

Оренбургский государственный педагогический университет,
Зоологический институт РАН, Институт зоологии КН МОН Республики Казахстан,
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Министерство образования Оренбургской области,
Институт экологии растений и животных УрО РАН, Уфимский институт биологии РАН,
Институт ботаники и зоологии Академии наук Республики Узбекистан,
Национальный университет Узбекистана имени Мирзо Улугбека,
Министерство природных ресурсов, экологии и имущественных отношений
Оренбургской области, ФГБУ «Заповедники Оренбуржья»,
Мензбировское орнитологическое общество, Териологическое общество при РАН,
Герпетологическое общество им. А.М. Никольского при РАН,
Ассоциация сохранения биоразнообразия Казахстана,
Общество охраны птиц Узбекистана, Союз охраны птиц России,
Союз охраны птиц Казахстана

ПРОСТРАНСТВЕННО- ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА БИОТЫ И ЭКОСИСТЕМ АРАЛО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА

*Материалы II Международной конференции,
посвящённой памяти выдающегося натуралиста
и путешественника
Николая Алексеевича Зарудного*

г. Оренбург, 09–13 октября 2017 г.

ТЕРМОБИОЛОГИЯ И МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ РЕПТИЛИЙ ПРИКАСПИЙСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Н. А. Литвинов, С.В. Ганщук, Н.А. Четанов

Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, г. Пермь, Россия
Ganshchuk@mail.ru

И.С. Даревский (1967), отмечая важность решения проблем в герпетологии, связанных с динамикой численности, миграциями, сигнальным поведением, ростом, остановился на необходимости дальнейшего изучения температуры тела рептилий и механизмов их экологической терморегуляции. В соответствии с изменениями внешней температуры, температура тела рептилий изменяется по сезонам, хотя и в меньшей степени, поскольку для её стабилизации рептилии используют механизмы физиологической и поведенческой терморегуляции. Они активно выбирают необходимые им микроклиматические условия, оказываясь, по сути, в нужное время в нужном месте, являясь, тем самым, хотя и пойкилотермными организмами, но с хорошо развитыми элементами терморегуляции. Таким образом, температура их тела не случайна, а вполне закономерна (Avery, 1982; Литвинов, 2008).

Материал и методика

Исследования проводились в Красноярском и Харабалинском административных районах Астраханской области в 2003-2012 гг. Термобиология в разной степени подробности изучена у девяти видов рептилий: пискливый геккончик *Alsophylax pipiens* (Pallas, 1814), круглоголовка-вертихвостка *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789), ушастая круглоголовка *P. mystaceus* (Pallas, 1776), разноцветная ящурка *Eremias arguta* (Pallas, 1773), пряткая ящерица *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, песчаный удавчик *Eryx miliaris* (Pallas, 1773), каспийский полоз *Coluber caspius* Gmelin, 1779, узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773), степная гадюка *Vipera renardi* (Christoph, 1861).

Температура тела животных измерялась термисторными датчиками МТ-54. Долговременная регистрация внешней температуры осуществлялась логгерами iBDL. Бесконтактное измерение температуры обеспечивал лазерный пирометр Raytek MiniTemp. Ультрафиолетовое излучение и освещённость с последующим пересчётом в единицы удельной мощности ($Вт/м^2$) – прибором ТКА-01/3. Удельная мощность тепловых потоков измерялась регистратором ИПП-2МК. Относительная влажность – прибором ИВТМ-7М.

Поясним сокращения, используемые нами в таблицах и тексте. **TTR** (tolerated temperature range) или допустимый диапазон температур – минимальные и максимальные значения, хотя бы раз зарегистрированные в течение сезона активности. Термопреферендум - интервал предпочитаемых видом (популяцией) температур, на который приходится не менее 50% регистраций. Эти термины взяты из списка основных температурных показателей (Glossary of terms for Thermal Physiology, 2003). Отношение температуры тела к внешней температуре можно выразить через индекс термоадаптации (**It**) (Литвинов, 2008). Его числовое значение больше единицы говорит об адаптированности рептилий к обитанию в условиях относительно низкой температуры, а значение меньше единицы – о способности поддерживать температуру тела ниже высокой внешней температуры.

