

5. Akin C., Bilgin C.C., Beerli P., Westaway R. et al. Phylogeographic patterns of genetic diversity in eastern Mediterranean water frogs have been determined by geological processes and climate change in the Late Cenozoic // J. Biogeogr. 2010. V. 37. P. 2111-2124.
6. Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., de Waard J.R. Biological identifications through DNA barcodes // Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. 2003. V. 270. P. 313-321.
7. Hotz H., Beerli P., Uzzell T., Guex G.D. et al. Balancing a cline by influx of migrants: a genetic transition in water frogs of eastern Greece // J. Hered. 2013. V. 104 (1). P. 57-71.
8. Ivanova N.V., Zemlak T.S., Hanner R.H., Hebert P.D.N. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // Mol. Ecol. Not. 2007. V. 7 (4). P. 544-548.
9. Plötner J., Uzzell T., Beerli P., Akin C. et al. Genetic divergence and evolution of reproductive isolation in eastern Mediterranean water frogs // Evolution in Action / ed. by M. Glaubrecht. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2010. P. 373-403.
10. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular cloning: a laboratory Manual. V. 3. N. Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, 1989.
11. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G. et al. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // Mol. Biol. Evol. 2011. V. 28 (10). P. 2731-2739.
12. Vences M., Thomas M., Bonett R.M., Vieites D.R. Deciphering amphibian diversity through DNA barcoding: chances and challenges // Phil. Trans. Roy. Soc. B: Biol. Sci. 2005. V. 360. P. 1859-1868.
13. Xia Y., Gu H-F., Peng R., Chen Q. et al. COI is better than 16S rRNA for DNA barcoding Asiatic salamanders (Amphibia: Caudata: Hynobiidae) // Mol. Ecol. Res. 2012. V. 12. P. 48-56.

БЛАГОДАРНОСТИ: Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 12-04-97073-р_поволжье_а) и в рамках реализации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (№ 14.В37.21.0189).

Поступила в редакцию 15 мая 2013 г.

Ermakov O.A., Zaks M.M., Titov S.V. DIAGNOSTICS AND DISTRIBUTION OF “WESTERN” AND “EASTERN” FORMS OF MARSH FROG *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* S. L. IN THE PENZA PROVINCE (ON DATA OF ANALYSIS OF MTDNA CYTOCHROME OXIDASE GENE)

The primary structure of the cytochrome oxidase gene of mtDNA of marsh frogs in Penza Province is determined. Using restriction analysis, the screening method for diagnosis of “eastern” and “western” forms of this species complex is proposed. The predominance of the “eastern” form in the studied region is revealed.

Key words: marsh frog; *Pelophylax ridibundus*; cytochrome oxidase; distribution; Penza Province.

УДК 57.084.1

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕННОСТИ НА НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ ОБЫКНОВЕННОГО УЖА (*NATRIX NATRIX*) В ЛАБОРАТОРНОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ

© Р.В. Желанкин

Ключевые слова: змеи; освещенность; оптомоторный барабан; фототаксис; термотаксис.

В наших экспериментах было доказано, что первичной реакцией ужей (*Natrix natrix*) на любой источник света является стремление к нему – фототаксис. Змеи всегда выбирали место с наибольшей освещенностью. Стремление к теплу – термотаксис – был вторичным по отношению к фототаксису. Было установлено, что при скорости вращения оптомоторного барабана 2 об./мин. реакция следования за полосами максимальна и превышает число поворотов при различной освещенности. Понижение температуры ниже 0 °С, как и повышение освещенности выше 500 Лк, приводят к учащению и ускорению движений змей.

ВВЕДЕНИЕ

Информация, получаемая посредством органа зрения – глаза, зависит от параметров попадающего на сетчатку света. Таковыми являются различия в интенсивности и длине световых волн. Помимо видимого света (380–760 нм), некоторые рептилии способны воспринимать ультрафиолетовое и инфракрасное излучение [7].

Известно, что активность рептилий регулируется как температурным, так и световым режимами, что было показано на среднеазиатских эфах [5].

У других рептилий также ключевую роль в физиологических процессах, таких, как накопление жира, играет температура тела. Соответственно, многие рептилии в солнечную погоду греются, поглощая инфракрасные лучи, посредством баскинга (движений, направленных на максимальное получение тепла) и изменения окраски, но при этом индикатором для выхода

их из убежища служит повышение освещенности [3]. С изменением климатических условий, в частности освещенности, закономерно изменяется и допустимое время активности рептилий данного вида, и к этому режиму подстраивается эндогенная ритмика [4, 7].

