

УДК 598.112.11

## ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА И МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ РЕПТИЛИЙ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

© 2008 г. Н. А. Литвинов

Пермский государственный педагогический университет, Пермь 614990, Россия

e-mail: ganshchuk@mail.ru

Поступила в редакцию 10.01.2007 г.

Изучено влияние микроклиматических условий обитания на температуру тела 13 видов рептилий Волжского бассейна, включающего разные природные зоны от тайги до прикаспийской пустыни. Главный фактор, влияющий на температуру тела, – солнечная радиация. По отношению к температуре субстрата и приземного воздуха изученных рептилий можно разделить на 3 группы: высоко-, средне- и низкотемпературную. По среднему значению температуры тела наиболее высокотемпературных видов 3: *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin 1789) ( $32.0 \pm 0.81^\circ\text{C}$ ), *Ph. mystaceus* (Pallas 1776) ( $31.4 \pm 1.90^\circ\text{C}$ ), *Eremias arguta* (Pallas 1773) ( $30.9 \pm 0.71^\circ\text{C}$ ). Самый низкотемпературный вид – *Anguis fragilis* (Linnaeus 1758), ( $24.6 \pm 0.76^\circ\text{C}$ ). Отношение температуры тела к внешней температуре отражает индекс термоадаптации (*It*). Который дает возможность сравнить термоадаптационные способности рептилий из разных климатических зон или из разных стадий (внутри одной зоны) с различными микроклиматическими условиями.

В Волжском бассейне, охватывающем разные зоны, от тайги до прикаспийской пустыни на рептилий по-разному воздействуют климатические факторы, из которых главный – солнечная радиация. Цель исследований – выяснить, насколько велики различия этих воздействий на разные виды, обитающие в одной природной зоне, но в разных биотопах, и на разные популяции одного вида из разных природных зон. Кроме того, мы предполагали выяснить возрастные, половые и сезонные различия в воздействии климата.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На территории Волжского бассейна обитает не менее 20 видов рептилий. В 2000–2005 гг. нами изучены микроклиматические условия обитания и температура тела 13 видов. Это – пискливый геккончик, *Alsophylax pipiens* (Pallas 1814), круглоголовка-вертихвостка, *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin 1789), ушастая круглоголовка, *Ph. mystaceus* (Pallas 1776), веретеница ломкая, *Anguis fragilis* Linnaeus 1758, разноцветная ящурка, *Eremias arguta* (Pallas 1773), прыткая ящерица, *Lacerta agilis* Linnaeus 1758, живородящая ящерица, *Zootoca vivipara* Jacquin 1787, песчаный удавчик, *Eryx miliaris* (Pallas 1773), узорчатый полоз, *Elaphe dione* (Pallas 1773), обыкновенный уж, *Natrix natrix* Linnaeus 1758, водяной уж, *N. tessellata* (Laurenti 1768), обыкновенная гадюка, *Vipera berus* (Linnaeus 1758), восточная степная гадюка, *V. renardi* (Christoph 1861). Встречающуюся здесь гадюку Никольского, которую некоторые специалисты признают самостоятельным видом (*Vipera nikolskii* Vedmed-

erjа, Grubant et Rudaeva 1986), мы склонны считать подвидом обыкновенной гадюки, придерживаясь мнения, что Волжский бассейн населяют 2 подвида – *Vipera b. berus* и *Vipera b. nikolskii*. Восточная степная гадюка в пределах региона представлена, по-видимому, также двумя подвидами – номинальным подвидом и гадюкой Башкирова, *Vipera renardi bashkirovi* Garanin, Pavlov et Bakiev 2004. Гадюка Башкирова населяет острова Спасского архипелага на Волге в Татарстане и левобережные территории Ульяновской и Самарской обл.

Температура тела пресмыкающихся и микроклиматические показатели исследованы в Предуралье (Пермский край), Среднем (Татарстан, Самарская и Ульяновская обл.) и Нижнем Поволжье (Саратовская, Волгоградская и Астраханская обл.).

Температуру среды и тела рептилий регистрировали несколькими приборами. В полевых условиях применяли портативный электротермометр Schestemp с цифровой индикацией и разрешением  $0.1^\circ\text{C}$  и микропроцессорный термогигрометр со встроенной цифроречью НЖ 91610. Для измерения внутренней и наружной температур тела рептилий использовали термисторные датчики, подключенные к цифровому микромультиметру, с предварительной градуировкой их показаний. Их преимущество – небольшие размеры, малая инерционность и возможность определения температуры в любой точке поверхности тела и внутренних полостей животного. Если возникала необходимость быстрого измерения температуры любых поверхностей, в том числе и животно-

го без его вылова, применяли лазерный термометр Raytek Minitemp.

Важная характеристика условий обитания вида – удельный тепловой поток ( $\text{Вт}/\text{м}^2$ ), характеризующий инфракрасную часть спектра солнечного излучения. Он регистрировался датчиками теплового потока оригинальной конструкции. Датчик представляет собой пластинку с размещенным в ней большим количеством 500 и более термодатчиков, подключенную к регистрирующему устройству. Эта система регистрирует поступающий к грунту или испускаемый грунтом тепловой поток, проходящий через датчик, и преобразует его в электрический сигнал. Температура тела рептилий в условиях лабораторного эксперимента регистрировалась десятиканальным цифровым микропроцессорным прибором “Термодат 26”. В полевых условиях мы измеряли наружную температуру пресмыкающихся в шести точках поверхности тела: на пилеусе в точке соприкосновения лобного и теменных щитков, на горле, на спине и животе примерно посередине туловища, на верхней и нижней поверхностях хвоста в средней его части. Внутренняя температура измерялась в пищеводе и клоаке.

Освещенность и одновременно ультрафиолетовую часть солнечного спектра определяли комбинированным прибором для измерения оптического излучения “Люксметр-УФ-радиометр ТКА-01/3”.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Остановимся на некоторых основных термобиологических понятиях. Прежде всего, это температура тела. Как правило, температура внешних покровов сильно отличается от температуры внутренних полостей и ее вряд ли можно считать температурой тела. За температуру тела мы принимаем температуру, измеренную в пищеводе, как наиболее стабильную. У большинства видов ее измерение не представляет труда и вполне безопасно для животных. У некоторых рептилий измерение температуры в пищеводе связано со значительными техническими трудностями, и температурой тела приходится считать ректальную температуру, а точнее, измеренную в клоаке.

Термопреферендум – диапазон предпочитаемых температур – различен в зависимости от того, какой из оптимумов имеется в виду: для приземного воздуха, субстрата или тела животного. В литературе обычно используется понятие добровольного минимума и максимума температур. Под ними понимаются крайние температурные значения (для тела, субстрата или воздуха), при которых животное было отмечено вне убежища, хотя бы раз. Добровольный минимум, как и максимум, может быть отмечен в любое время сезона активности. Как правило, добровольный мак-

симум регистрируется весной. Причину этого мы видим в отсутствии травостоя весной и в более продолжительном пребывании рептилий на солнце после зимовки из-за большей, чем летом, потребности в солнечной радиации.

Сублетальные, как и летальные температуры тела, в естественной для рептилий обстановке вряд ли реальны. Животное в условиях свободы выбора обычно не допускает долговременного воздействия таких температур, используя при перегреве тень, нору или другое временное или постоянное убежище. Для согрева при похолодании может использоваться грунт с высокой теплоемкостью или же норы, в которых в это время теплее, чем снаружи. Принято считать, что высокие температуры опаснее низких. В условиях эксперимента, несомненно, гибель животного наступит при перегреве намного быстрее, чем при переохлаждении. Но в естественной обстановке животному всегда есть куда скрыться от перегрева, тогда как в средних и высоких широтах малоснежной зимой при резком и продолжительном похолодании последствия для рептилий могут быть очень серьезными.

