

Н. А. Литвинов, М. К. Панова, Г. А. Окулов

ИЗУЧЕНИЕ ТЕРМОРЕГУЛИРУЮЩЕГО ПОВЕДЕНИЯ РЕПТИЛИЙ МЕТОДОМ ИМПЛАНТАЦИИ РЕГИСТРАТОРОВ ТЕМПЕРАТУРЫ

Метод постоянной регистрации температуры тела может считаться наиболее объективным показателем всех форм термостабилизирующего поведения рептилий. В качестве объекта были выбраны два водяных и два обыкновенных ужа, все примерно одного размера, и пять обыкновенных гадюк, выпущенных на волю в места их поимки. В каждой змее находился один регистратор iBDL типа таблетка, примерно посередине спины рабочей поверхностью к телу. Библиогр. 7 назв. Ил. 5.

Ключевые слова: температура тела, термостабилизирующее поведение, регистрация температуры.

N. A. Litvinov, M. K. Panova, G. A. Okulov

THE STUDY OF THERMOREGULATORY BEHAVIOR OF REPTILES BY IMPLANTATION OF TEMPERATURE RECORDERS

Perm State Humanitarian Pedagogical University, 24, ul. Sibirskaya, Perm, 614990, Russian Federation; litvinov@pspu.ru, panova_mk@pspu.ru, okulov_ga@pspu.ru

Method of permanent registration of the body temperature can be regarded as the most objective measure of all forms of thermostabilizing behavior of reptiles. As the objects for the study we selected two grass (*Natrix natrix*) and two dice (*Natrix tessellata*) snakes all of about the same size and five European adders (*Pelias berus*) released in the places of their capture. Each snake had one receptionist iBDL type tablet, approximately in the middle of the snake's back with the working surface facing to its body. Refs 7. Figs 5.

Keywords: body temperature, heat stabilizing behavior, temperature control.

Как известно, рептилии — эктотермные животные с низкой эндогенной термopодуkцией, практически полностью зависимые от внешних источников тепла. Температура тела у них, ее сезонная динамика, способы регуляции и многое другое является предметом внимания специалистов и предметом дискуссий [1–7].

Метод постоянной регистрации температуры тела является вполне информативным показателем некоторых форм термоадаптивного поведения рептилий. Разовые измерения температуры тела, выполненные на большом количественном материале в течение продолжительного времени, также могут считаться весьма объективными.

Материал и методика

В качестве объекта были выбраны два водяных *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) и два обыкновенных *N. natrix* (Linnaeus, 1758) ужа, все примерно одного размера, и пять обыкновенных гадюк *Pelias berus* (Linnaeus, 1758), выпущенных на волю в места их поимки.

Н. А. Литвинов (litvinov@pspu.ru), М. К. Панова (panova_mk@pspu.ru), Г. А. Окулов (okulov_ga@pspu.ru): Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, Российская Федерация, 614990, Пермь, ул. Сибирская, 24.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

В каждой змее находился один регистратор iBDL типа таблетка, примерно по середине спины рабочей поверхностью к телу. Он вводился в разрез кожи с нанесенным на него бициллином или пенициллином. Разрез зашивался капроновой нитью хирургическим швом. На шов наносился медицинский клей БФ-6.

Измерение у ужей продолжалось 41 сутки. В память регистраторов значения температуры вносились через каждые 30 мин. Всего сделано 1962 измерения. Эксперимент проводился на открытом воздухе с имитацией природной обстановки в вольере размером 3×2 м, где находился грунт, водоем размером 0,5×0,5 м и различного типа укрытия в виде шифера и кусков дерна. Ужи начали питаться лягушками и живой рыбой через 6–9 суток после имплантации регистраторов. За время эксперимента отторжения регистраторов и воспаления не отмечено.

Гадюки были выпущены на следующий день в места поимки и уже через день мы наблюдали их в состоянии утреннего нагревания. Поскольку у обыкновенной гадюки хорошо выражена территориальность, эти змеи неоднократно встречались при последующих посещениях их мест обитания. За выпущенными змеями с разной степенью успеха наблюдали с помощью камеры слежения. Поведение змей внешне не отличалось от поведения других гадюк. Их суточная активность начиналась и заканчивалась примерно в то же время, что и у других змей. Как правило, утром они грелись, свернувшись на кочках со светлой сухой травой.