Исследования Н.А. Четанова [6] показали, что первоначальным стимулом для терморегуляционного поведения у прытких ящериц (*Lacerta agilis*) и живородящих ящериц (*Zootoca vivipara*) является освещенность. В опыте с двумя камерами, соединенными коридором, большинство ящериц (8 из 12 особей) направлялись вначале в освещенную камеру, и только через 2–8 мин. переходили по коридору в темную утепленную камеру.

Оптомоторная реакция присутствует у многих животных, в т. ч. у рептилий. Реакция возникает, т. к. при вращении всего видимого мира неподвижно сидящее животное пытается стабилизировать общую картину, потому что существенным функциональным назначе-

нием оптико-вестибулярной регуляции положения головы и тела является не только сохранение равновесия, но и максимально возможное поддержание постоянства поля зрения. Так, например, Р.Ш. Штанчаевым [8] наиболее активное следование золотых рыбок (*Carassius auratus*) породы Оранда за зрительными ориентирами было обнаружено при скоростях вращения оптомоторного барабана 12 и 30 об./мин. Рыбки с относительно стабильной скоростью почти без остановок плыли за полосками.

По данным И.В. Петровой и А.В. Павлова [2], обыкновенный уж (*Natrix natrix*) предпочитает условия освещенности в среднем 9,393 Лк и температуру 27 °С. Н.А. Литвинов и С.В. Ганшук [1] относят ужа обыкновенного к видам, умеренно использующим солнечное излучение, а в Предуралье этот вид использует минимум излучения.

Цель нашего исследования: изучить влияние условий освещенности на двигательные и поведенческие реакции обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) в лабораторных условиях. Для этого ставились следующие задачи: определить наличие фототаксиса и его связь с термотаксисом у обыкновенного ужа; проверить наличие и эффективность оптомоторной реакции ужей разного размера при различной скорости вращения оптомоторного барабана; определить, изменяется ли оптомоторная реакция при искусственном снижении и повышении освещенности и температуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили 4 ужа разного размера (от 35 до 54 см), отловленные в Подмосковье и содержащиеся в террариуме.

Измерение освещенности проводили при помощи люксметра Ю-116. В опытах использовали оптомоторный барабан диаметром 34 см, имеющий двигатель с изменяемой скоростью левого вращения от 20 до 100 об./мин. (для всей конструкции от 0,5 до 2 об./мин.) и неподвижной стеклянной емкостью диаметром 30 см. К барабану прикреплялась бумажная лента с полосами шириной 1 см. Реакции ужей фиксировали в течение пяти минут с помощью веб-камеры Defender C-090 с разрешением 640×480 пикселей, углом обзора 54° и интерфейсом USB 2.0. За реакцией каждой змеи на движение барабана наблюдали в течение 5 мин. при температуре 21 °С (рис. 1).



Рис. 1. Уж в оптомоторном барабане



Рис. 2. Устройство с двумя камерами

Для определения критериев выбора освещенности и температуры ужами использовали устройство, состоящее из двух камер (коробок) размером 24×30 см и прозрачного коридора длиной 38 см между ними (рис. 2).

Верхняя часть камер (крышка) была прозрачной, что позволяло производить наблюдения и съемку с помощью указанной веб-камеры. В одной из камер был установлен нагревающий кабель Heat Cable 25 Вт, 5 м, эта камера была затемнена, температура в ней составляла 30 °С, освещенность – 5 Лк. В другой камере помещался холодильник – пластиковая емкость, заполненная водой и замороженная; эта камера освещалась лампой дневного света мощностью 9 Вт и световым потоком 495 Лм, дающая освещенность 95 Лк, температура в камере составляла 17 °С.

Для дополнительного освещения использовали лампы накаливания 40 Вт, а при освещении коридора в полной темноте – осветитель с красным светофильтром ТУ 2424020, дающий освещенность менее 0,5 Лк. Съемка также велась с помощью веб-камеры.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При освещенности 50 Лк и минимальной скорости левого вращения оптомоторного барабана 0,5 об./мин. у ужей наблюдалась реакция следования за полосами (до 12 полных оборотов), но также до 4 полных оборотов вправо, с минимальным числом поворотов (табл. 1). При увеличении скорости вращения барабана до 1 об./мин. резко повышается общее число движений (до 31), а при увеличении до 2 об./мин. увеличивается число ненаправленных движений обследования (среднее – 4, максимальное – 6), и общее число движений уменьшается (в среднем до 21).

