. В ясный солнечный день в июле круглоголовки активны с 8 час. 00 мин. до 20 час. 30 мин., то есть почти до заката, однако этот диапазон

может значительно сокращаться в той или иной степени, в зависимости от конкретных погодных условий в день наблюдения.

б. При описании отношения пресмыкающихся к температуре, целесообразно приводить вместе оба статистических показателя: моду и среднюю величину, так как первая из них, при условии корректно собранных данных, будет отражать реальное значение предпочитаемых температур вида, а в некоторых случаях и его термофизиологический оптимум, а вторая позволит сделать статистически обоснованный анализ данных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность Р. Кужугету (ТИКОПР СО РАН) и С.Р. Поповой, за помощь в организации экспедиции. Также автор благодарит Н.А. Литвинова (ПГПУ) за ценные критические замечания и предоставленное оборудование.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев И.Ф. К экологии рептилий района Кызыл-Орда // Учен. зап. Сер. биол. наук. 1948. Вып. I. Черновицкий гос. ун-т. С. 94-106.
2. Боркин Л.Я., Семенов Д.В. Температурная и суточная активность пестрой круглоголовки (Reptilia, Agamidae) в Заалтайской Гоби // Зоол. журн. 1986. Т. LXV, вып. 11. С. 68-75.
3. Боркин Л.Я., Черлин В.А., Басарукин А.М., Маймин М.Ю. Термобиология дальневосточного сцинка (*Eumeces latiscutatus*) на острове Кунашир, Южные Курильские острова // Современная герпетология. 2005. Т. 3/4. С. 5-28.
4. Ганицук С.В., Литвинов Н.А. Сравнительная характеристика температуры тела рептилий Предуралья и Среднего Поволжья // Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья. Казань, 2002. С. 128-129.
5. Гражданкин А.В. Реакция рептилий аридных территорий на высокие температуры и инсоляцию // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 4. С. 552-561.
6. Громов А.А. Температура тела ящериц в северных Каракумах // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. 1981. С. 43-44.
7. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 304 с.
8. Королюк А.В. Псаммофитные сообщества кластера Цугээр-Элс // Тр. гос. природного биосферного заповедника Убсунурская котловина. Вып. 1. Красноярск, 2009. С. 127-133.
9. Коросов А.В. Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Тольятти, 2006. Вып. 9. С. 88-108.
10. Коросов А.В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) // Современная герпетология. 2008. Т. 8, вып. 2. С. 118-136.
11. Котенко Т.И. Термобиология // Разноцветная ящурка. Киев. Наукова думка, 1993. С. 120-140.
12. Лакин Г.Ф. Биометрия: уч. пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд. М.: Высшая школа, 1990. С. 22-23.
13. Либерман С.С., Покровская Н.В. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоол. журн. 1943. Т. 22, вып. 2. С. 247-256.
14. Литвинов Н.А. Термобиологические исследования // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004. С. 109-146.
15. Литвинов Н.А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 1. С. 62-74.
16. Литвинов Н.А., Ганицук С.В. Термобиология змей Волжско-Камского края // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. Тольятти, 2003. С. 50-53.
17. Литвинов Н.А., Ганицук С.В., Термоадаптации рептилий Волжского бассейна // Изв. Самар. НЦ РАН. 2010. Т. 12, № 1. С. 133-137.
18. Морев Б.Ю. Предпочитаемые температуры среды и поведение ящериц в пустыне // Температурная компенсация и поведенческий гомеостазис. Л.: Наука, 1980. С. 101-105.
19. Соколов В.Е., Сухов В.П., Чернышов Ю.М. Радиотелеметрическое исследование суточных колебаний температуры тела серого варана – *Varanus griseus* // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 9. С. 1349.
20. Сергеев А.М. Температура тела пресмыкающихся в естественных условиях // Докл. АН СССР. 1939. Т. 22, № 1. С. 49-52.
21. Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий. Статья первая. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных // Изв. науч. ин-та им. П.Ф. Лесгафта. 1934. Т. 17-18, вып. 5. С. 313-372.
22. Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоол. журн. 1944. Т. XXIII, вып. 5. С. 250-255.
23. Стрельников И.Д. О терморегуляции у современных и вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий // Тр. II сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Москва. 1959. С. 129-144.
24. Хилков Т.Н., Коросов А.В. Термопреферентное поведение обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) // Вопросы популяционной биологии. Тр. ПетрГУ. Сер. биол. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. Вып. 2. С. 127-132.
25. Хозацкий Л.И. Температура поверхности тела некоторых земноводных и пресмыкающихся // Вестн. Ленингр. ун-та. 1959. №21. С. 92-105.
26. Хозацкий Л.И., Масленникова Л.С. Терморегуляция у мягкотелых черепах // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 271-272.
27. Черлин В. А. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Журн. общ. биологии. 1983. Т. XLIV, № 6. С. 753-764.
28. Черлин В.А. К термобиологии серого геккона, полосатой ящурки и степной агамы в восточных Каракумах // Изв. АН Туркм. ССР. 1988. Вып. 5. С. 35-43.
29. Черлин В.А. Состояние и эволюция терморегуляции у пресмыкающихся // Вопросы герпетологии. Киев: Наукова думка, 1989. С. 278-280.
30. Черлин В.А. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // Успехи современной биологии. 1990. Т. 109, вып. 3. С. 440-452.
31. Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований. СПб., 2010. 124 с.
32. Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общая концепция. СПб., 2012. 362 с.
33. Черлин В.А. Музыченко И.В. Термобиология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynoscephalus muniticeps*) и песчаной (*Ph. interscopularis*) куруглоловок летом в Восточных Каракумах // Зоол. журн. 1983. Т. LXII, вып. 6. С. 897-908.