За оптимальную температуру тела змей, как и за оптимальную внешнюю температуру, мы принимаем интервал температур при отсечении 25 % самых высоких и 25 % самых низких показателей всего температурного массива. Желательно, чтобы массив был достаточно большим, например 100 и более измеренных показателей. Для обыкновенного ужа мы располагаем массивом в 562 температуры, для водяного ужа из Нижнего Поволжья — в 265 температур, обыкновенной гадюки светлой морфы — 248 температур, и черной морфы — 158 температур.

Результаты

Ужи. Запись температуры у всех четырех особей оказалась идентичной, что указывает на большое сходство в терморегулирующем поведении двух близких в систематическом отношении видов и то обстоятельство, что змеи находились в одинаковых микроклиматических условиях. Скорее всего, различия могли бы появиться у змей разного размера.

Температура воздуха за 41 сутки регистрации изменялась в большом диапазоне: от 2,3 °C (раннее утро) до 38,4 °C с амплитудой в 36,1 °C (рис. 1). Наибольшая температура тела ужа всегда была ниже внешней (36,9 °C), а наименьшая — выше (5,5 °C). Таким образом, амплитуда температуры тела составила 31,4 °C. Оптимальная, т.е. активно избираемая ужом температура воздуха оказалась в пределах 21,2–26,0 °C, что близко к таковой в естественной среде: 17,8–26,0 °C. Оптимум температуры тела в эксперименте также оказался близким к естественным параметрам: в эксперименте 26,3–31,0 °C и 23,5–30,8 °C в природной среде. Вечерний уход в укрытие происходит при довольно высокой температуре и тела змеи, и воздуха: порядка 25–27 °C.

Отметим четыре формы терморегулирующего поведения, которые так или иначе связаны с терморегуляцией в течение периода дневной активности, каждой

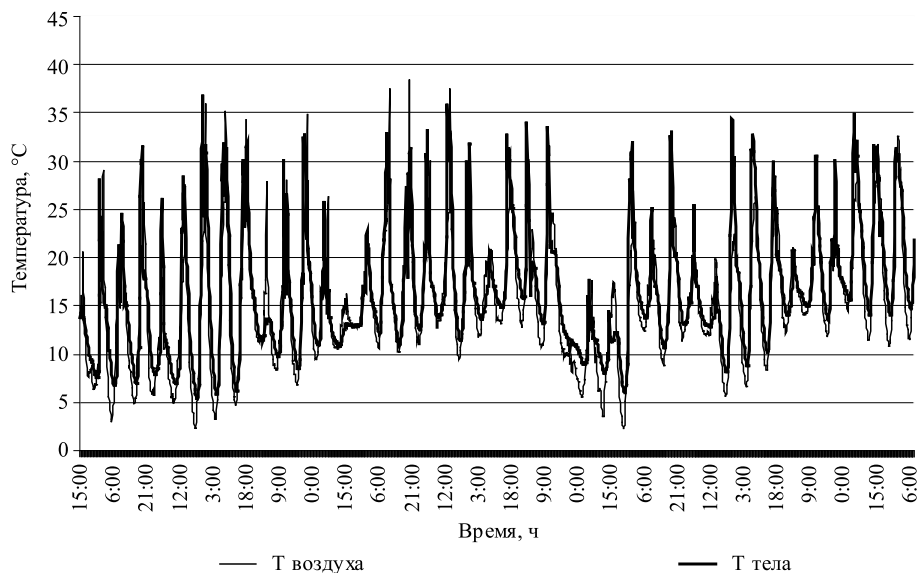


Рис. 1. Внешняя температура и температура тела обыкновенного ужа за все время регистрации

из которых соответствует свой диапазон температур. Первая форма — это пребывание в ночных убежищах, занимающее приблизительно 14 часов (58 % времени суток). Вторая форма — это первое нагревание и нахождение на освещенном месте, которое длится примерно 4 часа (17 %). Третья — нахождение в тени, примерно 2 часа (8 %), и четвертая — повторный обогрев — 4 часа (17 %). Добывание пищи — схватывание лягушки или заглатывание рыбы, как правило, занимало не более 20–30 минут и происходило во второй половине дня во время пребывания в тени или при повторном обогреве.