При освещенности 500 Лк и скорости вращения оптомоторного барабана 2 об./мин. наблюдалось наибольшее общее число движений – 46, при 1 об./мин. меньше – 31, а при 0,5 об./мин. ужи двигались в произвольном направлении. Также следует отметить, что при такой освещенности у некоторых ужей наблюдалась реакция остановки – в течение примерно 1 мин. движения отсутствовали. При повышении освещенности камеры барабана до 2400 Лк и максимальной скорости вращения барабана (2 об./мин.) общее число движений увеличивалось – в среднем до 12 движений в минуту. Это может быть связано как с повышением зрительной активности, так и с тем, что данное значение освещенности значительно превышает предпочти-

Таблица 1

Действия ужей в оптомоторном барабане при различной освещенности и скорости вращения (среднее по выборке)

Действия 4 ужей в оптомоторном барабане, среднее за 5 мин.						
Освещение, Лк	об./мин.	вправо	влево	обследования	общее число	максимальное
50	0,5	5	7	3	15	17
	1	18	12	1	31	44
	2	7	10	4	21	27
500	0,5	10	11	4	25	44
	1	15	15	1	31	45
	2	17	18	2	37	46
2 ($t = 0\text{ }^{\circ}\text{C}$)	1	9	15	13	37	50
2	1	15	12	2	29	31

Таблица 2

Поведение ужей в устройстве с двумя камерами, соединенными коридором (камера 1 – освещенная камера, 1 м.п. – первое место посещения)

Нахождение ужей в разных камерах, мин. (освещенность камеры 1–95 Лк)					
№ ужа	длина, см	коридор, мин.	камера 1, мин.	общее время	1 м.п.
1	48	2	1	3	1
2	54	5	4	9	2
3	35	3	1	4	1
4	51	0,5	0,5	1	1
Среднее значение		2,625	1,625	4,25	–
Стандартное отклонение		1,634	1,386	2,947	–

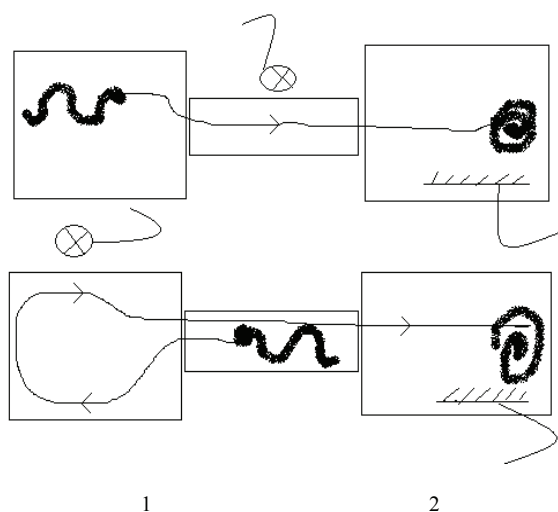


Рис. 3. Поведение ужей в устройстве с двумя камерами (2 опыта). 1 – опыт с освещенностью 0,5 Лк, лампа освещает коридор; 2 – опыт с освещенностью 95 Лк, лампа освещает холодную камеру. Стрелкой указан маршрут следования ужа (в теплой камере – тот же уж, свернувшийся клубком)

тельную для ужей освещенность (в природе 9,4 Лк), порождая реакцию избегания, наблюдаемую по увеличению числа движений.

При охлаждении дна камеры барабана ниже $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ и уменьшении освещенности до 1–2 Лк общее число движений ужей при скорости 1 об./мин. увеличивается (в среднем до 39, максимальное – 50), что связано, возможно, с холодным стрессом, при этом число движе-

ний обследования в минуту возрастает (в среднем до 12). При той же освещенности, но без охлаждения, число движений лишь незначительно меньше, чем при освещенности 50 Лк (в среднем 8 движений в минуту). В итоге нам не удалось подобрать такой скорости вращения барабана, при которой наблюдалась бы потеря координации движения ужей.