## Температура

*Внешняя температура* оказывает определяющее влияние на поведение и активность пресмыкающихся. Падающий тепловой поток нагревает грунт, тепло которого, в свою очередь, нагревает приземный слой воздуха. Таким образом, температура тела рептилий положительно коррелирует с температурами субстрата и приземного воздуха. Например, у веретеницы сила связи температуры тела с температурой субстрата больше ( $\eta = 0.94 \pm 0.03$ ,  $p < 0.001$ ), чем с температурой воздуха ( $\eta = 0.74 \pm 0.07$ ,  $p < 0.001$ ), а у живородящей ящерицы – наоборот, связь с температурой воздуха сильнее ( $\eta = 0.94 \pm 0.01$ ,  $p < 0.001$ ), чем с температурой грунта ( $\eta = 0.77 \pm 0.04$ ,  $p < 0.001$ ) (Ганцук, 2005). Причем у обоих видов разницы значений корреляционного отношения (разница значения “температура тела – температура субстрата” и значения “температура тела – температура воздуха”) статистически достоверны. Для веретеницы  $p < 0.05$ ,  $t_D = 2.81$  и живородящей ящерицы  $p < 0.001$ ,  $t_D = 5.96$ . У большинства же видов температура тела сильнее связана с температурой субстрата. Основные температурные показатели рептилий региона сведены нами в таблице.

По отношению к температуре субстрата изученных нами рептилий Волжского бассейна можно условно разделить на 3 группы (рис. 1). Первая группа – это высокотемпературные рептилии, к которым следует отнести круглоголовку ушастую и вертихвостку из Нижнего Поволжья и разноцветную ящурку, обитающую в Среднем Поволжье. Температура выбираемого ими грунта в

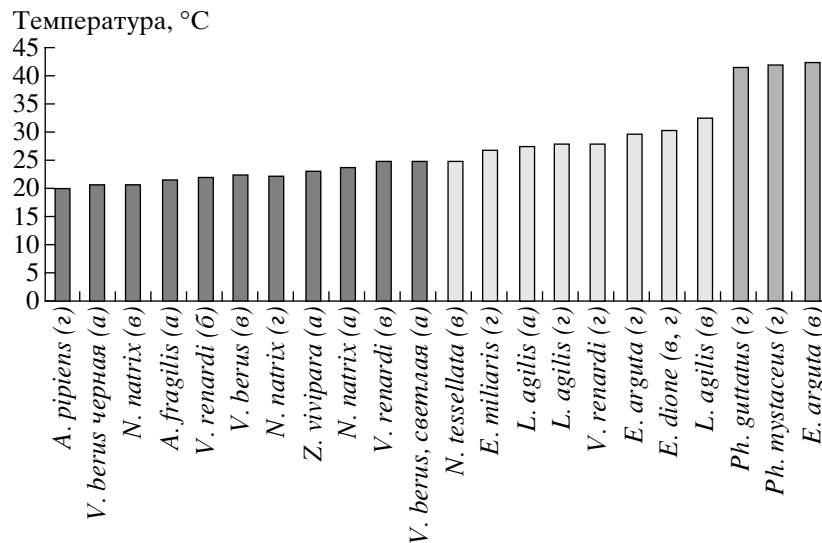


Рис. 1. Распределение рептилий по средней температуре субстрата (а) Предуралья, (б) Татарстан, (в) Среднее Поволжье, (г) Нижнее Поволжье.

период наивысшей суточной активности составила 41.6–42.5°C. Среднетемпературную группу составляют шесть рептилий, обитающих в Среднем и Нижнем Поволжье. Это разноцветная ящурка из Нижнего Поволжья, прыткая ящерица, обитающая во всех исследованных нами регионах Волжского бассейна, песчаный удавчик, водяной уж из Среднего Поволжья, узорчатый полоз в Среднем и Нижнем Поволжье и степная гадюка из Нижнего Поволжья. Предпочитаемая ими температура грунта 25.0–32.6°C. Низкотемпературных видов тоже шесть: пискливый геккончик, веретеница ломкая, живородящая ящерица, обыкновенный уж, обитающий как в Предуралье, так и в Среднем Поволжье, обыкновенная гадюка как светлой, так и черной морф, и восточная степная гадюка, обитающая в Среднем Поволжье. Они предпочитают температуру субстрата 20.0–24.7°C. Степная гадюка попадает сразу в две группы: среднетемпературную (в Нижнем Поволжье) и низкотемпературную (в Среднем Поволжье). Разноцветная ящурка в Нижнем Поволжье относится к среднетемпературной группе, а в Среднем Поволжье – к высокотемпературной группе. Прыткая ящерица, везде обитая в однотипных стациях, входит только в одну среднетемпературную группу. Пискливый геккончик, как животное с четко выраженной ночной активностью, занимает место среди низкотемпературных видов.

По средней температуре приземного воздуха рептилии распределяются сходным образом. Наиболее высокотемпературный вид – ушастая круглоголовка, правда, сюда попадает и узорчатый полоз, обитающий как в Среднем, так и в Нижнем Поволжье. Таким образом, первую груп-

пу образуют четыре вида рептилий. Во вторую среднетемпературную группу входят пять рептилий. В низкотемпературную группу попадают шесть рептилий. Наиболее низкотемпературная из них – обыкновенная гадюка черной морфы, обитающая в Предуралье (рис. 2).

**Температура тела.** Как и у всех эктотермных животных, температура тела рептилий, хотя и в разной степени, зависима от внешней температуры, причем эта зависимость в большинстве случаев не линейна. За температуру тела принято считать температуру внутренних полостей животного, измеренную или в клоаке (Боркин, Семенов, 1986; Черлин, 1989; Черлин, Чикин, 1991; Котенко, 1993; Боркин и др., 2005, Brattstrom, 1965, King, 1980) или пищеводе (Ганшук, Литвинов 2002; Литвинов, 2004). Последняя кажется нам более информативной. Температура у всех исследованных видов в абсолютном большинстве случаев в пищеводе выше, чем в клоаке, и выше, чем на поверхности тела. У змей шести видов, температура которых регистрировалась нами в естественной обстановке, разница между средними температурами пищевода и клоаки – 2.3° ( $p < 0.001$ ,  $t = 3.80$ ). У шести видов ящериц эта разница примерно такая же 2.2° ( $p < 0.05$ ,  $t = 2.23$ ). Отметим, что указанная температура относится только к рептилиям, закончившим утренний нагрев до оптимальных температур тела (баскинг), то есть в период их наибольшей дневной активности.

Температура наружных покровов пресмыкающихся распределяются следующим образом. Температура пилеуса у змей ниже температуры спины ( $p < 0.05$ ,  $t = 2.2$ ) на 1.6°. Их средние температуры, соответственно,  $22.3 \pm 0.51^\circ\text{C}$  и  $23.9 \pm 0.59^\circ\text{C}$ . Между температурами пилеуса и горла ( $23.7 \pm$

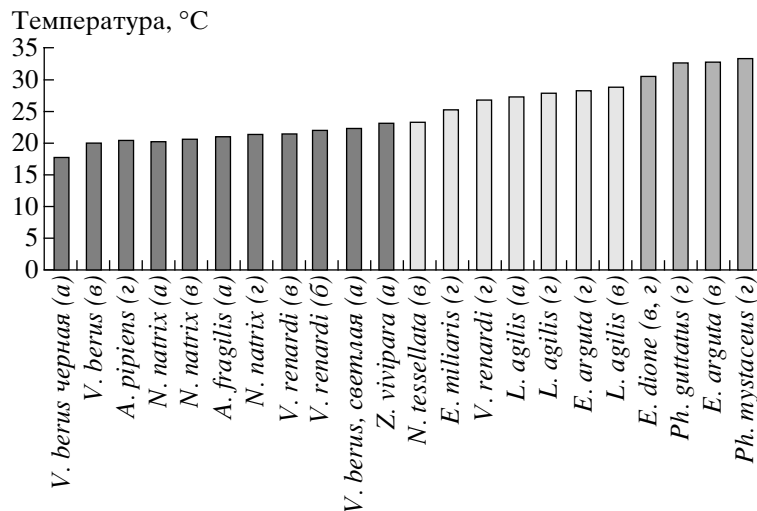


Рис. 2. Распределение рептилий по средней температуре приземного воздуха (обозначения как на рис. 1).