Следует учитывать, что максимальная температура тела у пресмыкающегося с ночной активностью, например у пискливого геккончика, регистрируется днем во время пребывания его в укрытии.

Результаты и обсуждение

Температура тела. Наибольшее среднеарифметическое значение температуры тела весной отмечено у ушастой круглоголовки, наименьшее – у степной гадюки (табл. 1), что объяснимо микроклиматическими особенностями их стадий. У пискливого геккончика

температура тела в активном состоянии ниже, чем дневная, когда он находится в укрытиях. Это, видимо, характерно всем рептилиям с ночной активностью.

Обращает на себя внимание большая широта допустимого диапазона температур весной, чем летом или осенью. Например, у круглоголовки-вертихвостки весной этот диапазон равен 19.4° в июле – 10.8°, а осенью – 6.8°. У разноцветной ящурки весной он составляет 14.3°, в июле – 8.5°, в сентябре – 8.1°. У степной гадюки в апреле-мае он равен 19.7°, в июле – 9.5° и в сентябре – 11.4°. Причину этого мы видим в повышенной весенней двигательной активности рептилий, связанной с выбором новых территорий, поиском половых партнёров и т.д., что приводит к большему разнообразию температурных условий, в которых они оказываются. В летнюю жару продолжительность дневной активности сокращается до 5-6 часов по сравнению с весенней двенадцатичасовой. В это время рептилии держатся около своих дневных убежищ, находясь в гораздо менее разнообразных температурных условиях, чем весной. Осенью двигательная активность так же сокращена.

Основываясь на показателях температуры тела, наиболее высокотемпературные виды весной – оба вида круглоголовок и разноцветная ящурка. Летом – это круглоголовка-вертихвостка, скорее всего, ушастая круглоголовка (к сожалению, летние измерения отсутствуют), разноцветная ящурка и степная гадюка. Осенью – те же виды, но без ушастой круглоголовки, так как при температуре, когда вертихвостка активна, ушастая в активном состоянии не встречена.

У круглоголовки-вертихвостки весенний диапазон допустимых температур равен 19.4°, у ушастой круглоголовки – 13.0°. Его нижняя граница (минимум температуры тела, при котором возможна дневная активность) у вертихвостки 19.7°C, у ушастой круглоголовки 27.2°C, то есть на 7.5° выше. Это обстоятельство, скорее всего, существенным образом сужает временные рамки активного состояния ушастой круглоголовки, как в течение дня, так и в течение активного сезона.

Все девять исследованных видов активны в широком диапазоне допустимой внешней температуры тела: от 18.4°C у прыткой ящерицы весной до 40.2°C летом у ушастой круглоголовки. Интервал составляет 21.8°.

Таблица 1

Основные термофизиологические показатели рептилий Северного Прикаспия (°C)

| Вид, сезон, объём выборки (n) | Температура тела (°C) | TTR (°C) | Термо-преферендум (°C) | It |
|--|-----------------------|-----------|------------------------|-----------|
| Пискливый геккончик весна днём (n=40) ночью (n=21) | 28.0±1.83 | 23.2-30.7 | – | 1.10±0.02 |
| | 25.2±0.61 | 23.6-26.6 | | 1.26±0.04 |
| Круглоголовка-вертихвостка весна (n=296) лето (n=26) осень (n=44) | 32.2±0.64 | 19.7-39.1 | 31.0-35.6 | 0.99±0.02 |
| | 36.5±0.46 | 28.9-39.7 | 34.9-37.8 | 0.93±0.01 |
| | 31.1±0.24 | 27.2-34.0 | 29.6-32.3 | 1.03±0.01 |
| Ушастая круглоголовка весна (n=21) | 33.6±1.01 | 27.2-40.2 | 30.2-36.5 | 1.07±0.03 |
| Разноцветная ящурка весна (n=321) лето (n=30) осень (n=31) | 32.7±0.42 | 25.5-39.8 | 30.6-35.2 | 1.02±0.02 |
| | 35.4±0.40 | 31.2-39.7 | 33.7-36.9 | 0.99±0.01 |
| | 33.9±0.60 | 29.3-37.4 | 30.3-34.9 | 1.04±0.02 |
| Прыткая ящерица весна (n=45) лето (n=30) | 29.9±0.62 | 18.4-36.3 | 25.9-33.0 | 1.16±0.03 |
| | 34.6±0.43 | 33.7-35.6 | 29.6-33.7 | – |
| Песчаный удавчик весна (n=24) | 29.5±0.98 | 22.9-35.2 | 25.2-31.8 | 1.09±0.03 |
| Каспийский полоз весна | 30.5±1.38 | 23.5-35.2 | – | 0.99±0.03 |