Гадюки. Для удобства разделим весь температурный массив (рис. 2) на четыре поведенческих периода в течение суток: «утреннее нагревание», «дневная активность», «вечернее остывание после ухода в ночное укрытие» и «ночь». Поскольку приземная температура была очень изменчива, выделим «теплый день» с температурой порядка 25,0–38,0 °C, «прохладный день» (10,0–24,0 °C), «тёплая ночь» (10,0–20,0 °C) и «холодная ночь» (–2,0–9,0 °C).

Утреннее нагревание. Начало разогрева, т. е. утренний выход из ночных убежищ у светлой гадюки в мае приходится на 7.30–8.30 как при низкой, так и при относительно высокой температуре приземного воздуха 17,0–21,0 °C (рис. 3). В холодное утро, переходящее в пасмурный и прохладный день, утренний выход происходит позже: в 10–11 часов при температуре 15,0–16,5 °C. Черная гадюка в июне в теплое утро появляется на поверхности примерно в это же время, но при внешней температуре несколько ниже: 10,0–15,0 °C. В холодное утро — примерно с такой же задержкой, что и светлая змея, при температуре 8,0–13,0 °C.

В целом, черная гадюка при похожих утренних температурах разогревалась в 1,6 раз быстрее, чем светлая, но только в прохладное утро. В теплое утро обе змеи нагреваются примерно с одинаковой скоростью.

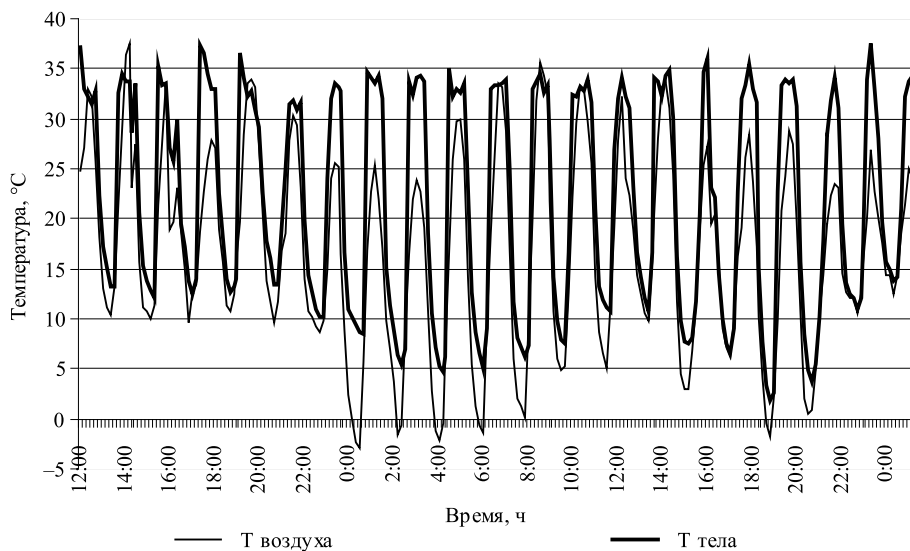


Рис. 2. Внешняя температура и температура тела обыкновенной гадюки за все время регистрации

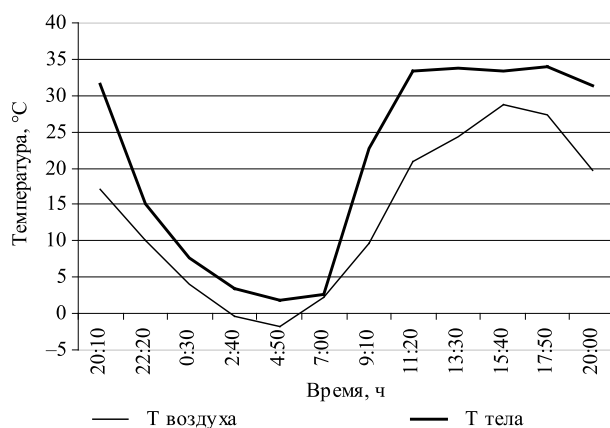


Рис. 3. Утро после холодной ночи (пояснение в тексте)