$\pm 0.61^\circ\text{C}$ ) достоверной разницы нет. Нет ее и между температурами спины и живота ( $23.3 \pm 0.61^\circ\text{C}$ ).

У ящериц разница между температурами пилеуса ( $25.2 \pm 0.88^\circ\text{C}$ ) и спины ( $26.7 \pm 0.83^\circ\text{C}$ ) не значительна ( $p > 0.05$ ,  $t = 1.25$ ). Тем не менее, она может достигать и большой величины. Например, в мае около г. Тольятти у одной из разноцветных ящурок, активно бегающих по песку, разогретому до  $50.4^\circ\text{C}$  при температуре приземного воздуха  $35.7^\circ\text{C}$ , температура пилеуса была всего  $29.8^\circ\text{C}$ , тогда как тело (пищевод) нагрелось до  $32.5^\circ\text{C}$ , спина – до  $31.4^\circ\text{C}$  и живот – до  $31.9^\circ\text{C}$ . Сохранение относительно низкой температуры верхней части головы может считаться своеобразной физиологической адаптацией, что предотвращает перегрев головного мозга при высокой внешней температуре. Между температурами спины и живота разница составляет  $0.1^\circ$ , т.е. практически отсутствует. Так же незначительна разница и между температурами пилеуса ( $25.2 \pm 0.88^\circ\text{C}$ ) и горла ( $26.3 \pm 0.77^\circ\text{C}$ ).

В целом, температура тела у исследованных видов ящериц в период их наивысшей суточной активности была  $29.3 \pm 0.74^\circ\text{C}$ , что на  $1.8^\circ$  выше ( $p < 0.05$ ,  $t = 2.43$ ), чем у змей ( $27.5 \pm 0.37^\circ\text{C}$ ). Температура пилеуса у ящериц выше на  $2.9^\circ$  ( $p < 0.001$ ,  $t = 7.07$ ). Спина у ящериц теплее на  $2.8^\circ$  ( $p < 0.001$ ,  $t = 6.51$ ). Поверхность живота теплее на  $3.3^\circ$  ( $p < 0.001$ ,  $t = 7.85$ ). Похожие сведения приводит и Брэттстром (Brattstrom, 1965) для большого числа американских видов. Средняя температура тела у ящериц по его данным оказалась  $29.1^\circ\text{C}$ , у змей  $25.6^\circ\text{C}$ .

Изучение топографии температуры покровов тела в 20 точках у прытких ящериц в условиях лабораторного эксперимента в принципе подтверждает данные, полученные в естественной обста-

новке. При оптимальной для этого вида (все экземпляры из Предуралья) температуре воздуха ( $17.2\text{--}25.6^\circ\text{C}$ ) максимальные значения температуры отмечены на поверхности туловища и горле. Температура пилеуса, конечностей и хвоста – ниже. Наиболее теплая часть тела – зона плечевого пояса на груди. Самый прохладный участок поверхности – вблизи кончика хвоста. Разница между самым теплым и самым прохладным участками тела достигает  $8.0^\circ$  ( $p < 0.001$ ). Различия между температурами разных участков тела рептилий объясняются разной степенью васкуляризации кожи. Причина низкой температуры на поверхности дистальных отделов головы и хвоста – в слабо развитой кожной сосудистой сети, более тонкой коже и, таким образом, в повышенной степени испарения влаги, приводящей к заметному снижению температуры этих участков. При этом в сухом воздухе у рептилий теплоотдача за счет испарения может превысить теплообразование (Хозацкий, 1959).

При относительно низкой температуре воздуха ( $15.9 \pm 0.73^\circ\text{C}$ ) ее распределение по поверхности тела ящерицы оказалось иным. Температура всех участков, кроме пилеуса, была выше внешней. Наиболее высокие температуры отмечены на плечах и бедрах (выше, чем температура воздуха на  $3.5^\circ$ ,  $p < 0.001$ ). В целом, все отделы конечностей, и даже дистальные отделы задних, брюшной поверхности. Добавим, что при оптимальных для вида внешних температурах градиент между наиболее теплым и холодным участками поверхности тела оказывается больше, чем при пониженных внешних температурах.

Судя по среднему значению температуры тела, наиболее высокотемпературных видов три: оба вида круглоголовок и разноцветная ящурка ( $30.9\text{--}32.0^\circ\text{C}$ ). Самый низкотемпературный вид –

Температура тела рептилий Волжского бассейна и типичные для них микроклиматические показатели

Вид	Температура, °C			It	УФ-излучение, Вт/м <sup>2</sup>	Видимый свет, Вт/м <sup>2</sup>	Падающее тепло, Вт/м <sup>2</sup>	Суммарное излучение, Вт/м <sup>2</sup>	Возвращенное тепло, Вт/м <sup>2</sup>	Относительная влажность, %
	тела	субстрата	воздуха							
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>A. ripiens</i>										
Нижнее Поволжье	25.1 ± 0.21 23.6–26.6	20.0 ± 0.12 19.2–20.8	20.2 ± 0.15 19.0–21.0	1.25 ± 0.01	13.7 ± 1.12 5.0–27.0	232.0 ± 1.98 218.4–238.3	50.0 ± 2.12 29.5–71.8	295.7 401.0	60.5 ± 1.99 12.6–110.6	59.2 ± 0.26 57.0–60.5
<i>E. arguta</i>										
Среднее Поволжье	30.9 ± 0.71 24.7–35.3	42.5 ± 1.05 30.8–50.4	32.6 ± 1.05 26.5–44.8	0.83 ± 0.02	19.0 ± 1.45 10.0–53.0	330.6 ± 15.63 39.7–482.9	51.6 ± 2.09 31.9–72.2		60.5 ± 1.99 1.5–149.0	31.4 ± 1.14 21.0–71.0
Нижнее Поволжье	29.3 ± 0.50 16.1–36.6	29.8 ± 0.72 15.9–41.9	28.1 ± 0.66 17.5–39.5	1.02 ± 0.02	8.0 ± 0.20 5.0–11.0	230.0 ± 16.49 59.6–595.7	47.9 ± 2.18 25.8–70.7	285.9	36.6 ± 2.43 9.1–66.1	47.0 ± 2.37 26.0–82.0
<i>L. agilis</i>										
Предуралье	29.0 ± 0.30 15.7–38.5	27.8 ± 0.56 12.4–53.0	27.0 ± 0.65 12.4–50.0	1.21 ± 0.02	10.6 ± 1.89 4.0–20.0	231.0 ± 8.70 59.6–238.3	49.0 ± 2.10 17.5–56.2	290.6	37.8 ± 1.99 11.5–72.3	42.4 ± 2.68 21.0–82.0
Среднее Поволжье	29.8 ± 0.56 13.5–34.3	32.6 ± 1.16 13.1–49.5	28.5 ± 0.58 13.0–45.2	1.02 ± 0.04	11.0 ± 2.16 6.0–25.0	245.0 ± 12.19 174.7–270.0	49.1 ± 4.26 15.2–57.1	305.1	29.0 ± 5.91 7.6–56.2	41.9 ± 7.94 22.0–77.0
Нижнее Поволжье	29.4 ± 1.44 23.7–33.0	27.9 ± 2.11 19.9–33.0	27.6 ± 2.05 19.9–32.6	1.08 ± 0.05	5.0 ± 1.90 3.0–9.0	81.8 ± 10.45 23.8–178.7	31.6 ± 1.2 12.8–33.7	118.4	23.5 ± 1.92 5.2–48.7	55.0 ± 3.88 32.0–89.0
<i>Z. vivipara</i>										
Предуралье	27.6 ± 0.44 12.8–35.3	23.2 ± 0.47 11.3–41.4	22.9 ± 0.58 9.1–36.7	1.28 ± 0.02	16.1 ± 0.96 12.0–20.0	390.9 ± 20.4 282.0–434.4	60.9 ± 2.70 47.9–69.2	467.9	58.0 ± 15.80 6.1–117.0	26.3 ± 4.05 23.0–55.0
<i>Ph. mystaceus</i>										
Нижнее Поволжье	31.4 ± 1.90 21.2–36.5	41.8 ± 1.82 24.8–39.7	33.0 ± 1.83 19.0–37.2	1.03 ± 0.04	14.8 ± 0.89 11.0–23.0	365.9 ± 16.41 396.7–425.7	55.3 ± 2.62 22.0–75.2	436.0	49.3 ± 4.75 7.6–128.4	30.1 ± 2.50 14.0–62.0
<i>Ph. guttatus</i>										
Нижнее Поволжье	32.0 ± 0.81 19.7–38.9	41.6 ± 0.99 19.3–47.6	32.3 ± 1.01 18.6–42.8	0.99 ± 0.81	4.2 ± 1.89 3.5–8.0	92.5 ± 1.25 25.6–138.4	19.0 ± 1.45 10.3–30.8	115.7	18.4 ± 3.79 9.8–36.7	62.6 ± 2.98 42.7–89.5
<i>A. fragilis</i>										
Предуралье	24.6 ± 0.76 19.0–31.4	21.7 ± 0.70 15.4–28.0	20.7 ± 0.67 13.9–26.2	1.17 ± 0.02						

