

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ГУМАНИТАРНО-ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ЕСТЕСТВЕННОНАУЧНЫЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра зоологии

Выпускная квалификационная работа
ТЕРМОБИОЛОГИЯ ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ В
КАМСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ

Работу выполнила:
студентка 651 группы
направления подготовки
44.03.05 Педагогическое образование
Профиль - «Биология и химия»
Горбунова Алина Геннадьевна

(подпись)

«Допущен к защите ГЭК»

Зав. кафедрой зоологии

(подпись)

« ____ » _____ 20 ____ г.

Научный руководитель:
кандидат биологических наук,
доцент кафедры зоологии
Четанов Николай Анатольевич

(подпись)

ПЕРМЬ
2016

Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
1.1. Температура тела рептилий и её связь с микроклиматическими факторами	6
1.1.1. Добровольные и предпочитаемые температуры тела	7
1.1.2. Температурная выносливость рептилий.....	9
1.2. СТЕПЕНЬ ИЗУЧЕННОСТИ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ КАМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ	11
1.2.1. Термобиологические особенности Обыкновенного ужа <i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758).....	11
1.2.2. Термобиологические особенности Обыкновенной гадюки <i>Vipera berus</i> (Linnaeus, 1758).....	13
1.2.3. Термобиологические особенности живородящей ящерицы <i>Zootoca vivipara</i> (Lichtenstein, 1823).....	15
1.2.4. Термобиологические особенности прыткой ящерицы <i>Lacerta agilis</i> (Linnaeus, 1758).....	16
1.3. Использование ЭКГ при изучении рептилий.....	19
1.4. Анатомо-физиологические особенности сердечно-сосудистой системы рептилий.....	21
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	23
2.1. Объем работы	23
2.2. Методика работы.....	23
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....	26
3.1. Прыткая ящерица	28
3.1.1. Максимальные температуры	28
3.1.1. Минимальные температуры.....	30
3.2. Обыкновенный уж.....	32
3.3. Межвидовые различия.....	34

Глава 4. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕРИАЛОВ ПРОВЕДЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПРИ РАБОТЕ С УЧАЩИМИСЯ СРЕДНЕГО ЗВЕНА	37
Заключение	47
Библиографический список	48

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследований. Камское Предуралье достоверно населяют 6 видов рептилий: ломкая веретеница *Anguis fragilis* (Linnaeus 1758), живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823), прыткая ящерица *Lacerta agilis* (Linnaeus 1758), обыкновенная медянка *Coronella austriaca* (Laurenti 1768), обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus 1758) и обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus 1758). Термобиологические показатели этих видов изучаются довольно давно, однако эти исследования затрагивали в основном термозоологические температурные показатели тела рептилий (максимальная температура тела в природе и т. д.) и влияние микроклиматических факторов среды (температура и влажность воздуха, температура субстрата) на их температурный режим. В то же время такие важнейшие термофизиологические параметры как критические максимальные и минимальные температуры остаются практически не изученными. Данные по этому вопросу в литературных источниках достаточно скудны, зачастую противоречивы, не указывается методика определения данных температур.

В связи с этим, для более точного изучения термобиологии рептилий, обитающих в Камском Предуралье, необходимо определение критических и околокритических температур.

Цель и задачи исследования.

Цель настоящей работы – определение летальных и сублетальных температур у рептилий Камского Предуралья. Для достижения указанной цели были поставлены следующие задачи:

1. Разработать методику определения летальных и сублетальных температур для рептилий основываясь на показателях электрической активности сердечной мышцы.

2. Выявить половые различия в значениях летальных и сублетальных температур для 4 видов пресмыкающихся Камского Предуралья.

3. Проверить гипотезу о наличии видовых различий в значениях критических температур и ранжировать изученные виды рептилий по значениям летальных температур.

4. Применить результаты данного исследования в школьном курсе биологии.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Температура тела рептилий и её связь с температурами окружающей среды

Рептилии (Грошевик, Ганщук, 1996) – эктотермные животные, температура их тела поддерживается за счёт факторов внешней среды, и они не имеют более или менее значимого эндогенного термостатирующего механизма. Однако при этом оказывается, что рептилии могут удерживать температуру своего тела на сравнительно постоянном и высоком уровне.

Давно известно о влиянии температуры на поведение рептилий. Если температуры недостаточно высоки, они греются на солнце, используя как хорошо прогреваемые предметы (камни и т.п.), так и всевозможные специальные позы: змеи, например, "расплющиваются", значительно увеличивая этим нагреваемую поверхность, и располагают тело перпендикулярно солнечным лучам, что увеличивает эффективность нагрева. При высоких температурах пресмыкающиеся используют большой арсенал поведенческих реакций для того, чтобы избежать перегрева. Различные формы активности пресмыкающихся протекают в различных температурных диапазонах. Даже успех охоты за добычей в значительной степени зависит от уровня температуры тела. Известно также о связи температуры тела с морфологическим строением покровов.

