

В. А. ЧЕРЛИН

К ТЕРМОБИОЛОГИИ СЕРОГО ГЕККОНА, ПОЛОСАТОЙ ЯЩУРКИ И СТЕПНОЙ АГАМЫ В ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМАХ

Серый геккон (*Cyrtopodion russowi*), полосатая ящурка (*Eremias-scripta*) и степная агама (*Trapelus sanguinolentus*) составляют группу ящериц, связанных в экологии с кустами и деревьями: белым саксаулом (*Haloxylon persicum*), чёрным саксаулом (*H. ammodendron*), песчаной акацией (*Ammodendron conollyi*), куртинами селина (*Aristida karelinii*) и другими растениями. Литературные данные по температурным условиям обитания этих видов животных отрывочны и плохо согласуются друг с другом [1—4, 6, 8—12, 16, 18 и др.].

Задача настоящей статьи—изучение термобиологических особенностей указанных ящериц в связи с их адаптациями к своеобразным условиям существования.

Материал и методика. Работа проводилась в окрестностях станции Репетек (Восточные Каракумы) в апреле — июле и сентябре 1981—1982 гг. За этот период отмечено 59 степных агам, 51 полосатая ящурка и 46 серых гекконов. Кроме того, в течение 6 сут велись наблюдения за 5 особями серого геккона на отдельном дереве песчаной акации, а также за степными агамами и полосатыми ящурками — в специально

сооружённом вольере. В работе также использованы материалы наблюдений в природе за всеми этими видами, накопленные за период с 1972 по 1975 г. в этом же месте, любезно предоставленные А. Ю. Целлариусом.

У изученных ящериц можно выделить ряд общих форм поведения. У «потенциально дневных» видов [14], к которым из интересующих нас ящериц относится степная агама и полосатая ящурка, общие формы поведения следующие: нагревание, термостабилизирующее поведение — ТСП, добровольный перегрев — ДП, дневной отдых, остывание, ночной сон [16]. У «потенциально ночных» рептилий [14], к которым относится серый геккон, можно различить: нагревание, термонейтральное поведение — ТНП, дневной отдых, баскинг, остывание, ночной сон.

Методика работы в целом сходна с описанной для других ящериц [15, 16].

Таблица 1

Температура воздуха (°C) на разных высотах в летний период [7]

Время суток	В кроне черного саксаула на высоте (см)		В межкрановом пространстве на высоте (см)	
	5	200	5	200
14—00	43,1	38,6	46,0	40,0
02—00	18,1	21,9	17,5	18,7

Таблица 2

Температура поверхности ствола песчаной акации и воздуха в её кроне в разное время суток 06.07.1981 г. (°C)

Время суток	Температура ствола на высоте (см)				Температура воздуха	
	5		200		в кроне на высоте 200 см	на высоте 5 см
	на солнце	в тени	на солнце	в тени		
09—00	38,5	37,4	38,0	37,7	36,6	39,0
11—45	41,3	40,2	42,2	40,4	40,5	44,0
14—00	42,5	41,8	43,0	42,3	42,0	46,0
20—10	33,5	33,5	33,5	33,5	33,5	33,5

Таблица 3

Температурные условия в 14—00 за период наблюдений в разные сезоны (°C)

Сезон	Температура на открытом месте			Температура в кусте		
	почвы	воздуха на высоте (см)		почвы	воздуха на высоте (см)	
		5	200		5	200
Весна	53—58	36—39	33—36	48—53	33—35	31—33
Лето	63—66	44—46	41—43	58—60	41—43	39—41

В середине дня температура воздуха на высоте 2 м, как правило, ниже температуры приземного слоя воздуха на высоте 2—5 см. При этом температура в зарослях в целом ниже, чем на открытых местах (табл. 1). При ветре температура воздуха на всех уровнях и на разных участках почти одинаковая. Температура поверхности стволов деревьев на солнечной стороне немного выше, чем на теневой, а на высоте 2 м ниже, чем у земли (табл. 2). В бессолнечное время суток температура воздуха у земли и на высоте 2 м практически одинаковая (табл. 2). В достаточно редкой кроне песчаной акации температуры также в это время не различаются, но в густой кроне чёрного саксаула она выше,

чем на межкроновых пространствах (табл. 1). Важно отметить, что даже в самый жаркий сезон года, когда температура воздуха на открытых участках в середине дня поднимается у земли до 45° и выше, температура воздуха в кронах и поверхности стволов деревьев обычно не превышает $42-43^{\circ}$ (табл. 3).