Окончание	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Eryx miliaris</i>											
Нижнее Поволжье	28.8 ± 0.78 25.9–31.6	26.8 ± 1.15 19.7–29.9	25.2 ± 1.42 18.9–29.0	1.04 ± 0.05	5.0 ± 1.02 2.0–8.0	125.2 ± 16.9 65.9–169.6	25.8 ± 1.45 21.3–30.4	156.0	27.4 ± 3.42 13.7–38.8	42.2 ± 3.73 32.6–55.0	
<i>N. natrix</i>											
Предуралье	25.3 ± 0.18 13.6–36.6	23.6 ± 0.27 11.1–40.0	20.2 ± 0.34 9.9–35.3	1.21 ± 0.01	4.0 ± 0.15 3.0–45.0	141.0 ± 25.60 88.6–247.0	21.4 ± 1.54 10.6–21.3	166.4	8.9 ± 0.80 6.08–12.8	59.7 ± 2.97 51.0–70.0	
Среднее Поволжье	26.1 ± 0.57 16.0–32.4	20.8 ± 0.54 14.2–34.3	20.5 ± 0.49 13.9–31.6	1.28 ± 0.03	6.0 ± 1.13 2.0–12.0	144.6 ± 13.42 2.3–139.0	15.9 ± 1.56 14.4–31.9	166.5	18.9 ± 2.12 2.4–33.8	66.8 ± 3.12 42.0–81.0	
Нижнее Поволжье	27.9 ± 0.64 20.1–32.5	22.3 ± 0.83 13.5–32.2	21.1 ± 0.84 11.2–30.9	1.31 ± 0.05	2.9 ± 0.10 1.8–4.3	171.8 ± 19.6 37.7–401.9	31.1 ± 2.20 16.7–60.0	205.8	17.3 ± 1.81 3.0–40.3	42.6 ± 2.56 19.3–67.8	
<i>N. tessellata</i>											
Среднее Поволжье	26.2 ± 0.33 14.8–33.2	25.0 ± 0.62 13.2–40.7	23.1 ± 0.42 14.0–38.6	1.11 ± 0.02	7.0 ± 1.22 2.0–13.0	116.8 ± 10.24 9.5–262.1	30.5 ± 1.56 13.7–65.4	154.3	19.6 ± 2.77 4.5–43.6	72.4 ± 4.07 32.0–92.0	
<i>E. dione</i>											
Среднее и Нижнее Поволжье	28.9 ± 0.81 21.7–32.9	30.6 ± 2.11 20.9–45.6	30.1 ± 1.88 21.2–43.2	1.04 ± 0.05	8.8 ± 1.11 6.0–11.0	231.0 ± 24.9 152.0–290.5	49.0 ± 2.33 21.4–63.5	288.8	46.3 ± 3.02 23.8–61.7	42.0 ± 9.05 28.0–74.0	
<i>V. berus</i>											
светлая, Предуралье	28.2 ± 0.37 6.2–35.9	24.7 ± 0.54 3.7–39.9	22.3 ± 0.55 14.1–32.3	1.32 ± 0.02	7.0 ± 1.04 3.7–20.0	164.6 ± 18.00 27.4–307.8	37.3 ± 4.72 11.4–71.8	208.9	18.2 ± 2.63 3.8–48.9	48.6 ± 3.21 30.0–80.0	
черная, Предуралье	25.8 ± 0.86 12.7–35.1	20.7 ± 0.92 6.6–38.6	17.4 ± 1.18 4.8–36.2	1.47 ± 0.08	3.5 ± 2.04 1.0–8.0	125.0 ± 91.59 19.0–307.4	29.5 ± 14.97 16.0–62.3	158.0	14.8 ± 4.18 10.6–19.0	60.1 ± 10.17 22.0–87.0	
Среднее Поволжье	28.4 ± 0.55 20.5–35.0	22.1 ± 0.60 15.1–31.4	19.8 ± 0.67 17.7–21.9	1.31 ± 0.03	4.5 ± 0.10 4.2–5.0	194.0 ± 46.1 63.5–341.5	48.2 ± 1.16 57.8–65.1	246.7	23.2 ± 0.61 21.3–24.3	57.8 ± 4.94 35.5–73.0	
<i>V. renardi</i>											
Татарстан	28.0 ± 0.43 20.3–34.4	21.8 ± 0.60 12.2–33.2	21.6 ± 0.98 13.9–32.6	1.49 ± 0.05	4.1 ± 0.57 1.6–10.0	185.7 ± 36.03 54.4–317.7	46.0 ± 3.83 20.5–63.1	235.8	9.4 ± 2.13 2.3–25.1	52.7 ± 2.77 27.0–71.0	
Среднее Поволжье	28.0 ± 1.12 21.3–32.8	24.6 ± 2.53 14.5–43.5	21.3 ± 1.97 14.2–31.2	1.25 ± 0.06	8.3 ± 1.90 4.0–15.0	235.0 ± 35.87 42.2–312.6	48.8 ± 3.12 22.8–64.5	292.1	29.7 ± 2.61 2.1–67.5	45.6 ± 3.06 30.0–73.0	
Нижнее Поволжье	28.6 ± 0.45 20.4–38.9	27.9 ± 0.73 14.7–43.9	26.7 ± 0.68 13.7–38.9	1.08 ± 0.02	14.0 ± 0.86 6.0–41.0	272.0 ± 17.14 36.9–480.5	53.0 ± 2.07 13.7–75.2	339.0	39.7 ± 2.84 3.04–121.6	40.0 ± 1.94 16.0–76.0	

Примечание. Для каждого региона верхняя строка –  $M \pm m$ , нижняя строка – пределы.