Влияет температура и на различные физиологические отправления организма: скорость роста и развития, линьку, переваривание корма, которые успешно протекают лишь в определённых температурных условиях. Кроме того, огромное значение имеет температура в процессах ово- и сперматогенеза, а также при протекании беременности и инкубации яиц. Географическое распространение рептилий в значительной степени зависит от климатических условий и, в частности, от температурных факторов.

Эти и многие другие обстоятельства дают возможность считать температуру одним из важнейших, а может быть и первостепенным по важности фактором, влияющим на все стороны жизнедеятельности рептилий.

1.1.1. Добровольные и предпочитаемые температуры тела

Говоря о термофизиологических характеристиках рептилий, необходимо прежде всего определить такое важное понятие, как "активное состояние". В различных изданиях (Болотников и др., 1973) активное состояние определяется как – состояние противоположное ночному покою. В течение активности рептилии заняты регулированием температуры тела, добыванием воды и пищи, социальными контактами, размножением, либо просто отдыхают. В течение одного суточного цикла можно выделить обычно период активного состояния и период ночного покоя. Правда, иногда этот цикл завершается значительно быстрее суток и тогда мы говорим о полициклической активности.

В литературе посвящённой герпетологии (Литвинов, 2003) встречается понятия добровольные и предпочитаемые температуры тела. Добровольные температуры тела – это температуры тела, при которых рептилии встречаются в активном состоянии. Следует отметить, что в течение суток есть ряд периодов, которые нельзя отнести к активному состоянию, в то время как двигательная активность у рептилий имеет место. Это "переходные" периоды, когда пресмыкающиеся нагреваются от низкой ночной температуры до температуры активного состояния, или, когда они остывают вечером перед уходом в убежища.

Предпочитаемые температуры тела – диапазон температур тела, в котором рептилии, имея широкий выбор температурных условий, проводят наиболее длительное время (исключая периоды вынужденного покидания этой температурной зоны при добывании пищи, коммуникациях и других формах поведения, обусловленных экзо- и эндогенными факторами). В этом диапазоне у рептилий наименее интенсивно функционируют специальные поведенческие и физиологические механизмы нагревания и охлаждения, успешно и в оптимальном режиме совершается обмен веществ, переваривание корма и т.п. В работе В.А. Черлина (2012) диапазон

добровольных температур имеет ширину от 30°C (10-40°C), например, у гекконов *Gehyra*, до 6-10°C у таких ящериц как ушастые и песчаные круглоголовки и сетчатые ящурки. Диапазон предпочитаемых температур тела у рептилий неширок, видоспецифичен, не зависит от области распространения и сезона. Однако, внутри этого узкого диапазона можно наблюдать некоторые различия. Так, сытые змеи предпочитают более высокие температуры, чем голодные и эти температуры, тем выше, чем больше съедено корма. Кроме того, у живородящей ящерицы показано, что в разное время сезона предпочитаемая температура меняется в среднем от 27.3 до 32.4°C. Предпочитаемые температуры могут иметь значения примерно от 28-32°C у некоторых змей (*Natrix maura*, *Acanthophis antarcticus* и др. австралийские *Elapidae*) и ящериц (*Heteronotia binoei*, сцинковый геккон, живородящая ящерица и др.) до 38-42°C (пустынная игуана, практически все *Agamidae*, *Iguanidae*, *Teiidae*).

Таким образом, необходимо сделать важный вывод: все рептилии, даже те, которые встречаются на поверхности при достаточно низких температурах, ежедневно в течение более или менее длительного времени греются, удерживая температуру тела на достаточно высоком уровне.

Продолжительность периода времени с добровольными температурами в течение суток, года и отдельных сезонов играет важную роль в экологии рептилий, определяя возможность для данного вида добыть необходимое количество пищи и воды, реализовать спаривание и т.п. Период с предпочитаемыми температурами тела определяет возможность нормально переваривать корм, ассимилировать полученные питательные вещества, полинять, осуществить гаметогенез и беременность.

Адаптации к аридным (жарким и засушливым) условиям чаще всего требуют расширения диапазона добровольных температур. Ширина его явно имеет адаптивное значение. При сравнении этой величины у двух ящериц рода *Tropedurus* оказалось, что у *T. albemarlensis*, обитающей в климате с большим числом облачных дней, этот диапазон шире, чем у *T. peruvianus*,

условия обитания которой значительно более стабильны. То же отмечено и для ящериц рода *Acanthodactylus*. Расширение диапазона добровольных температур также наблюдается у пресмыкающихся высокогорий и высоких широт.