Серый геккон. В окрестностях Репетека серые гекконы обитают в различных биотопах, включая территории посёлков [12]. Наблюдения показали, что гекконы активны в течение всего светлого времени суток, включая самое жаркое время в середине дня в летние месяцы. В середине весны, когда температура в ночное время не опускается ниже $12-15^{\circ}$, они активны до 2—3 ч ночи. Возобновляется их активность с восходом солнца. Питающихся гекконов встречали в любое время суток. Голоса гекконов отмечались в течение всего этого периода, но частота их увеличивалась в первые 2—3 ч после захода солнца.

В период нагревания утром при температуре воздуха меньше $37-38^{\circ}$ гекконы находились на солнечной стороне ствола и плотно прижимались к нему брюхом. Температура их тела при этом иногда была заметно выше температуры воздуха (рис. 1). Эта форма поведения длилась весной примерно с 6—00 (здесь трудно её точно отделить от ночного сна) до 10—00, а летом с 5—00 примерно до 8—00.

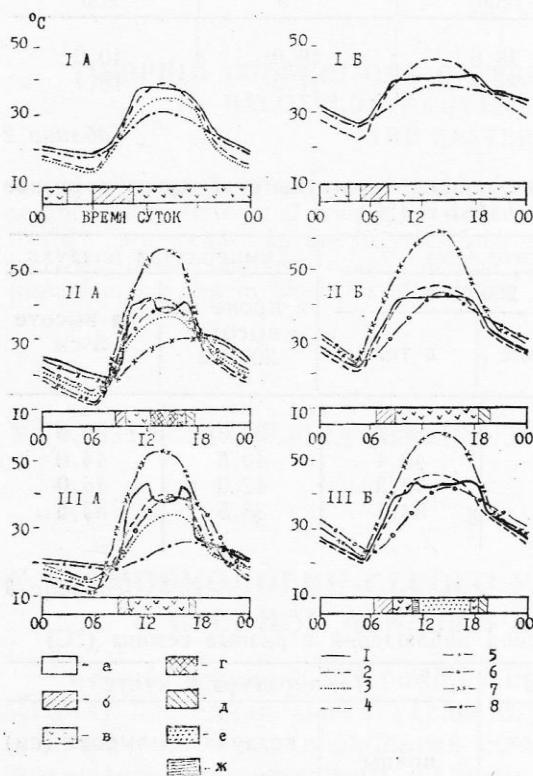


Рис. 1. Суточная динамика температур тела ящериц и среды, формы поведения ящериц: I—серый геккон, II—полосатая ящурка, III—степная агама. А—весна, Б—лето. t° —температура ($^{\circ}\text{C}$): 1—тела, 2—воздуха в кроне на высоте 2 м, 3—приземного слоя воздуха (на высоте 2—4 см) в тени под кустом, 4—приземного слоя воздуха на открытом участке, 5—почвы на глубине 5 см под кустом, 6—поверхности почвы в тени под кустом, 7—поверхности почвы на открытом участке, 8—почвы на глубине 10 см под кустом. Формы поведения ящериц: 9—ночной сон, 10—нагревание. 11—ТСП (или ТНП у серого геккона). 12—полуактивное состояние, 13—остывание, 14—ДП, 15—дневной отдых.

После нагревания наступает период, когда наблюдался баскинг и ТНП. Гекконы находились на стволе и ветвях, охотились, охраняли территорию, иногда спускались за кормом на песок. Длился этот период всё светлое время суток. Утром температуры тела и воздуха сравнивались примерно при $38-40^{\circ}$, а при температуре воздуха, на открытых участках выше 40° температура тела ящериц оставалась ниже её и на примерно постоянном уровне. В это время температура тела гекконов также почти соответствовала температуре воздуха. Максимальная зарегистрированная температура тела серого геккона весной была 38° , а летом $42,5^{\circ}$ (рис. 2). После захода солнца продолжалось ТНП. Температура тела при этом не отличалась от температуры воздуха. Минимальные температуры при встречах гекконов весной были примерно 11° , а летом $23-26^{\circ}$. Весной ТНП продолжалось примерно с 10—00 до 1—2—00, а летом с 8—00 до 3—00.