34. Черлин В.А., Музыченко И.В. Использование нор в терморегуляции рептилий // Прикладная этология. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 3. М.: Наука, 1983. С. 172-174.
35. Черлин В.А., Музыченко И.В. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц // Зоол. журн. 1988. Т. LXVII, вып. 3. С. 406-416.
36. Черлин В.А., Чикин Ю.А. К термобиологии ящериц горных районов Узбекистана // Герпетологические исследования. 1991. Вып. 1. С. 119-129.
37. Шербак Н. Н. Ящурки Палеарктики // Киев: Наукова думка, 1974. 273 с.
38. Angilletta J.M., Niewiarowski P.H., Navas S.A. The evolution of thermal physiology in ectotherms // Journal of Thermal Biology. 2002. V. 27. P. 249-268.
39. Avery R.A. Field studies of body temperatures and thermoregulation // Biology of the Reptilia. Vol. 12, Physiology C, Physiological Ecology. New York: Academic Press, 1982. P. 93-166.
40. Bartholomew G.A. Physiological control of body temperature // Biology of the Reptilia. V. 12, Physiology C, Physiological Ecology. New York: Academic Press, 1982. P. 167-213.
41. Bennett A.F. The Thermal dependence of lizard behavior // Anim. Behav. 1980. V. 28. P. 752-762.
42. Bradshaw S.D. Ecophysiology of Desert Reptiles. Sydney: Acad. Press, 1986. 324 p.
43. Brattstrom B.H. Body Temperatures of Reptiles // American Midland Naturalist. 1965. V. 73, № 2. P. 376-422.
44. Cowles R.B., Bogert C.M. A preliminary study of the thermal requirements of the desert reptiles // Bulletin of the American museum of natural history. 1944. V. 83. P. 265-296.
45. Huey R. B. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles // Biology of the Reptilia, V. 12, Physiology C, Physiological Ecology. New York: Academic Press, 1982. P. 25-74.
46. Huey R.B., Slatkin M. Coast and Benefites of Lizard Thermoregulation // The Quarterly Review of Biology. 1976. V. 51, № 3. P. 363-384.
47. Litvinov N., Bakiev A., Mebert K. Thermobiology and Microclimate of the Dice Snake at its Northern Range Limit in Russia // Mertensiella. 2011. № 18. P. 330-335.
48. Pearson D., Shine R., Williams A. Thermal biology of large snakes in cool climates: a radio-telemetric study of carpet pythons (*Morelia spilota imbricate*) in south-western Australia // Journal of Thermal Biology. 2003. V. 28. P. 117-131.
49. Kohlsdorf T., Navas C.A. Ecological constraints on the evolutionary association between field and preferred temperatures in Tropicurinae lizards // Evol. Ecol. 2006. V. 20. P. 549-564.
50. Seebacher F., Franklin C.E. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review // J. Comp. Physiol.: B. 2005. V. 175. P. 533-541.
51. The Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission). Glossary of terms for thermal physiology // Journal of Thermal Biology. 2003. V. 28. P. 75-106.
52. Werner Y.L., Takahashi H., Mautz W.J., Ota H. Behavior of the terrestrial nocturnal lizards *Goniurosaurus kuroiwa* and *Eublepharis macularius* (Reptilia: Eublepharidae) in a thigmothermal gradient // Journal of Thermal Biology. 2005. V. 30. P. 247-254.
53. Witz B.W. Aspects of the thermal biology of the six-lined racerunner, *Cnemidophorus sexlineatus* (Squamata: Teiidae) in West-Central Florida // Journal of Thermal Biology. 2001. V. 26. P. 529-535.

THE THERMAL BIOLOGY OF THE *PHRYNOCEPHALUS VERSICOLOR KULAGINI* BEDRIAGA, 1909 (SQUAMATA: AGAMIDAE) ON THE NORTHERN BORDER DISTRIBUTION RANGE OF THE SPECIES IN TUVA REPUBLIC

© 2013 I.I. Kropachev

Tula Regional Exotarium, Tula

The influence of different temperature characteristics of the environment during the summer season on various aspects of vital activity of *Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedriaga, 1909, was studied. In July three main patterns of behavior in active period were observed: basking (25,8–37,7°C), complex behavior (36–38,8°C) and secondary basking (23,4–37,3°C). The mean body temperature was 33,7±0,44°C. The preferred temperatures expressed via the value of mode are 36; 37°C. The thermoecological minimum and maximum of body temperatures during the period of observations were 23,4–38,5°C, of the environment temperatures – 22,0–33,7°C. The relationship of body temperature with all three temperature characteristics of the environment is characterized as being strong. The greatest dependence of body temperature is observed on the substrate temperature on the sun ($r=0,89$), and the lowest dependence – on the substrate temperature in the shadow ($r=0,70$). All mean arithmetic indices of males and females are compared. Besides, possibilities of using of such for temperature characteristics of reptiles are discussed in the article.

Key words: *Phrynocephalus versicolor kulagini*, thermal biology, form of behavior, mean body temperature, preferred body temperature temperatures, thermoecological minimum, thermoecological maximum.