1.1.2. Температурная выносливость рептилий

В природных условиях рептилии значительно чаще сталкиваются с опасно высокими температурами, чем с опасно низкими, поскольку активность большей части видов лежит в непосредственной близости от этого температурного уровня.

Критический максимум температуры тела (Черлин, 2014) – уровень температуры тела, при котором наступает резкое расстройство координации движений, судороги. Изменения, происходящие в это время в организме, часто бывают необратимыми и ведут к гибели животных. В естественных условиях достижение температурой тела критического максимума – редкое явление. Критический максимум является объективным видоспецифичным показателем. Может показаться логичным, что у аридных дневных видов ящериц критический максимум всегда высокий: у пустынной игуаны – 47.5°C, у *Uta stansburiana* – 48.4°C, у ушастых и песчаных круглоголовок – 48-50°C, у ночных видов он заметно ниже: у *Xantusia vigilis* – 40-44°C, у сцинкового геккона – 41-43°C. Однако, сетчатая ящурка, обитающая совместно с ушастыми и песчаными круглоголовками и встречающаяся, практически, в одно с ними время суток, имеет критический максимум всего 44°C, т.е. сходный со сцинковым гекконом. Серый геккон, который даже самое жаркое время суток проводит на стволах саксаула или песчаной акации при высоких температурах среды имеет критический максимум такой же, как и у сцинкового геккона, который не сталкивается с высокими температурами.

В своей работе В.А. Черлин (2012) описывает что критический максимум мало связан с предпочитаемыми температурами. При одинаковом критическом максимуме отмечены разные предпочитаемые температуры у

сцинкового (27,5-33,0°C) и серого (36-40°C) гекконов. При одинаковом критическом максимуме песчаные и ушастые круглоголовки имеют разные предпочитаемые температуры (соответственно 40-43°C и 37-42°C). Вместе с тем, при сходных предпочитаемых температурах у сетчатой ящурки (36-41°C) и ушастой круглоголовки (37-42°C), их критические максимумы различны. Очевидно, критический максимум в меньшей степени зависит от условий обитания и в большей – от систематического положения группы. Так, наиболее высокие критические максимумы из ящериц у агамид и игуанид, а наиболее низкие – у сцинцид и гекконид. У змей температурная выносливость обычно ниже, чем у большинства ящериц. Так, для *Coluber constrictor* и *Masticophis flagellum* критический максимум составляет 42.4°C, для *Arizona elegans* 41.8°C, для *Crotalus cerastes* 41.6°C.

В специализированной литературе (Черлин, 2012) описаны случаи, когда величина критического максимума может несколько изменяться при адаптациях к различным условиям. Так, на трёх видах анолисов показано, что температурная выносливость у них уменьшается с повышением высоты обитания популяции ящериц.

Температурная выносливость утром и вечером ниже, чем в середине дня, что может иметь некоторое адаптивное значение. Это показано на черепахах *Chrysemys picta*, а также на песчаной круглоголовке.

Критический минимум для большинства ящериц и змей составляет 2-4°. Однако величина его у некоторых низкоширотных видов может оказаться довольно высокой. Так для *Anolis carolinensis* она в определённых условиях акклимации может быть 15,5-16,5°C.

1.2. Степень изученности термобиологии рептилий Камского Предуралья

Изучение герпетофауны Камского Предуралья идёт довольно давно, первой серьёзной публикацией по этой теме является монография В.И. Гаранина (1983). Существенные дополнения по Пермской области – теперь называющейся Пермским краем – содержала вышедшая позже монография Р.А. Юшкова и Г.А. Воронова (1994).

С конца 1990-х годов наибольшее количество публикаций с оригинальными данными о рептилиях региона принадлежит кафедре зоологии Пермского государственного педагогического университета (при заведующих кафедрой Аркадии Ивановиче Шуракове и, затем, Николае Антоновиче Литвинове). Сейчас основным направлением исследований, пресмыкающихся края является термобиология.

1.2.1. Термобиологические особенности Обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)

Северная граница ареала обыкновенного ужа пролегает по Пермскому краю, где севернее Перми вид, скорее всего, не встречается (Гаранин, 1983).

Обыкновенный уж – это эвритопный вид, занимающий различные биотопы, однако наиболее тяготеет к увлажненным и прибрежным стациям. Вид с высоким уровнем синантропизации, достаточно часто отмечается на территории крупных населенных пунктов (Литвинов и др., 2009). У обыкновенного ужа наблюдается смена весеннего и летнего биотопов. Весной они наиболее часто встречаются неподалеку от мест зимовки, где и происходит спаривание, а летом мигрируют в увлажненные биотопы.