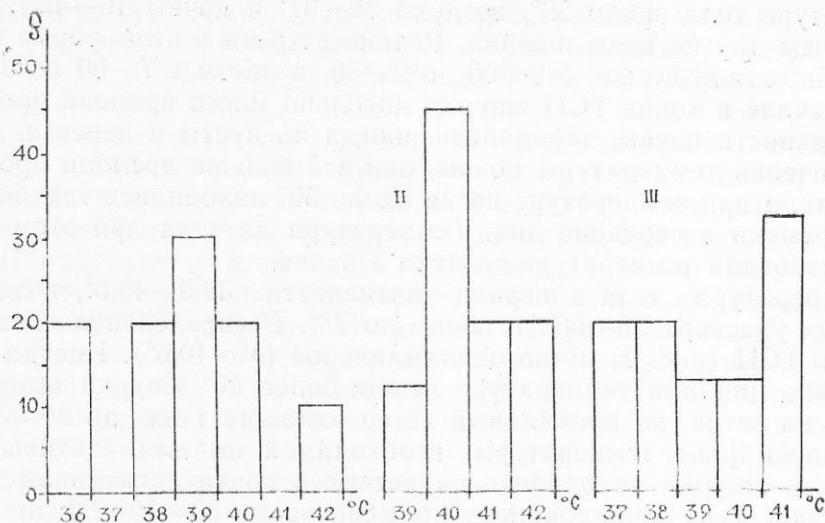


Рис. 2. Распределение температур тела при ТСП или дневной части ТНП: I—серый геккон, II—полосатая ящурка, III—степная агама. t° —температура ($^{\circ}\text{C}$), ρ —частота встреч в данном диапазоне температур.

Ночь гекконы проводили на деревьях при температуре до $7-5^{\circ}$ весной и до $20-25^{\circ}$ летом. Установить индивидуальную продолжительность ночного сна нам не удалось.

Весной максимальные температуры тела гекконов практически соответствовали максимальной температуре воздуха в течение дня. Следовательно весной гекконы стараются максимально увеличить температуру тела. Поскольку ящерицы в этот период нормально питаются и размножаются, значит их температура достигает оптимального уровня и её пик ($37-38^{\circ}$) является по меньшей мере нижней границей диапазона предпочитаемых температур и верхней — в диапазоне добровольных температур весеннего периода. Летом была зарегистрирована наивысшая температура тела ($42,5^{\circ}$), которая и является максимальной температурой активного состояния. Наиболее часто отмечающаяся максимальная температура летом составляет около 40° , что является верхней температурой оптимального диапазона. Следовательно, весной диапазон добровольных температур серых гекконов $11-38^{\circ}$, ночные температуры до $5-7^{\circ}$, летом добровольные температуры примерно $23,0-42,5^{\circ}$, ночные — до 20° . Диапазон предпочитаемых температур весной около $37-38^{\circ}$, летом — $37-40^{\circ}$. Таким образом, диапазон температур активного состояния для этих ящериц $11-42,5^{\circ}$, оптимальные температуры примерно $37-40^{\circ}$.

График суточного хода температуры тела серых гекконов в разные сезоны представлен на рис. 1, 1.

Полосатая ящурка. В районе исследований полосатая ящурка населяет исключительно незадернованные пески [1, 3, 4, 12, 17, 18]. Встречаются ящурки как на поверхности почвы, так и на куртинах селина, на саксауле и песчаной акации. Они используют всю высоту дерева, но значительно чаще серых гекконов их можно видеть на тоненьких концевых ветвях. Активны они только в середине дня.

Из общих форм поведения у ящурок выделяются: нагревание, ТСП, остывание и ночной сон.