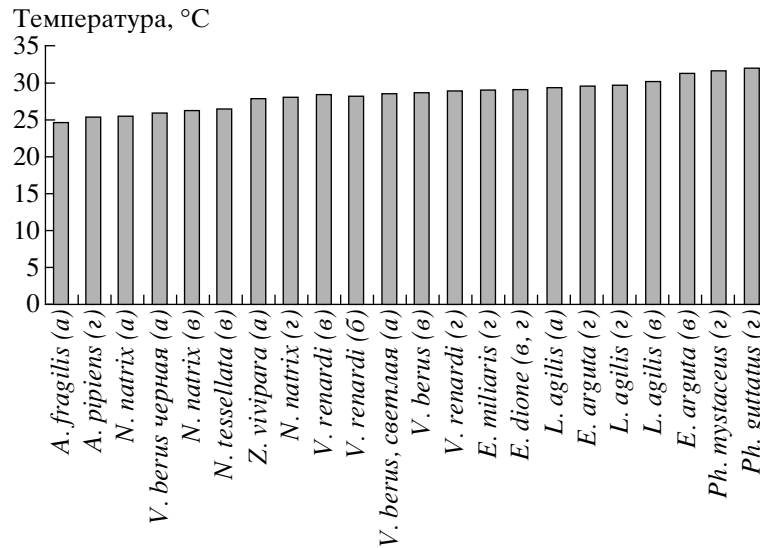


Рис. 3. Распределение рептилий по средней температуре тела (обозначения как в рис. 1).

веретеница ( $24.6 \pm 0.76^\circ\text{C}$ ). Во время ночной активности температура тела пискливого геккончика так же не высока ( $25.1 \pm 0.21^\circ\text{C}$ ). Она на  $3.3^\circ$  ниже его дневной температуры. У прытких ящериц из разных природных зон температура тела отличается всего на  $0.8^\circ$ . Очень близки температуры обыкновенного и водяного ужей, степных гадюк (рис. 3).

Температура тела – показатель довольно стабильный. Она не слишком сильно различается у видов, обитающих в лесных биотопах севера Волжского бассейна, и видов, живущих в пустынных биотопах его юга. Разница между температурой тела самого термофильного вида – круглоголовки-вертихвостки и наименее термофильного – веретеницы ломкой составляет всего  $7.4^\circ\text{C}$ , тогда как разница между ними по предпочитаемой тем-

пературе субстрата  $21.8^\circ\text{C}$ , а по температуре приземного воздуха  $15.6^\circ\text{C}$ .

**Соотношение температуры тела и внешних температур.** Разная степень зависимости температуры тела от внешних температур объясняется несколькими причинами. Одна из главных – поведение. Животное не допустит ни чрезмерного охлаждения, ни, тем более, перегрева, активно регулируя свою температуру в рамках термопреферендума в течение всего периода дневной активности.

Определенный, довольно нестабильный уровень температуры тела может быть достигнут путем инсоляции. При этом у животного возникает необходимость не допустить дальнейшего температурного подъема. Такое значение температуры тела, после которого она становится ниже внешней температуры, мы называем “абсолютным температурным оптимумом”. Его практически невозможно измерить в полевых условиях, но несложно вычислить.

Все полученные за время полевых работ значения температуры разбиваются на классы вариационного ряда. Каждому значению внешней температуры соответствует температура тела животного, находящегося в этих условиях. Определяются среднеарифметические значения внешних и внутренних температур для каждого из этих классов. Две кривые на графике, построенном на основе этих расчетов, перекрещиваются в определенной точке, которая и соответствует температуре “абсолютного оптимума”.

Рис. 4 характеризует высокотемпературный вид, точнее популяцию – степную гадюку из Астраханской обл., а рис. 5 – “низкотемпературную” обыкновенную гадюку черной морфы из Предуралья. В принципе, графики схожи.

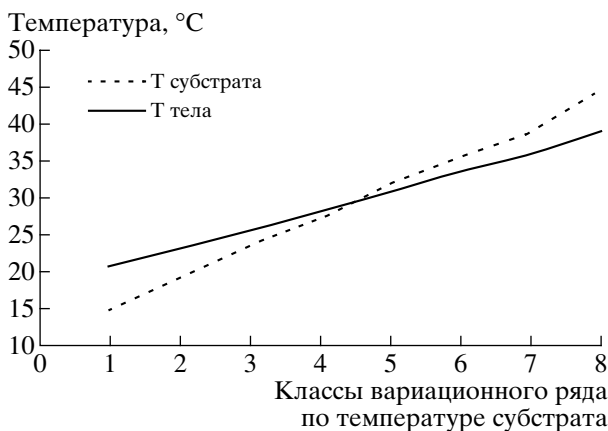


Рис. 4. Соотношение температуры субстрата и температуры тела у степной гадюки из Астраханской обл.

При относительно низкой температуре грунта температура тела в это время 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. Эти точка перехода для степной гадюки соответствует 29.5°C, для черной морфы обыкновенной гадюки 28.8°C. Такая близость температур этих змей может быть объяснима некоторыми 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, старается находиться в наиболее обогреваемом месте, 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 разноцветных ящурок и степных гадюк, 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 гораздо значительнее: от 21.5 до 60.8% (рис. 6).

Температура в норе мало зависима от температуры поверхности песка ( $\eta = 0.53 \pm 0.14, p < 0.05$ ). В период с 8 до 20 ч она изменилась всего на 0.6°, тогда как на пике тепловой активности в 14 ч песок рядом с норой прогрелся до 48.1°C, приземный воздух – до 40.4°C, в норе же было всего 16.8°C (рис. 7).

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°. 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 ч 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 ящурка,

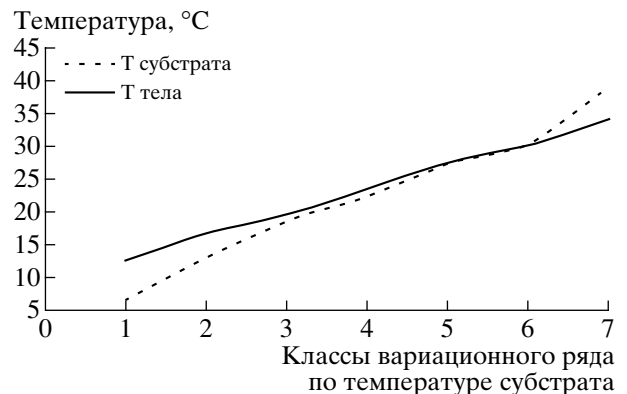


Рис. 5. Соотношение температуры субстрата и температуры тела обыкновенной гадюки, черной морфы из Предуралья.



Рис. 6. Влажность воздуха в норе разноцветной ящурки.

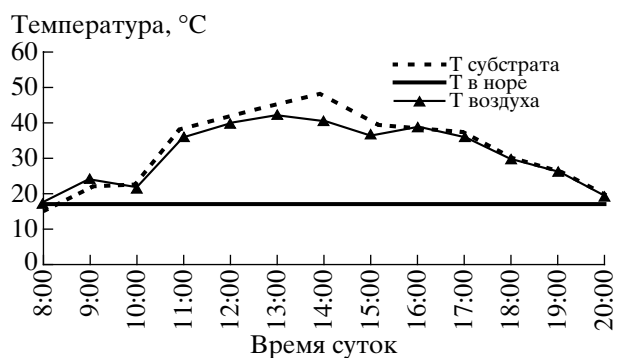


Рис. 7. Температура в норе разноцветной ящурки и около нее.