Период активности обыкновенного ужа для Волжско-Камского края составляет в среднем 124 дня, что примерно совпадает с количеством безморозных дней (Гаранин, 1983).

Данные по термобиологии обыкновенного ужа отрывочны. Так, Н.Н. Щербак (1966) указывает предпочитаемую температуру в + 34,2°С и

сообщает, что инкубация яиц протекает при температуре +22...+30°C. С.В. Косов (1983) считает, что динамика суточной и сезонной активности ужей в первую очередь определяется температурой воздуха, а наибольшая двигательная активность наблюдается при температуре воздуха +18...+28°C, но при низкой влажности и высокой солнечной радиации активность резко падает.

Для обыкновенных ужей из Самарской области Н.М. Чугуевская (2005) указывает среднеарифметическую с ошибкой температуру в пищеводе равную $27,9 \pm 0,37^\circ\text{C}$ (минимальная $21,5^\circ\text{C}$ и максимальная $32,3^\circ\text{C}$), при температуре субстрата $20,4 \pm 0,45^\circ\text{C}$ (минимальная $14,8^\circ\text{C}$ и максимальная $24,9^\circ\text{C}$).

В.Г. Табачишин и И.Е. Табачишина (2002) для Саратовской области приводят следующие данные: «Температура поверхности субстрата в период максимальной активности змей колеблется в весеннее время от $12,4$ до $26,1^\circ\text{C}$ и в летний период – от $16,6$ до $28,4^\circ\text{C}$, при этом ректальная температура тела у 28 рептилий, измеренная с 9.00 до 19.00 ч в разных местообитаниях, составила $14,8 - 32,8^\circ\text{C}$ и $24,8 - 34,3^\circ\text{C}$ соответственно» (с. 181). Они же пишут, что активность ужей в условиях севера Нижнего Поволжья протекает при температуре тела несколько выше температур окружающей среды, при этом оптимальной следует считать температуру в $+25,0...+31,0^\circ\text{C}$.

Подробные сведения по термобиологии обыкновенного ужа, так же как и других рептилий края, приводятся в работах пермских зоологов.

Обратимся к наиболее полным данным из работы Н.А. Литвинова и соавторов (2006). По их данным, температура тела обыкновенного ужа значительно превышает температуры окружающей среды и составляет $25,3 \pm 0,18^\circ\text{C}$ при температурах приземного воздуха и субстрата $20,2 \pm 0,34^\circ\text{C}$ и $23,6 \pm 0,27^\circ\text{C}$ соответственно. Однако в работе нет указаний на статистическую значимость различий между температурами тела и окружающей среды. В качестве микроклиматической характеристики мест

обитания обыкновенного ужа помимо температур приземного воздуха и субстрата приводятся относительная влажность воздуха ($59,7 \pm 2,96\%$) и величина суммарной солнечной радиации ($156,9 \text{ Вт/м}^2$). Согласно этой характеристике, обыкновенный уж выбирает относительно затененные и сильно увлажненные биотопы, что вполне согласуется с данными других исследователей.

1.2.2. Термобиологические особенности Обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758)

Из трех видов змей, обитающих в Пермском крае, наиболее холодоустойчивым является обыкновенная гадюка. Это – мезотопный вид, тяготеющий летом к увлажненным биотопам. Обыкновенная гадюка неравномерно распределяется в лесных и лесостепных районах, предпочитая смешанные леса, точнее – поляны, опушки, берега водоемов и тому подобные экотопы в смешанных лесах или около них (Бакиев и др., 2008). Выбор биотопа определяется комплексом условий, таких как степень увлажненности, наличие укрытий, уровень инсоляции.

Сезонная активность у обыкновенной гадюки варьируется от 82 до 163 дней и в среднем составляет 137 дней для Волжско-Камского края (Гаранин, 1983). Зимует гадюка наиболее часто на верховых болотах и в сфагновых сосняках, используя разнообразные убежища. Температура в местах зимовки не опускается ниже $+2 \dots +4^\circ\text{C}$ (Дунаев, Орлова, 2003).

Отмечается крайне высокая устойчивость обыкновенных гадюк к низким температурам. По наблюдениям А.В. Павлова и соавторов (2004), обыкновенные гадюки могут переживать снижение температуры до $-1,5^\circ\text{C}$, а при охлаждении до -5°C в первую очередь погибают мелкие особи.