Дневная активность. В жаркий день наблюдались два варианта температуры тела, обусловленных разными способами терморегулирующего поведения обеих гадюк. В первом случае температура тела змей в течение всего дня была выше максимальных значений температуры приземного воздуха (рис. 4). Во втором случае, но гораздо реже, змеи не допускали критического подъема температуры тела в жаркий день, уползая в тень, и тогда их температура оказывалась ниже внешней (рис. 5). Обычно змеи находили тень в основании заросшей осокой кочки под довольно густым травяным пологом.

В жаркий день разница между температурой тела светлоокрашенной гадюки и температурой воздуха в период от полного нагрева до ухода в ночное убежище

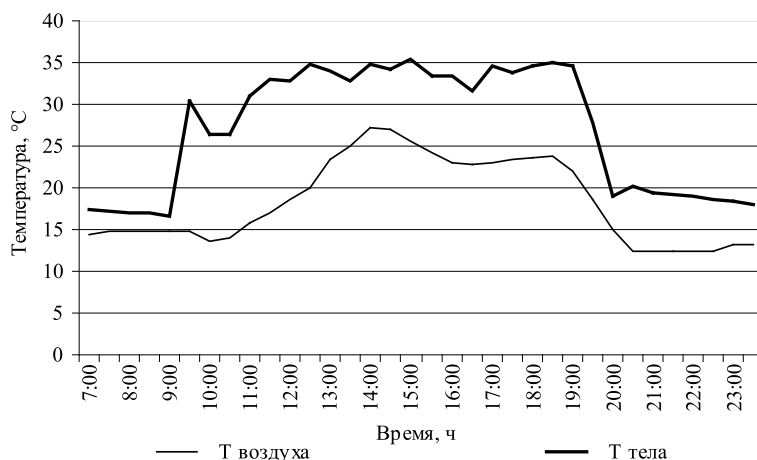


Рис. 4. Рекордный утренний разогрев черной гадюки и температура ее тела в течение прохладного дня

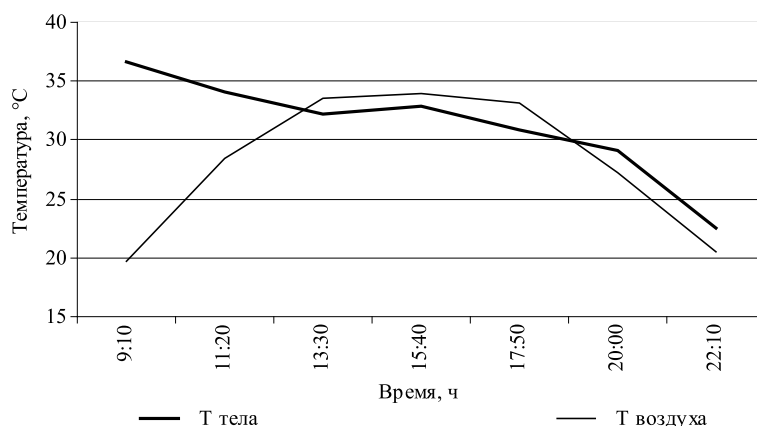


Рис. 5. Температура тела светлой гадюки в жаркий день

составляла примерно $6,0^{\circ}\text{C}$. У черной эта разница оказалась равной $8,3^{\circ}\text{C}$. В прохладный день различие было выражено еще сильнее: у светлой $11,8^{\circ}\text{C}$, у черной — $16,7^{\circ}\text{C}$.

И у светлой, и у черной гадюк за весь период регистрации три раза отмечено не более чем тридцатиминутное превышение температуры в $37,0^{\circ}\text{C}$. Зубцы на термограмме тела змеи говорят о ее терморегулирующем поведении — то нагреве, то уходе в тень.