| | | | |
|--|-----------|-----------|-----------|
| Песчаный удавчик весна (n=24) | 27.8±0.94 | 19.7-35.2 | 23.1-30.0 |
| | 27.2±0.97 | 18.9-34.9 | 22.4-29.3 |
| Каспийский полоз весна (n=8) | 31.4±2.16 | 24.2-42.3 | |
| | 31.4±2.23 | 23.1-42.3 | |
| Узорчатый полоз весна (n=40) | 28.9±1.09 | 20.0-45.6 | 23.7-28.4 |
| | 28.0±0.95 | 20.0-43.2 | 23.7-27.7 |
| Степная гадюка весна (n=374) лето (n=31) осень (30) | 27.5±0.67 | 14.7-45.6 | 23.9-31.2 |
| | 27.0±0.65 | 13.3-45.6 | 23.1-30.9 |
| | 34.6±0.54 | 27.2-42.8 | 33.4-35.6 |
| | 34.5±0.54 | 25.9-42.3 | 33.4-35.2 |
| | 28.1±1.62 | 14.1-41.7 | 23.5-30.9 |
| | 27.8±1.70 | 13.8-35.6 | 23.1-30.6 |

Индекс термоадаптации (It), поведение. It изменяется как в течение суток, так и в течение всего сезона активности. Продолжительность суточной активности вертихвостки весной составляет 12-13 часов (7.00-20.00). За это время It меняется от максимального утреннего значения в 1.25, когда ящерица уже нагрелась и температура её тела стала значительно выше внешней до минимального значения в 0.81 примерно в 13.00, когда внешняя температура превышает температуру тела и ящерица старается не допустить опасного перегрева, придерживаясь тени. Затем It вновь растёт до вечернего ухода вертихвостки в нору. В сентябре суточная активность сокращается до 9 часов (9.00-18.00). It снижается от 1.13 утром до 0.99 к 13.00 и вновь растёт до значения 1.08 к моменту вечернего ухода вертихвостки в 18.00.

Таблица 3

Среднеарифметическое значение удельной мощности солнечной радиации (Вт/м²), используемой рептилиями Северного Прикаспия

| Вид, сезон, объём выборки (n) | Ультрафиолет/ видимый свет | Поступающее тепло/ отражённое тепло | Суммарная радиация |
|--|-------------------------------|--|--------------------|
| Круглоголовка- вертихвостка весна (n=296) лето (n=26) осень (n=44) | 18.1±1.58 | 165.6±8.51 | 608.4 |
| | 331.3±13.35 | 93.4±7.29 | |
| | 13.8±1.94 | 222.0±3.26 | 657.0 |
| | 226.2±21.89 | 195.0±2.47 | |
| | 14.3±1.50 | 135.9±10.25 | 483.6 |
| Ушастая круглоголовка весна (n=21) | 25.2±1.82 | 163.5±23.80 | 604.9 |
| | 364.5±12.79 | 51.7±5.79 | |
| Разноцветная ящурка весна (n=321) лето (n=30) осень (n=31) | 17.6±1.04 | 175.7±4.73 | 480.7 |
| | 287.9±12.47 | 49.5±3.88 | |
| | 11.4±2.90 | 107.3±11.18 | 428.6 |
| | 182.2±17.76 | 127.7±36.53 | |
| | 15.3±2.33 | 149.5±21.51 | 529.5 |
| Прыткая ящерица весна (n=76) лето (24) | 257.1±19.84 | 107.6±21.16 | |
| | 12.8±1.37 | 85.4±9.76 | 304.8 |
| | 177.4±15.24 | 29.9±4.93 | |
| Песчаный удавчик весна (n=24) | 11.6±0.98 | 210.0±12.24 | 341.5 |
| | 73.9±6.54 | 46.0±7.62 | |
| | 10.3±2.16 | 60.6±20.63 | 240.1 |
| Каспийский полоз весна (n=8) | 132.1±30.36 | 37.1±8.49 | |
| | 10.8±1.99 | 112.5±21.41 | 315.6 |
| Узорчатый полоз | 171.0±32.6 | 21.3±2.89 | |
| | 18.0±2.29 | 67.2±13.1 | 341.5 |