Подробно термобиология обыкновенной гадюки изучалась в Дарвинском заповеднике (Чан Кьен, 1967). Автор установил, что температура тела у гадюк варьирует от $+9$ до $+31^\circ\text{C}$. Оптимальная температура взрослых самцов составила $24,8 \pm 0,45^\circ\text{C}$, самок – $25,45 \pm 0,34^\circ\text{C}$,

полуadultных особей – $25,86 \pm 0,41^{\circ}\text{C}$. Критическая температура для взрослых особей равна $37,25^{\circ}\text{C}$. Также Чан Кьен приводит данные о высокой корреляции между температурами тела и субстрата.

По мнению А.В. Коросова (2008), не имеет смысла оперирование среднеарифметическими температурами, т.к. гадюки разного возраста и состояния, испытывая разнообразные температурные воздействия, имеют широко варьирующие «преферентные» температуры. Соответственно, использование усредненных температур создаст ложную картину.

Максимальная добровольная температура тела для обыкновенной гадюки по данным Коросова (2008) составляет $+34...+35^{\circ}\text{C}$. Им же разработана имитационная модель баскинга обыкновенной гадюки, укладываемая в экспериментально полученные данные. Эта модель демонстрирует, что суточная динамика температуры тела у обыкновенной гадюки связана в первую очередь со сменой убежищ.

А.Г. Банников и соавторы (1977) указывают как оптимальные следующие температуры: для самцов $+25^{\circ}\text{C}$, для самок $+26^{\circ}\text{C}$, а при температурах выше $+37^{\circ}\text{C}$ наблюдается тепловое ооченение и смерть.

А.Н. Песков (2003) отмечал обыкновенных гадюк на субстрате, температура которого варьировала от $+10,1$ до $+31,5^{\circ}\text{C}$, при этом животные имели температуру тела от $+24,7$ до $+34,5^{\circ}\text{C}$.

Во многих литературных источниках указывается, что черная морфа обыкновенной гадюки значительно быстрее нагревается по сравнению со светлой (Литвинов, 2007).

Обратимся к одной из последних работ (Литвинов и др., 2006). Авторы считают необходимым разделить гадюк на две группы: «светлых» и «черных», поскольку, по их мнению, темная окраска у меланистических особей является термоадаптивной. Действительно, при сравнении двух цветовых морф наблюдаются различия во всех термобиологических характеристиках. Так для светлой морфы температуры тела, субстрата и приземного воздуха составили $28,2 \pm 0,37$, $24,7 \pm 0,53$ и $22,3 \pm 0,55^{\circ}\text{C}$

соответственно, а для черной морфы – $26,0 \pm 0,86$, $20,7$ и $21,2 \pm 2,00$ °С. Невооруженным взглядом заметно, что все температуры для «черной» обыкновенной гадюки значительно ниже, однако о статистической значимости этих различий не говорится.

1.2.3. Термобиологические особенности живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823)

Живородящая ящерица – вид с широким ареалом, что позволяет проследить за способами ее поведенческой терморегуляции, особенностями использования убежищ, сроками сезонной и суточной активности, что особенно интересно для горной части (Банников и др., 1977). Высокогорное обитание на северо-востоке Франции живородящей ящерицы сопровождается определенными термальными адаптациями. Температура тела ящериц из горной популяции на $3-5$ °С ниже, чем у ящериц из равнинной популяции, тем не менее, это не сказывается на скорости их перемещения. Разница между температурой тела и температурой среды в горных популяциях выше, чем в низинных. В эксперименте ящерицы из той и другой популяций выбирают одинаковые температуры и характеризуются сходными термо-физиологическими параметрами.

Живородящая ящерица по сравнению с прыткой ящерицей большинством исследователей рассматривается как вид с относительно низкой термофильностью (Гаранин, 1983). Более низкая термофильность косвенно подтверждается выбором живородящей ящерицей биотопов с высокой влажностью, в частности, переувлажненных, таких как болота.

Предпочтение живородящей ящерицей биотопов с повышенной влажностью неоднократно отмечалось разными авторами, в том числе и на территории Пермского края (Юшков, Воронов, 1994).

Живородящая ящерица отличается достаточно высокой устойчивостью к низким температурам. А.В. Павлов и Р.И. Замалетдинов (2002) указывают,

что представители данного вида способны переносить кратковременные понижения температуры $-2,0 \dots -2,5^{\circ}\text{C}$.

Остановимся подробнее на результатах регистрации температурных параметров среды обитания и температуры тела у живородящей ящерицы, а также на соотношении этих показателей.