Уровень температуры тела, при достижении которого возникает тенденция к недопущению дальнейшего ее роста, рассчитанный методом линейной регрессии, соответствует у светлой гадюки $31,6^{\circ}\text{C}$ в теплый, даже жаркий день и $30,5^{\circ}\text{C}$ —

в прохладный. У черной гадюки эти уровни, соответственно 32,9 °C и 28,8 °C. Это близко к уровню в 30,0 °C, который мы ранее указывали для этого вида.

Вечернее остывание. Как правило, змеи еще остаются вне укрытий, поддерживая высокий уровень температуры тела до того, как начинается вечернее снижение температуры воздуха (рис. 2 и 4). Обычно этот период длится от получаса до полутора часов. Предполагаем, что снижение температуры тела начинается с момента ухода змеи в укрытие, как правило, под кочку, на которой утром она располагается для стартового обогрева. За начальную температуру остывания мы принимали ту, с уровня которой начинается ее снижение. Конечная температура остывания та, с уровня которой начинается ее ночная стабилизация. Во всех случаях выражен температурный гистерезис — скорость остывания значительно ниже скорости утреннего разогрева. Светлая змея в теплый вечер остывает в два раза медленнее утреннего разогрева, а в прохладный — в 1,7 раза. Черная гадюка в теплый вечер остывает в 2,3 раза медленнее утреннего нагревания, а в прохладный вечер 5,6 раза медленнее.

Ночь. Ночная температура приземного воздуха в мае иногда опускалась ниже нуля с абсолютным минимумом в -2,1 °C. В июне абсолютный минимум ночной температуры составил 4,2 °C. Судя по термограммам (рис. 2 и 3), ночная активность змей на поверхности субстрата отсутствует. Термограмма (рис. 2) демонстрирует падение температуры воздуха до отрицательного значения, но при этом температура тела змеи не опускается ниже 1,9 °C. Хорошо заметно, что утром температура змеи растет, обгоняя рост внешней температуры. В это время змея, видимо, уже покидает ночное убежище.

Обсуждение

Вполне объяснимо, что температура тела змей в теплый день весьма умеренно связана с температурой приземного воздуха, а у черной гадюки даже слабо. Причина этого видится в активном терморегулирующем поведении змей, направленном на недопущение критического роста своей температуры. В прохладный же день змеи вынуждены больше греться, поэтому увеличение силы связи температур и, соответственно, силы влияния внешней температуры также вполне понятно. Ночью связь температур усиливается, поскольку змеи в это время пассивны, а активная регуляция температуры тела и невозможна, и не нужна. При этом не совсем понятна высокая корреляция температуры воздуха и температуры тела у светлой гадюки в теплую ночь и низкая корреляция этих же температур у черной гадюки. Скорее всего, это также можно объяснить разной глубиной ночных убежищ, иначе говоря, разной степенью изоляции этих змей от ночной температуры приземного воздуха.

Выводы

На основании анализа термограмм мы не выявили какую-либо ночную активность у обыкновенной гадюки, по крайней мере, у беременных самок.

В холодное утро черная гадюка разогревается значительно быстрее светлоокрашенной, что дает ей некоторое преимущество в достижении оптимальной

температуры тела, а значит — и в достижении большей подвижности. Скорость утреннего разогрева у змей выше скорости вечернего остывания.

В жаркий день змеи не допускают перегрева, активно регулируя температуру тела периодическими уходами в тень. Высокая температура тела довольно опасна. Экспериментальным путем установлено, что при температуре выше 36 °С у обыкновенной гадюки высока степень возникновения аритмий [4].

Предельно высокая температура тела исследованных гадюк, зарегистрированная под кожей спины, находится с некоторым округлением в интервале 37–38 °С. При этом такой высокий уровень у черной гадюки достигается при относительно низкой внешней температуре, а у светлой — при относительно высокой.

Время дневной активности у обыкновенной гадюки обеих цветовых морф продолжается в теплый день 12–13 часов (8.00–21.00), в холодный, но солнечный день оно короче на 3–4 часа.