| | | | |
|---------------------------------|------------|-------------|-------|
| весна (n=40) | 231.1±22.5 | 25.2±4.62 | |
| Степная гадюка весна (n=374) | 11.3±0.98 | 122.8±23.43 | 371.3 |
| лето (n=31) | 189.5±9.72 | 47.7±12.74 | |
| осень (30) | 3.8±0.56 | 71.2±9.23 | 229.2 |
| | 62.2±1.65 | 92.0±31.35 | |
| | 5.4±0.85 | 81.2±22.41 | 234.5 |
| | 109.9±4.56 | 38.0±9.95 | |

Использование тени и нор – основной поведенческий способ снижения температуры тела. Влажность в норе разноцветной ящурки выше внешней 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 ($r=0.53\pm 0.14$; $p<0.05$). В период с 8 до 20 ч. она изменилась всего на 0.6°, тогда как на пике тепловой активности в 14.00 песок рядом с норой прогрелся до 48.1°C, приземный воздух – до 40.4°C, в норе было всего 16.8°C.

На солнечном месте спина ящурки в жаркий день разогревается до 41.0-43.0°, после чего ящурка уходит в тень. Уже пятиминутное пребывание в тени снижает эту температуру до 35.0-36.0°, а десятиминутное – до 32.5-33.0° при 30.0° приземного воздуха.

Температура абсолютного оптимума у всех исследованных рептилий очень сходна. Абсолютный оптимум ушастой круглоголовки равен 32.8eC, вертихвостки – 32.0eC, у разноцветной ящурки – 33.8eC и прыткой ящерицы – 34.0eC.

Солнечная радиация. По суммарной мощности радиации (ультрафиолет, видимый свет, поступающее и отражённое грунтом тепло), рептилии весной могут быть ранжированы в порядке убывания мощности следующим образом: оба вида круглоголовок – разноцветная ящурка – степная гадюка – узорчатый полоз – каспийский полоз – прыткая ящерица – песчаный удавчик (табл. 3).

Летом суммарная мощность солнечной радиации существенным образом усиливается. В июле в самое жаркое время в 14-16 часов на поверхности барханов суммарная её мощность может достигать 1020-1100 Вт/м². Для сравнения в это же время её значение в точках редких встреч круглоголовки-вертихвостки (её активность в жаркое время резко падает) составляет 657 Вт/м², что составляет всего около 60% от максимально возможной, хотя и это значение является рекордным для данного вида.

Изменение характера активности и сезонная смена стадий типичны для многих рептилий, особенно для рептилий территорий с высоким летним уровнем мощности солнечной радиации, например для круглоголовки-вертихвостки (табл. 3).

Выводы

Диапазон допустимой температуры, как тела, так и внешней, по крайней мере, у рептилий аридных территорий, широк весной, меньше осенью и ещё меньше в самое жаркое время – летом. Среднеарифметическое значение температуры тела у всех исследованных видов рептилий в течение всего сезона активности находится в пределах 28.9-36.5°C. Крайние значения допустимой температуры тела у них составляют 18.4°C и 40.2°C. Оптимальная температура тела рептилий укладывается в интервал 25.2-37.8°C.

Список литературы:

- Даревский И.С. Герпетология // Развитие биологии в СССР. М., 1967. С. 245-249.
 Литвинов Н.А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 1. С. 1-13.
 Avery R.A. Field studies of body temperatures and thermoregulation // Biology of the reptilian. London: 1982. P. 93-166.
 Glossary of terms for thermal physiology // Journal of Thermal Biology 2003. 28: P. 75-106.