При нагревании ящурки прижимаются всем телом к разогретым участкам песка обычно на освещённой части прикустовых бугров. Однако встречались они в этой форме поведения редко. Видимо ящурки активизируются только тогда, когда температура окружающей среды нагревает их до температуры активного состояния, то есть нагревание у них по большей части пассивное. Активность они начинают при

температуре тела около 39°, воздуха 35—37° и почвы 40—42°, то есть позже, чем другие виды ящериц. Редкие встречи в этой форме поведения происходили весной с 9—00 до 9—30, а летом с 7—00 до 8—40.

В начале и конце ТСП ящурки довольно много времени проводили на поверхности почвы, забирались иногда на кусты и деревья. По мере увеличения температуры почвы, они всё больше времени проводили на ветвях, а при температуре песка около 50° находились там большую часть времени в середине дня. Температура их тела при этом почти соответствовала температуре воздуха в кроне.

Температура тела в период активности 39,0—43,0°, воздуха на открытых участках 35—50° и почвы до 73°. Распределение температур тела при ТСП (рис. 2) чётко одномодальное ($M=40,6^\circ$). Иногда весной в середине дня при температуре почвы более 50° ящурки вынуждены уходить на ветки, но прохладный ветер охлаждает их до 29—33°, что значительно ниже температуры, необходимой им для активности. В результате ящурки находились на ветвях в почти неактивном состоянии. Весной ТСП продолжалось примерно с 9—30—10—00 до 17—00, летом с 8—30—9—00 до 17—30—17—40.

При понижении температуры среды вечером ящурки весной уходили в норы около 17—00, а летом остывали пассивно на ветвях и стволах деревьев вслед за температурой воздуха примерно с 17—30.

В весенний период и осенью ящурки использовали для ночёвки собственные норы, которые располагались вблизи кустов на глубине 15—20 см. В это время ночные температуры ящурок около 15—18°. Летом они не пользовались норами и ночевали на ветвях деревьев. В это время ночные температуры достигали 20—22°. Весной ночной сон длился с 18—00 до 8—9—00, летом — с 19—20—00 до 7—8—00.

Таким образом, диапазоны добровольных температур и температур активного состояния у полосатых ящурок 39,0—43,0°, предпочитаемые и оптимальные температуры 40—41°. Ночные температуры весной до 15—18°, а летом до 20—22°.

По изложенному материалу составлен график суточного хода температур тела ящурок в разные сезоны (рис. I, II).

Терморегуляционное поведение включает в себя следующие формы. Попадая на песок с температурой более 50°, ящурки пытаются проскочить такой участок как можно быстрее до ближайшей тени на вытянутых лапах и с высоко поднятым хвостом. Иногда они «остужают» лапы и хвост, ложась на короткое время на брюхо и поднимая их вверх. Они несколько раз по-змеиному изгибают туловище, разгребая таким образом самый верхний наиболее разогретый слой песка.

Степная агама. В Репетке эта ящерица встречается во всех биотопах, кроме незадернованных барханных песков. Использование ею растительности и режим активности достаточно хорошо описаны в литературе [3, 5, 13, 16].

У степных агам мы выделили следующие общие формы поведения: нагревание, ТСП, ДП, дневной отдых, охлаждение и ночной сон,

В форме поведения нагревание агама весной встречались значительно реже, чем летом. Создаётся впечатление, что весной они сначала прогреваются в норах вблизи выходов и только тогда появляются на поверхности с уже достаточно высокой температурой тела, которая оказывается при этом на 15—20° ниже температуры почвы и на 4—6° ниже температуры воздуха. Это явно свидетельствует о том, что они только что покинули норы. Летом же агама используют две стратегии. В тех местах, где достаточно много древесно-кустарниковой растительности, они чаще всего нагревались почти также, как и полосатые ящурки, пассивно. Однако там, где эта растительность беднее, они в большинстве случаев используют для нагревания поверхность песка на хорошо прогреваемых склонах прикустовых бугров или неровностях рельефа, прижимаясь телом к нагретой почве. Температура тела при

этом соответствует температуре почвы и возрастает при нагревании до 37—38°. Ящерицы встречаются в этой форме поведения весной примерно с 9—00 до 10—00, летом с 6—30 до 8—45, но у каждой особи она длится не более 20 мин.