Литература

1. Коросов А. В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) // Современная герпетология. 2008. Т. 8, вып. 2. С. 118–136.
2. Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки на Севере. Петрозаводск.: Изд-во ПетрГУ, 2010. 262 с.
3. Литвинов Н. А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоол. журн. 2008. 87. № 1. С. 1–13.
4. Руцкина И. М., Литвинов Н. А., Рощевская И. М., Рощевский М. П. Адаптация сердца к температуре у обыкновенного ужа (*Natrix natrix* L.), обыкновенной (*Vipera berus* L.) и степной (*Vipera renardi* Christoph) гадюк (Reptilia: Squamata: Serpentes) // Экология. 2009. № 5. С. 333–338.
5. Claus K., Verheyen R. F. The use of telemetry in studying activity patterns and movements of the viper *Vipera berus berus* // 1st World Congr. Herpetol. Canterbury, 1989.
6. Zuffi M. Distribution and thermal ecology in an alpine population of *Vipera berus* (L.) // 1st World Congr. Herpetol., Canterbury, 1989.
7. Strugariu A., Zamfirescu S. R. Population characteristics of the adder (*Vipera berus berus*) in the Northern Romanian Carpathians with emphasis on colour polymorphism: is melanism always adaptive in vipers? // Animal Biology. 2011. 61. P. 457–468.

Для цитирования: Литвинов Н. А., Панова М. К., Окулов Г. А. Изучение терморегулирующего поведения рептилий методом имплантации регистраторов температуры // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. Вып. 3. С. 69–76. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.313

References

1. Korosov A. V. Prostaia model' baskinga obyknovennoi gadiuki (*Vipera berus* L.) [Simple model of a basking of an ordinary viper (*Vipera berus* L.)]. *Sovremennaiia gerpetologiiia* [Modern herpetology], 2008, vol. 8, issue 2, pp. 118–136. (In Russian)
2. Korosov A. V. *Ekologiiia obyknovennoi gadiuki na Severe* [Ecology of an ordinary viper in the north]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2010. 262 p. (In Russian)
3. Litvinov N. A. Temperatura tela i mikroklimaticheskie usloviia obitaniia reptilii Volzhskogo basseina [Body temperature and microclimatic conditions of dwelling of reptiles of the Volga basin]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.], 2008, 87, no. 1, pp. 1–13. (In Russian)
4. Rutskina I. M., Litvinov N. A., Roshchevskaia I. M., Roshchevskii M. P. Adaptatsiia serdtsa k temperature u obyknovenного uzha (*Natrix natrix* L.), obyknovennoi (*Vipera berus* L.) i stepnoi (*Vipera renardi* Christoph) gadiuk (Reptilia: Squamata: Serpentes) [Adaptation of heart to temperature at grass snake (*Natrix natrix* L.), European (*Vipera berus* L.) and meadow (*Vipera renardi* Christoph) adders (Reptilia: Squamata: Serpentes)]. *Ekologiiia* [Ecology], 2009, no. 5, pp. 333–338. (In Russian)
5. Claus K., Verheyen R. F. The use of telemetry in studying activity patterns and movements of the viper *Vipera berus berus*. *1st World Congr. Herpetol.* Canterbury, 1989.

6. Zuffi M. Distribution and thermal ecology in an alpine population of *Vipera berus* (L.). *1st World Congr. Herpetol.* Canterbury, 1989.

7. Strugariu A., Zamfirescu S.R. Population characteristics of the adder (*Vipera berus berus*) in the Northern Romanian Carpathians with emphasis on colour polymorphism: is melanism always adaptive in vipers? *Animal Biology*, 2011, 61, pp. 457–468.

For citation: Litvinov N. A., Panova M. K., Okulov G. A. The study of thermoregulatory behavior of reptiles by of implantation temperature recorders. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 3, pp. 69–76. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.313

Статья поступила в редакцию 13 января 2016 г., принята 6 июня 2016 г.

Сведения об авторах:

Литвинов Николай Антонович — кандидат биологических наук, доцент

Панова Мария Константиновна — студент

Окулов Геннадий Александрович — студент

Litvinov Nikolay A. — PhD, Associate Professor

Panova Maria K. — Student

Okulov Gennadiy A. — Student