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 в тени 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.** Отношение температуры тела к внешней температуре можно выразить через индекс термоадаптации (*It*) (Литвинов, 2005). Его высокое значение говорит об “умении” животного 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 Предуралье, характерно значение индекса от 1.47 и 1.32 у черной и светлой морф обыкновенной гадюки или 1.21 у прыткой ящерицы. Этот вид в своей климатической зоне наиболее теплолюбив. В центральной части бассейна в Среднем Поволжье у прыткой ящерицы значение индекса 1.02, а у подвида обыкновенной гадюки (гадюки Никольского) 1.31. 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 и 0.99.

Применение индекса дает возможность сравнить термоадаптационные способности рептилий из разных климатических зон или из разных стадий с различными микроклиматическими условиями внутри одной зоны. Поясним сказанное. Прыткая ящерица, обитая на большом пространстве ареала, занимает внутри него различные стадии, тем не менее, сходные своими микроклиматическими, прежде всего температурными, характеристиками. В Предуралье предпочтительная для нее внешняя температура около 28°C, в Среднем Поволжье около 30°C, а в Астраханской обл., примерно 28°C. Прыткая ящерица – умеренный термофил. Это значит, что на севере ареала она занимает открытые участки с максимальным воздействием солнечной радиации. Обычно это остепненные 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 относительно минимальным удельным значением 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 это  $29.2 \pm 0.63^\circ\text{C}$  апрель ( $n = 46$ ), в Среднем Поволжье  $29.8 \pm 0.56^\circ\text{C}$  ( $n = 61$ ) и в Астраханской обл.  $29.4 \pm 0.44^\circ\text{C}$  ( $n = 68$ ).

С другой стороны, змеи одного вида, например светлая и черная морфы обыкновенной гадюки, обитают на одной территории в одной климати-

ческой зоне, но занимают стадии, хорошо различающиеся температурным режимом. Светлая морфа в Предуралье более ксерофильна и термофильна, чем черная. Первая обычно обитает на слабо заросших южных склонах, вторая – по лесным опушкам, берегам рек или краям болот. Расстояние между местообитаниями первой и второй иногда не превышает и нескольких сотен метров. По своим температурным параметрам и, прежде всего, по индексу термоадаптации, они различаются значительно больше, чем обитающие за многие сотни километров друг от друга прыткие ящерицы. Для светлоокрашенных гадюк он равен  $1.32 \pm 0.02$  ( $n = 153$ ), а для черных –  $1.47 \pm 0.08$  ( $n = 56$ ).

Живущая на севере своего ареала степная гадюка из Татарстана экологическими показателями и крупными размерами гораздо больше напоминает обыкновенную гадюку, чем свою типичную форму из районов Северного Прикаспия. Она заметно менее ксерофильна и термофильна и занимает стадии, гораздо более подходящие для обыкновенной гадюки, чем для степной.

Вероятно, географическую изменчивость индексов термоадаптации у некоторых видов рептилий Волжского бассейна можно рассматривать как клинальную. Значительное внимание проявлению этой формы изменчивости морфологических параметров в зависимости от климатических особенностей у многих животных, в том числе у наземных моллюсков, ракообразных, рыб, земноводных, змей, уделял Терентьев (1951, 1961, 1969, 1970). Автор отмечал, что предложенные Хаксли “экоклинны” интересны и “указывают на предполагаемую причину явления – окружающие условия” (Терентьев, 1961).

Проследим изменчивость термоадаптационных свойств у степной гадюки. В Татарстане проходит северная граница ее ареала. Гадюки, живущие на о-ве Спасский Куйбышевского водохранилища, обитают в условиях повышенной влажности и относительно невысокой для этого вида температуры. В целом для Татарстана характерны средняя температура июля  $22.0^\circ\text{C}$  и суммарная солнечная радиация от 90 до 100 ккал/см<sup>2</sup> (Географический атлас, 1980). Среднеарифметическое значение длины степных гадюк, обитающих здесь (*L. + L. cd.*)  $617.6 \pm 32.2$  мм. Их средняя масса  $119.4 \pm 26.6$  г ( $n = 32$ ). Средняя площадь поверхности тела  $304.6 \pm 15.90$  см<sup>2</sup>. Она рассчитана на основании уравнения  $S = kMm^{0.67}$ , где *M* – масса, а коэффициент *k* для змей равен 12.5 (Шмидт-Нильсен, 1987). Относительная площадь поверхности тела  $2.64 \pm 0.20$ . Количество меланистов достигает 60% (Гаранин и др. 2004). Средняя температура тела гадюк  $28.0 \pm 0.12^\circ\text{C}$ , средняя внешняя избираемая ими температура  $20.7 \pm 0.54^\circ\text{C}$ . Индекс термоадаптации  $1.49 \pm 0.05$ . Это наиболее высо-

кое его значение среди всех рептилий Волжского бассейна.

Среднее Поволжье (Самарская и Ульяновская обл.) характеризуются средней температурой июля  $24.0\text{--}28.0^\circ$  и суммарной солнечной радиацией  $100\text{--}110$  ккал/см<sup>2</sup>. Средняя длина степных гадюк на этой территории  $563.2 \pm 8.47$  мм. Масса  $95.8 \pm 24.3$  г ( $n = 24$ ). Площадь поверхности тела  $200.4 \pm 5.18$  см<sup>2</sup>. Относительная площадь поверхности  $3.23 \pm 0.04$ . Средняя температура тела  $28.0 \pm 0.43^\circ\text{C}$ , а внешняя  $23.2 \pm 0.84^\circ\text{C}$ . Индекс термоадаптации закономерно уменьшается и равен  $1.25 \pm 0.06$ .

Для Нижнего Поволжья (Волгоградская и Астраханская обл.) характерна повышенная сухость. Осадков выпадает менее 170 мм при большей, чем количество выпадающей влаги в 5–6 раз испаряемости. Суммарная солнечная радиация  $110\text{--}120$  ккал/см<sup>2</sup>. Средняя температура июля  $28.0\text{--}32.0^\circ\text{C}$ . Длина степных гадюк на этой территории  $473.2 \pm 7.48$  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  $3.49 \pm 0.32$ . Средняя температура тела  $28.6 \pm 0.44^\circ\text{C}$ , при избираемой ими внешней температуре  $27.3 \pm 0.70^\circ\text{C}$ . Индекс термоадаптации  $1.08 \pm 0.02$ . В популяции не отмечено ни одной меланистической особи. Таким образом, степные гадюки в направлении Татарстан – Астрахань становятся заметно мельче. У них уменьшается площадь поверхности тела и, соответственно, увеличивается относительная поверхность.