При ТСП температура тела степных агам находилась в диапазоне 37,0—42,5°. При активности на открытых участках температура их тела близка к температуре почвы, а при переходе на ветки — почти соответствует температуре воздуха в том ярусе, где находится ящерица. ТСП протекает у агам при температурах воздуха на открытых участках 29—46° и почвы там же 39,5—60,0°. Распределение температур тела при ТСП (рис. 2, III) не даёт возможности более или менее чётко выделить моду, то есть распределение почти равномерное. Весной ТСП продолжается у агам примерно с 10—00 до 17—00, а летом с 8—30 до 18—40 иногда с перерывом на дневной отдых с 10—30 до 17—00.

При ДП ящерицы находятся на почве в тени ветвей либо, чаще всего, сидят на ветках, ориентируя туловище параллельно солнечным лучам, когда голова и плечи затевают всё остальное тело. Это поведение наступает обычно только летом при температуре почвы на открытых участках более 50—55°. Температура тела в это время (42,0—44,5°) почти соответствует температуре воздуха в кроне (42—45°). ДП наблюдается примерно с 10—15 до 11—30.

Летом иногда у степных агам наблюдается дневной отдых, когда они в середине дня находятся в тени ветвей на кустах и деревьях. Температура тела при этом (42,0—44,0°) соответствует температуре воздуха в кроне. Такое поведение продолжается примерно с 10—30—11—30 до 16—50. При форме поведения остывание температура тела агам снижается, пассивно следуя за понижающейся температурой воздуха. Весной этот период обычно продолжается с 17—00—17—17 до 17—40—17—50, летом — с 18—50 до 20—00.

Весной, когда агамы скрываются на ночь в норы, температура их тела соответствует температуре почвы на глубине их нахождения и снижается к утру до 15—20°. Летом же, при ночёвках на кустах, ящерицы вместе с воздухом охлаждаются к утру до 20—22°. Время ночного сна у агам весной с 17—30 до 9—00, летом — с 20—00 до 6—30.

Таким образом, добровольные температуры степных агам весной 37,0—42,0°, летом 37,0—44,5°; предпочитаемые и оптимальные температуры от 37,0—38,0 до 42,0°. Ночные температуры весной до 15—20°, летом до 20—22°. Графики суточного хода температуры тела степных агам в разные сезоны приведены на рис. 1, III.

Терморегуляционное поведение включает следующие формы. При повышении температуры почвы на открытых участках агамы всё чаще уходили в тень кустов и на ветки, а при температуре почвы более 55° или воздуха у почвы более 46° они встречались только на ветках, где температура воздуха даже в самое жаркое время ниже (табл. I, 3), что согласуется с данными литературы [13]. На солнце агамы встречались только в том случае, если температура воздуха и соответствующая ей температура тела агам не превышали 42,0—43,5°, а тень они старались не покидать, если эти температуры превышали 43°. Для агам в тени температура тела указана [9] более высокая (35—40°), чем на солнце (33—39°). Видимо это связано с тем, что основная масса изменений агам на солнце была в наиболее лёгкой для поимки фазе поведения — нагревание (что ясно следует из диапазона указанных температур). На песке формы терморегуляционного поведения соответствуют описанным для других видов [15].

Обсуждение. Большинство видов, живущих на открытых пространствах, с наступлением более или менее тёплого сезона вынуждены в середине дня прерывать активность, поскольку температура тела, тесно связанная у них с температурой почвы и приземного слоя воздуха, поднималась до добровольного максимума, а путей избежать перегрева,

находясь на поверхности, у них нет. Весной для этих рептилий перерыв в активности длится примерно 4, а летом 7 ч. Только песчаная круглоголовка ранней весной активна непрерывно в течение 7 ч без дневного отдыха [15]. Температура тела большинства видов рептилий, связанных с ветвями деревьев и кустов, тесно коррелирует с температурой воздуха в кронах. Поэтому они начинают активность позже, а заканчивают раньше, чем обитатели открытых пространств. Среди ветвей температура воздуха ниже, чем у поверхности почвы и это позволяет большинству ящериц быть активными все жаркое время суток в кронах деревьев и кустов без перерыва в середине дня. Летом дневной отдых в кроне отмечается иногда лишь у степной агамы в течение 4,5—5,0 ч.