В.Н. Куранова (1983) для Западной Сибири приводит следующие данные. С зимовки в конце апреля – начале мая первыми выходят самцы живородящей ящерицы при температуре поверхности субстрата на солнце $+15 \dots +24^{\circ}\text{C}$, в тени $+6 \dots +7^{\circ}\text{C}$ между 13 и 16 часами. Взрослые самки появляются через 6-9 дней после появления самцов. Утренний выход из убежищ ящериц отмечен в мае в 9.30-10 часов, для июня и августа – с 9 до 10 час., в июле – в 8-9 час. Время появления живородящих ящериц связано со скоростью, с которой она сможет достичь предпочитаемой температуры тела ($+30,0^{\circ}\text{C}$). Для мая, июня и августа отмечен один пик активности, для июля – два (утренний в 12 часов и вечерний в 18 часов). Сигналом для ухода в укрытия служит температура субстрата и воздуха $+27 \dots +30^{\circ}\text{C}$ и выше. При пасмурной, но теплой погоде, ящерицы остаются активными даже во время морозящего дождя.

Детально изучалась термобиология живородящих ящериц в Камском Предуралье. Серия работ посвящена изучению термобиологии этого вида, как и других видов рептилий в Прикамье. Н.А. Литвинов и соавторы (2006) на значительной выборке из Камского Предуралья приводят следующие данные: средняя температура тела в пищевode $27,6 \pm 0,43^{\circ}\text{C}$, температура субстрата – $23,2 \pm 0,47^{\circ}\text{C}$ и воздуха $22,9 \pm 0,58^{\circ}\text{C}$. При этом относительная влажность воздуха составляла $55,0 \pm 3,11\%$.

1.2.4. Термобиологические особенности прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758)

Прыткая ящерица – широко распространенный, эвритопный вид, ареал которого местами заходит за 60° с.ш. (Банников и др., 1977). Условия

обитания весьма различны, однако одним из определяющих факторов распространения является температура. Западные популяции этого вида являются более теплолюбивыми (западная и юго-западная границы ареала совпадают с январской изотермой $+4^{\circ}\text{C}$) по сравнению с восточными (восточнее 75° в.д. северная граница определяется январской изотермой -20°C , а южная – изотермой января -14°C) (Банников и др., 1977).

В большинстве случаев прыткая ящерица занимает достаточно сухие, хорошо прогреваемые биотопы (Павлов, Замалетдинов, 2002), склоны южной или юго-западной экспозиции, достаточно часто отмечаются встречи в поймах рек. Обитает прыткая ящерица также и в горах, т.е. в условиях большего влияния ультрафиолетового излучения и значительных суточных перепадов температур. Можно отметить, что восточные популяции более приспособлены к высокогорным условиям, чем западные. Достаточно часто встречается прыткая ящерица и в антропогенных ландшафтах (Литвинов и др., 2009).

Активный период в течение года изменяется в широких пределах, в зависимости от места обитания. В Пермском крае весеннее появление – в третьей декаде апреля, уход – в первой декаде сентября (Литвинов, Ганщук, 2003). Первыми в спячку уходят взрослые и полувзрослые особи, а затем уже сеголетки. Сроки впадения в спячку и выхода из нее могут сильно различаться даже на одной и той же территории в зависимости от температурного режима среды.

Продолжительность дневной активности неодинакова в разные сезоны. Сразу же после выхода ящерицы малоактивны и появляются на поверхности только в наиболее теплое время суток. С установлением постоянно теплой погоды их активность достигает максимума и начинает носить двухвершинный характер. С конца июня активность идет на спад до ухода ящериц в спячку.

Широкий ареал и разнообразные условия обитания прыткой ящерицы предполагают воздействие различных температур. Прыткая ящерица активна

при температуре воздуха от 10 до 32,5°C, имея при этом температуру тела от 14 до 39°C. Наибольшая активность отмечена при температуре тела 29,8°, почвы – 29°C и воздуха +26,5...+28,2°C. При снижении температуры ниже 10°C прыткие ящерицы впадают в оцепенение (Тертышников, 1976). Верхняя летальная температура тела у этого вида равна 43,0°C (Гражданкин, 1973).

Уровень потребления кислорода является универсальным способом определения уровня метаболизма. Наиболее низкое потребление кислорода зафиксировано при 0°C. Повышение потребления кислорода наблюдается при подъеме температуры тела до 30°C. При ее увеличении с 30° до 35°C происходит резкое падение количества потребляемого кислорода, и его количество стабилизируется на более-менее постоянном уровне. Газообмен у прыткой ящерицы прекращается при достижении температуры тела уровня +41,6...+42,0°C. Наиболее активны ящерицы были при температуре максимального потребления кислорода, т.е. при 30°C (Тертышников, 1973).