Поведение ужей в устройстве с двумя камерами характеризуется почти во всех случаях (3 из 4) первоначальным стремлением в более освещенную камеру из коридора, но после соприкосновения с источником холода (холодильник) ужи в среднем в течение 1,6 мин. покидают ее (табл. 2). Тогда как после перемещения их в утепленную (затемненную) камеру движения прекращались, поскольку ужи прислонялись к источнику тепла (рис. 3). Таким образом, для перемещения в утепленную камеру змеям требуется в среднем 4,25 мин. При изменении освещенности в затемненной камере с 5 до 49 Лк большинство ужей (3 из 4) сначала перемещались в более освещенную камеру и только после ее осмотра в течение 1–2 мин. покидали ее. При освещенности менее 0,5 Лк в красном свете (предел возможности записи веб-камеры) ужи перебирались из холодной камеры в теплую за время от 30 с до 2 мин.

ВЫВОДЫ

1. В большинстве случаев ужи первоначально стремятся к источнику света с наибольшей интенсивностью – наблюдается положительный фототаксис.

2. В условиях с пониженной температурой ($0\text{ }^{\circ}\text{C}$) двигательная активность ужей увеличивается, что, по-видимому, связано с холодным стрессом, и даже в

условиях пониженной освещенности (менее 0,5 Лк) они находят место с более высокой температурой, т. е. выражен положительный термотаксис, хотя и вторичный по отношению к фототаксису, но он является определяющим в направленности поведения.

3. При повышении освещенности до 500 Лк и выше наблюдается увеличение общего числа движений.

4. При скорости вращения оптомоторного барабана 0,5 об./мин. и разной освещенности максимально число движений обследования, и полные обороты змей по окружности неподвижной прозрачной камеры являются в большей степени ненаправленными.

5. При скорости 1 об./мин. число правых и левых поворотов близко к одинаковому при разных параметрах освещенности.

6. При скорости вращения оптомоторного барабана 2 об./мин. среднее значение левонаправленных движений (реакция следования за полосами) максимально и превышает число движений (поворотов) вправо при различной освещенности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Литвинов Н.А., Ганичук С.В. Микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Вопросы герпетологии: материалы 3 съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. СПб., 2008. С. 242-246.
2. Петрова И.В., Павлов А.В., Чижикова Н.А. Влияние микробиотических условий и структуры сопредельных территорий на встречаемость змей // Вопросы герпетологии: материалы 5 съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Минск, 2012. С. 238-240.
3. Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоологический журнал. 1944. Т. 23. № 5. С. 250-256.
4. Черлин В.А. Биологические основы содержания пресмыкающихся в неволе: тепловой фактор. СПб.: Изд-во «Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2011. 175 с.
5. Черлин В.А., Целлариус А.Ю. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echis multisquamatus* Cherlin, 1981 от температурных условий в Южной Туркмении // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л., 1981. С. 96-108. (Труды ЗИН АН СССР. Т. 101).
6. Четанов Н.А. К вопросу о роли освещенности и температуры в терморегуляционном поведении ящериц // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2009. Т. 18. № 1. С. 5-8.
7. Шмидт-Нильсен К. Физиология животных: приспособление и среда: пер. с англ. Кн. 1. М.: Мир, 1982.
8. Штанчаев Р.Ш. Разработка физиологических моделей для исследования морфофункциональной асимметрии маунтеровских нейронов золотой рыбки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пушкино, 2008. 149 с.

Поступила в редакцию 15 мая 2013 г.

Zhelankin R.V. INFLUENCE OF VARIOUS CONDITIONS OF ILLUMINATION ON SOME ASPECTS OF BEHAVIOR OF GRASS SNAKE (*NATRIX NATRIX*) IN THE LABORATORY EXPERIMENT

In our experiments it was proved that primary reaction of grass snake (*Natrix natrix*) to any light source is the aspiration to it – phototaxis. Snakes always chose a place with the greatest illumination. Aspiration to heat – thermotaxis – was secondary in relation to phototaxis. It was established that at a speed of rotation of an optomotor drum of 2 rpm following reaction behind strips is maximum and exceeds number of turns at various illumination. Fall of temperature is lower 0 °C, as well as increase of illumination is higher than 500 lx, lead to increase and acceleration of movements of snakes.

Key words: snakes; illumination; optomotor drum; phototaxis; thermotaxis.