Таким образом, активность обитателей крон протекает в тот период, когда обитатели открытых пространств уходят с поверхности на дневной отдых.

Минимальная температура активного состояния у ящериц—обитателей открытых пространств—составляет 36—38° [16], а обитателей крон 37—39° (кроме серого геккона). Максимальная температура активного состояния у обеих групп видов почти одинакова: у первых 43—44,5° [16], у вторых 42,5—45,0°. Оптимальные температуры также почти совпадают—от 37—38° до 42—43°. Суточная амплитуда колебаний температуры тела имеет тенденцию к снижению летом, однако именно тогда заметно её значительно большая величина у видов, связанных с деревьями и кустами (18—23°), по сравнению с видами, живущими на открытых пространствах (10—20°).

Следовательно, единственным заметным отличием в термобиологии указанных двух групп рептилий является несколько увеличенная амплитуда суточных колебаний температуры тела летом у обитателей крон. Остальные термобиологические характеристики обеих групп очень сходны. Серьёзные различия по времени активности обеспечиваются только способностью залезать на ветви, что означает переход в зону более низких температур.

Институт физиологии
Академии наук Узбекской ССР

Дата поступления
14 мая 1987 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ананьева Н. Б. Эколого-морфологический анализ пяти симпатрических видов пустынных ящериц рода *Eremias*//Автореф. канд. дис.—Л., 1972.—22 с.
2. Андрушко А. М., Ланге Н. О., Емельянова Е. Н. Экологические наблюдения над рептилиями в районе гор. Кизыл-Арват, станции Искандер и в районе г. Красноводска (Туркмения)//Вопр. экол. и биоценол.—Вып. 4.—М.: Л., 1939.—С. 207.
3. Богданов О. П. Пресмыкающиеся Туркмении. — Ашхабад, 1962.—235 с.
4. Вашетко Э. В. Экология полосатой ящурки в Ферганской долине//Экология и биология животных Узбекистана. — Ташкент, 1972.—С. 240.
5. Гептнер В. Г. Гады Бадхыза//Уч. зап. МГУ.—Вып. 83.—Биология. Материалы по фауне Туркмении. — М.—1945.—96 с.
6. Гражданкин А. В. Реакции рептилий аридных территорий на высокие температуры и инсоляцию//Зоол. журн., 1973.—Т. 52.—№ 4.—С. 552—561.
7. Гунин П. Д., Дедков В. П. Экологические режимы пустынных биогеоценозов. — М.: Наука, 1978.—228 с.
8. Долинин В. А. Некоторые особенности адаптаций рептилий к условиям пустыни//Физиологические механизмы адаптации животных в условиях засушливой и аридной зон. — Новосибирск, 1970.—С. 158—160.
9. Морев Б. Ю. Предпочитаемые температуры среды и поведение ящериц в пустыне//Температурная компенсация и поведенческий гомеостазис.—Л.: Наука, 1980.—С. 101—105.
10. Сатторов Т. Материалы к экологии и распространению серого голопалого геккона в Таджикистане//Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании//Тез. докл. научн. конф. зоологов пед. ин-тов.—1979.—Ч. 2—С. 333.
11. Сергеев А. М. Температура пресмыкающихся в естественных условиях//ДАН СССР—1939.—Т. 22.—№ 1.—С. 49—52.
12. Целлариус А. Ю., Целлариус Н. Б. Некоторые данные об экологической структуре популяции степной агамы (*Agama sanguinolentus*) в Восточных Каракумах//Экология, 1980.—№ 3.—С. 63—70.

14. Черлин В. А. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Журн. общ. биол.—1983.—Т. 44.—№ 6.—С. 753—764.

15. Черлин В. А., Музыченко И. В. Термобиология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynoscephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscopularis*) круглоголовок летом в Восточных Каракумах. — Зоол. журн. 1983.—Т. 62.—№ 6.—С. 897—908.

16. Черлин В. А., Музыченко И. В. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц. — Зоол. журн.—1988.—Т. 67.—№ 3.—С. 406—416.

17. Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. — Ашхабад: БИЛМ, 1981.—311 с.

18. Щербак Н. Н. Ящурки Палеарктики. — Киев: Наукова думка, 1974.—296 с.