Интенсивность теплообмена рептилий со средой находится в тесной связи с их размерами, окраской тела и поведением. Поведение у рептилий из разных климатических зон в общих чертах сходно – это активная регуляция температуры тела по принципу “перегрелся – скрылся в укрытие, охладился – вышел”. Значительное количество меланистов в северных популяциях, скорее всего, объясняется их большими трудностями нагрева до оптимума, чем это происходит в южных популяциях. Что же касается размеров, то известно, что небольшое тело нагревается быстрее, потому что имеет относительно большую поверхность. Как отмечает Шмидт-Нильсен (1972), тепловая нагрузка животного в пустыне складывается из двух компонентов: тепла, поступающего извне, и метаболического. Внешнее тепло – это тепло и субстрата, и приземного воздуха. Так как оно воздействует через поверхность тела, то внешняя тепловая нагрузка будет пропорциональна этой поверхности. При этом общая тепловая нагрузка, обусловленная метаболическим и внешним теплом, будет так же приблизительно пропорциональна поверхности, и небольшое животное, с его большей поверхностью тела, оказывается в условиях гораздо менее благоприятных для поддержа-

ния температуры тела на относительно низком уровне. Зато мелкие особи в условиях дневного перегрева, уйдя в норы, будут остывать в них гораздо быстрее, чем более крупные. Более массивные “северные” гадюки медленнее нагреваются, проводя, особенно самки, значительную часть дня в состоянии обогрева, тогда как “южные” в этом состоянии находятся чаще только в утренние и вечерние часы; медленнее остывают также крупные гадюки. Таким образом, основные способы, предотвращающие перегрев у “южных” степных гадюк, – это светлая окраска и нахождение в тени или норе все жаркое время дня.

На что указывают разные значения индекса при большом сходстве температур тела рептилий из разных популяций одного вида в направлении с севера на юг или, наоборот, с юга на север (прыткая ящерица и степная гадюка)? Скорее всего, на то, что эти животные хорошо используют механизмы поведенческих, физиологических и других термоадаптаций, обеспечивая оптимальный прогрев на севере или оптимальное охлаждение на юге.

Остановимся на термобиологии пискливого геккончика – единственного в Волжском бассейне вида с четко выраженной ночной активностью. Хорошо изолированная популяция его обитает в Астраханской обл. в Богдинско-Баскунчакском заповеднике на юго-восточном склоне горы Большое Богдо. Днем геккончики прячутся на склонах под доломитовыми плитками, формирующими особый микроклимат с повышенной влажностью и пониженной температурой. Такие убежища предохраняют их от дневного перегрева и высыхания и защищают от врагов. Под плитками на  $3.0^\circ$  прохладней, чем на их поверхности. Днем средняя температура тела геккончиков почти на  $3.0^\circ$  выше, чем температура грунта под камнями, и равна  $28.0 \pm 0.29^\circ\text{C}$ . Температурный оптимум организма в это время  $28.0\text{--}30.2^\circ\text{C}$  при оптимуме в укрытиях  $22.5\text{--}27.4^\circ\text{C}$ .

Ночью ситуация коренным образом меняется. Пик активности приходится на 22–01 ч. У пискливого геккончика ночью средняя температура тела не выше, а ниже на  $2.8^\circ$ , чем днем. Индекс термоадаптации в состоянии наивысшей активности у него равен 1.26, то есть становится таким же, как у живущей намного севернее живородящей ящерицы днем. Значение этого индекса во время пребывания в дневных укрытиях уменьшается до 1.19.

### Солнечная радиация

Как известно, солнечная радиация представляет собой поток энергии с длиной волны от 0.05 до 3–4 тыс. нм. Охарактеризуем значения трех участков ее спектра: ультрафиолетового излучения, видимого света и инфракрасного излучения (падающего тепла). Заметим предварительное,

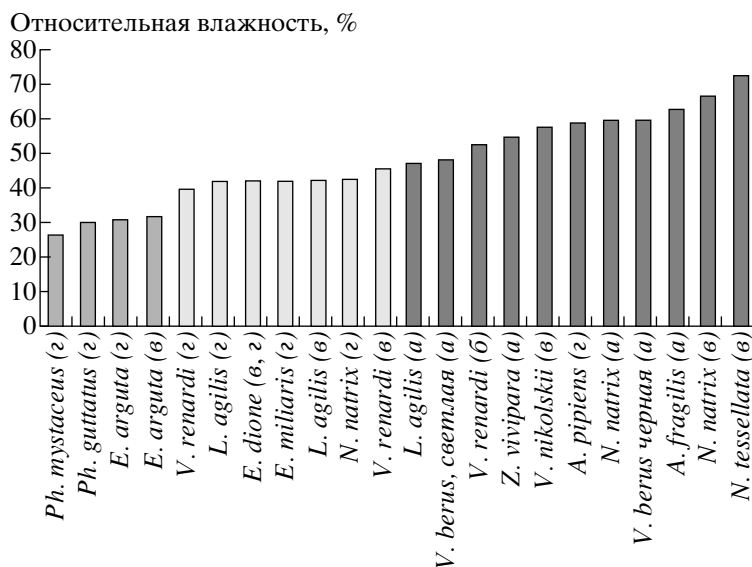


Рис. 8. Предпочитаемая средняя относительная влажность воздуха (обозначения как на рис. 1).

что значения удельной мощности солнечной радиации ( $\text{Вт}/\text{м}^2$ ), приведенные ниже, характеризуют не столько типичный для рептилий биотоп, сколько конкретную точку, в которой было отмечено животное, то есть именно те микроклиматические условия, которые животное активно выбирает в данный момент времени.

**Ультрафиолетовое излучение.** Воздействие такого типа излучения на рептилий давно привлекало внимание герпетологов (Динесман, 1949; Стрельников, 1944, 1959).

По отношению к этому спектру излучения выявлено 4 вида пресмыкающихся, использующих наибольшую его мощность. Это – разноцветная ящурка популяций левобережья Средней и Нижней Волги, оба вида круглоголовки и степная гадюка. Предпочитаемое ими среднее значение составляет  $13.7\text{--}19.0 \text{ Вт}/\text{м}^2$ . Наименьшим же количеством ультрафиолета довольствуется обыкновенная гадюка черной морфы из Предуралья:  $3.5 \text{ Вт}/\text{м}^2$ . Обитающая в этой же климатической зоне гадюка светлой морфы нуждается уже в  $7.0 \text{ Вт}/\text{м}^2$ , хотя их станции иногда разделяют всего несколько сотен метров.

**Видимый свет.** Максимум излучения в солнечном спектре приходится на область видимой его части (Будыко, 1977). Пресмыкающиеся Волжского бассейна используют очень широкий диапазон удельной мощности видимого света от минимума в  $81.8 \pm 7.98 \text{ Вт}/\text{м}^2$  (в единицах освещенности это  $20599.4 \text{ лк}$ ) ( $n = 84$ ), характерного для живородящей ящерицы в Предуралье, до  $390.9 \pm 20.4 \text{ Вт}/\text{м}^2$  ( $98439.0 \text{ лк}$ ) ( $n = 18$ ), типичного для ушастой круглоголовки в Астраханской обл.

Как сказано выше, прыткие ящерицы, обитающие на севере ареала, выбирают наиболее освещенные, а значит и наиболее прогреваемые участки, компенсируя нехватку солнечной радиации ( $327.4 \pm 16.49 \text{ Вт}/\text{м}^2$ ,  $n = 72$ ). В Среднем Поволжье они уже вынуждены значительно снижать ее воздействие, наоборот, выбирая более заросшие травой участки ( $186.6 \pm 8.70 \text{ Вт}/\text{м}^2$ ,  $n = 68$ ). В Прикаспийской полупустыне прыткие ящерицы также предпочитают более затененные ( $245.0 \pm 12.19 \text{ Вт}/\text{м}^2$ ,  $n = 32$ ), но все же более освещенные станции, чем в Среднем Поволжье из-за относительно слабо развитого травяного покрова.

И по отношению к видимому свету, и к ультрафиолетовому излучению, так же как и по отношению к температуре субстрата следует выделять 3 группы пресмыкающихся. Прежде всего, это обитающие на юге региона термо- и гелиофилы: круглоголовки, разноцветная ящурка и степная гадюка. Вторую группу умеренно использующих указанные факторы составляют узорчатый полоз, степная гадюка из Среднего Поволжья, все прыткие ящерицы, оба вида ужей из этого же региона, гадюка Никольского и светлая морфа обыкновенной гадюки. Третья группа – это те виды, которые довольствуются относительно небольшим количеством света. В нее входят живородящая ящерица, обыкновенный уж из Предуралья и обыкновенная гадюка черной морфы.