Последние и наиболее полные на текущий момент данные по термобиологии и микроклимату мест обитания прыткой ящерицы в Камском Предуралье отражены в работе Н.А. Литвинова и соавторов (2006). Приводятся следующие температурные характеристики: температуры тела ($29,5 \pm 0,56^\circ\text{C}$), субстрата ($26,2 \pm 0,77^\circ\text{C}$) и воздуха ($24,9 \pm 1,01^\circ\text{C}$) с оптимумами температур в +26,6...+32,1, +23,1...+29,5 и +21,0...+28,0°C соответственно. Относительная влажность воздуха равна $34,4 \pm 2,34\%$ с оптимумом в пределах от 27,0 до 41,0%. Авторами проведено сравнение между прыткими ящерицами Камского Предуралья (Пермский край) и Среднего Поволжья (Самарская и Ульяновская области) и делается вывод о невысоких географических различиях в температуре тела и воздуха. В то же время значения солнечной радиации для ящериц из Камского Предуралья значительно выше, что, по мнению авторов, свидетельствует об обитании ящериц в Среднем Поволжье в более затененных условиях, чем в Предуралье.

1.3. Использование ЭКГ при изучении рептилий

Понятие «кардиография» объединяет разные методы изучения сердечной деятельности. Большое распространение получила электрокардиография, с помощью которой записывают электрическую сердечную активность.

Подобная кардиография сосудов, сердца дает возможность оценить кровоснабжение миокарда, проводимость и сердечный ритм, изменения размеров полостей сердца, утолщение сердечной мышцы, выявить нарушения электролитного баланса, давность перенесенного инфаркта, токсическое поражение миокарда.

Ящерицы, в том числе и прыткая *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758, характеризуются таким типом активации миокарда, который отражается в биполярном электрокардиографическом отведении по оси тела (и сердца) положительными зубцами P, QRS, и T. Эта же форма кривой является основной и для отведений от конечностей (Рощевский, 1972). По мере повышения температуры среды и соответственно температуры тела у всех рептилий увеличивается частота сердечных сокращений (ЧСС) и уменьшается длительность интервалов электрокардиограммы (ЭКГ). ЭКГ у рептилий имеет некоторые особенности. Фаза реполяризации у них значительно длиннее, а TP-интервал- наоборот, укорочен и занимает не более четверти сердечного цикла (особенно у водных черепах), тогда как у млекопитающих- около половины. При патологии миокарда, иногда и при сильной гипоксии, обычно расширение и дублирование желудочкового комплекса, инверсия T и P зубцов, в норме позитивных при грудных отведениях. При анестезии ящериц T-зубец прогрессивно становится скошенным, так что становится трудно определить QT и ST-интервалы, хотя они, естественно, увеличиваются при снижении ЧСС. У рептилий устье задней полой вены и венозный синус участвуют в систолическом акте предсердия, что проявляется в образовании V-зубца (при этом SV-интервал предшествует T-зубцу). Появление или наоборот, исчезновение V-зубца в процессе анестезии

может указывать на нарушение венозного возврата в большом круге. На картину ЭКГ влияют многие факторы, особенно температура и статус гидратации пациента, а такие интервалы как PR и QT сами по себе зависят от уровня сердечной деятельности. С увеличением температуры тела повышается амплитуда зубца P, и уменьшаются интервалы S-T и R-R. Существует положительная зависимость между ЧСС и амплитудой зубца R. При позитивном QRS, P и T-зубцы в норме также позитивны, иногда T может быть отрицательным, а P- плеоморфным. В этом случае трудно дифференцировать интервал SV. Для правильной интерпретации электрокардиограммы ящерицы необходимо, как и во многих других случаях, иметь контрольные показатели от здоровых животных сходного размера, пола и возраста, полученные в стандартных условиях унифицированными методами.

Кроме контрольных показателей в электрокардиограмме, для начала работы важно определить критический минимум и максимум. Установление критического минимума и максимума – важный критерий при изучении индивидуальной адаптации организмов. Поведенческая регуляция тепла у пойкилотермных животных имеет хорошо очерченные пределы поддержания известного постоянства температуры тела в соответствии с параметрами внешней среды. Ростральный отдел мозга – первичный центр, регулирующий температурный гомеостаз (Слоним, 1984).

По мере повышения температуры среды и соответственно температуры тела у всех рептилий увеличивается частота сердечных сокращений и уменьшается длительность интервалов ЭКГ. Сердечная деятельность у различных видов ящериц, змей и крокодилов изменяется аналогично в зависимости от температуры среды. Продолжительная автоматическая деятельность сердца у змей после полного прекращения дыхания связано с общей приспособительной реакцией рептилий к гипоксическим состояниям (Рощевский, 1972).