**Инфракрасное излучение.** Падающее на субстрат и возвращенное им тепло создает комфортные температурные условия, которые активизируют двигательную активность рептилий утром, обеспечивают их перемещения в рамках термопреферендума днем и вечерний уход в убежища. Закономерности в распределении тепловой на-

грузки на станции примерно такие же, как и в случае с внешними температурами. Наиболее теплолюбивы: оба вида круглоголовок, разноцветная ящурка, живущая в Среднем и Нижнем Поволжье, и степная гадюка из Астраханской обл. Среднюю группу предпочитающих падающее тепло мощностью 37.3–49.1 Вт/м<sup>2</sup> образуют: пряткая ящерица (из всех популяций), степная гадюка, обитающая в Среднем Поволжье и на Спасском архипелаге в Татарстане, узорчатый полоз, обыкновенная гадюка светлой окраски из Предуралья и ее черная морфа – гадюка Никольского. В третью группу входят: ломкая веретеница, живородящая ящерица, черная обыкновенная гадюка из Предуралья, оба вида ужей из Предуралья и Среднего Поволжья. Они предпочитают удельную мощность теплового потока 19.0–31.6 Вт/м<sup>2</sup>.

**Влажность.** Как правило, низкая влажность воздуха в летнее время связана с его высокой температурой и, соответственно, виды-термофилы являются наиболее ксерофильными (рис. 8). Это все те же круглоголовки и разноцветная ящурка. Относительная влажность в период их наибольшей суточной активности 26.3–30.1%. Наиболее влаголюбивы оба вида ужей, особенно водяной (предпочитаемая влажность приземного воздуха 72.4%), веретеница и черная обыкновенная гадюка. Похожие в температурных предпочтениях прыткие ящерицы сходны и в выборе влажности. Живущая в однотипных биотопах с разноцветной ящуркой (влажность 30.9%) пряткая ящерица в астраханских песках использует, тем не менее, большую влажность (41.9%).

Подводя итоги сказанному, еще раз отметим, что пресмыкающиеся активно выбирают оптимальные для них микроклиматические условия, всячески стремясь усилить воздействие солнечной радиации при обитании в северной части ареала или, обитая в южной, наоборот, снизить его.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренне признательны А.Г. Бакиеву (ИЭВБ РАН) за ценные предложения и труд по ознакомлению с рукописью статьи. Обработка материала осуществлялась при активном участии С.В. Ганщук, которой мы также благодарны.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боркин Л.Я., Семенов Д.В., 1986. Температура и суточная активность пестрой круглоголовки *Phrynoscephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) в Заалтайской Гоби // Зоол. журн. Т. LXV. Вып. 11. С. 1655–1663.
- Боркин Л.Я., Черлин В.А., Басарукин А.М., Маймин М.Ю., 2005. Термобиология дальневосточного сцинка (*Eumeces latiscutatus*) на острове Кунашир, Южные Курильские острова // Современная герпетол. Т. 3/4. Саратов: Изд-во Саратовского университета. С. 5–28.
- Будыко М.И., 1977. Глобальная экология. М.: Мысль. С. 41.
- Ганщук С.В., 2005. Микроклиматические условия обитания ящериц Волжско-Камского края и температура их тела. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН. 19 с.
- Ганщук С.В., Литвинов Н.А., 2002. Сравнительная характеристика температуры тела рептилий Предуралья и Среднего Поволжья // Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий. Казань. С. 128–129.
- Гаранин В.И., Павлов А.В., Бакиев А.Г., 2004. Степная гадюка, или гадюка Ренарда *Vipera renardi* (Christopher, 1861) // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН. С. 61–90.
- Географический атлас, 1980. Изд. 4. М. 238 с.
- Динесман Л.Г., 1949. О распространении и экологии рептилий в связи с зонами солнечной радиации // Проблемы физической географии. Т. XIV. С. 153–165.
- Котенко Т.И., 1993. Термобиология // Разноцветная ящурка. Киев: Наукова думка. С. 120–143.
- Литвинов Н.А., 2004. Термобиологические исследования // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН. С. 109–146. – 2005. Температурные условия обитания степной гадюки *Vipera renardi* в весеннее время в песках Волго-Ахтубинской дельты // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Сб. науч. трудов. Вып. 8. С. 111–116.
- Стрельников И.Д., 1944. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоол. журн. Т. XXIII. Вып. 5. С. 250–255. – 1959. О терморегуляции у современных и о вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий // Вопр. палеобиологии и биостратиграфии. М.: Гос. научно-техническое изд-во литературы по геологии и охране недр. С. 129–143.
- Герентьев П.В., 1951. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных // Бюл. моск. об-ва испыт. природы, отд. биологии. Т. LVI. Вып. 2. С. 14–23. – 1961. Микроклиматы как форма адаптации // Труды Ленинградского об-ва естествоиспыт. Т. LXXII. Вып. 1. С. 46–48. – 1969. Географическая изменчивость размеров большой синицы // Бюл. моск. об-ва испыт. природы, отд. биологии. Т. LXXIV. Вып. 1. С. 135–140. – 1970. Влияние климатической температуры на размеры раковин наземных моллюсков // Зоол. журн. Т. XLIX. Вып. 1. С. 5–10.
- Хозацкий Л.И., 1959. Температура поверхности тела некоторых земноводных и пресмыкающихся // Вестник Ленинградского ун-та. № 21. С. 92–105.
- Черлин В.А., 1989. Возрастные различия термобиологических характеристик некоторых ящериц // Известия АН Туркменской ССР. № 1. С. 35–38.

- Черлин В.А., Чикин Ю.А., 1991. К термобиологии ящериц горных районов Узбекистана // Герпетологические исследования. Л. С. 119–129.
- Шмидт-Нильсен К., 1972. Животные пустынь. Л.: Наука. С. 32–35. – 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. С. 86–91.
- Brattstrom B.H., 1965. Body temperatures of reptiles // American Midland Naturalist. V. 73. № 2. P. 376–422.
- King D., 1980. The thermal biology of free-living sand goannas (*Varanus gouldii*) in Southern Australia // Copeia. № 4. P. 755–767.

## THE BODY TEMPERATURE AND MICROCLIMATIC CONDITIONS OF HABITAT FOR REPTILES IN THE VOLGA RIVER BASIN

N. A. Litvinov

*Perm State Pedagogical University, Perm 614990, Russia*

The influence of microclimatic habitat conditions on the body temperature was studied in 13 reptile species from the Volga River basin including different natural zones from the taiga to the Caspian Sea desert. The reptiles studied may be divided into three groups (high-, medium-, and low-temperature) in their relation to temperatures of substrates and lower air layers. According to the mean body temperature, three species (*Phrynocephalus guttatus* (Gmelin 1789), body temperature of  $32.00 \pm 0.81^\circ\text{C}$ ; *Ph. mystaceus* (Pallas 1776),  $31.40 \pm 1.90^\circ\text{C}$ ; *Eremias arguta* (Pallas 1773),  $30.9 \pm 0.71^\circ\text{C}$ ) are considered as the high-temperature ones. *Anguis fragilis* (Linnaeus 1758) is the low-temperature species with a body temperature of  $24.6 \pm 0.76^\circ\text{C}$ . The ratio between body temperature and external temperature is the index of thermal adaptation (*It*). This index allows to compare the thermal adaptation ability of reptiles from different climatic zones or from habitats with different microclimatic conditions within one natural zone.