Важные аспекты в ЭКГ рептилий описываются в работах И.М. Руцкиной (Руцкина, Рощевская, 2007; Руцкина, Четанов, 2005). При анализе полученных ЭКГ основное внимание уделялось интервалам R-R сек, т. к. амплитуда остальных компонентов весьма невелика и плохо интерпретируема. Интервалы R-R отражают длительность сердечного цикла и характеризуют частоту сердечных сокращений (ЧСС). Несмотря на недостоверность различий кардиоциклов, видно, что при низких и средних температурах ЧСС в условиях охлаждения преимущественно выше, чем в условиях нагревания, как у южных, так и у северных ящериц. Возможно, что поддержание более высокой ЧСС в условиях охлаждения при низких и средних температурах говорит о наличии некоторых адаптаций к низким температурам.

Таким образом, ЧСС у представителей как южной, так и северной популяций сравнительно мало отличается в условиях нагревания и охлаждения при одних и тех же температурах. Иначе говоря, температурный гистерезис сердечного ритма выражен слабо. При сравнении же средних значений ЧСС у особей данных популяций выявлены существенные различия. На основании вышесказанного подтверждается мысль об адаптированности видов рептилий, живущих на больших пространствах своего ареала к специфическим температурным условиям как северных, так и южных его частей.

Для того чтобы понимать принцип работы ЭКГ у рептилий нужно знать основы их физиологии сердечной деятельности, которая описана ниже.

1.4. Анатомо-физиологические особенности сердечно-сосудистой системы рептилий

Система кровообращения рептилий является переходной от трехкамерного сердца к четырехкамерному. У черепах, ящериц и змей перегородка делит желудочек до конца на 2 отдела (Рощевский, 1972).

Сердце является основным органом, приводящим в движение кровь. У рептилий сердце способно создать довольно высокое напорное давление в легочных и системных сосудах. Левую половину сердца рептилий можно рассматривать как артериальную, а правую – как венозную. Левая половина желудочка у рептилий развита сильнее правой. Внутренняя поверхность сердца рептилий покрыта сетью мышечных перекладин. Перегородка предсердий, разделяя атриовентрикулярное отверстие, переходит на свободном конце в атриовентрикулярные кармановидные клапаны. Артериальный конус также входит в состав желудочка. Сердце формируется как ряд расширений задней части брюшной аорты, которая сворачивается в изогнутую петлю. Передний отдел дает начало желудочку, задний – предсердию. Предсердие принимает кровь, желудочек направляет ее по кровеносным сосудам (Константинов, Шаталова, 2005).

Проводящая система сердца у рептилий состоит из морфологически трудно определяемых синоатриального и атриовентрикулярных узлов (Рощевский, 1972). У обыкновенного удава (*Boa constrictor*) отмечены слабо дифференцированные проводящие волокна. У обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) обнаружена специфическая проводящая ткань в виде мышечных пучков в атриовентрикулярной области, состоящая из крупных светлых мышечных волокон, верхние отделы которых сливаются с тканью предсердий, а нижние переходят в миокард желудочка, а их концевые разветвления – волокна Пуркинье достаточно близки к сократительному миокарду.

По мере повышения температуры окружающей среды и соответственно температуры тела увеличивается ЧСС и уменьшается длительность интервалов ЭКГ (Рощевский, 1972; Ганщук, 2002).

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. Объем работы

Основным материалом послужили результаты наших лабораторных исследований, проведенных в 2015-2016 гг. на базе лаборатории экологической физиологии животных кафедры зоологии.

Объем выборки составил:

- прыткая ящерица: 11 самцов и 9 самок подверглись экспериментальному нагреванию, 3 самца и 3 самки – экспериментальному охлаждению;
- обыкновенный уж: 3 самца и 1 самка подверглись экспериментальному нагреванию;
- живородящая ящерица: 1 самка подверглись экспериментальному нагреванию;
- обыкновенная гадюка: 1 самка подверглись экспериментальному нагреванию.

Рептилии для проведения эксперимента были изъяты из природной среды на территории Комплекс ПНИПУ, а также в окрестностях села Ергач Кунгурского района.

2.2. Методика

В качестве «температуры тела» в работе принималась температура, измеренная в клоаке. Для измерения температуры камеры и тела использовали термисторные датчики, подключённые к цифровому мультиметру, предварительно оттарированные по электронному термометру CheckTemp.

В качестве летальных температур принимались те, при достижении которых полностью прекращалась сердечная деятельность (изолиния более 60 секунд). Сублетальными считались те температуры, при достижении которых наблюдались значительные изменения в ЭКГ (аритмия).

Определение электрической активности сердца проводилось с помощью кардиограф Valenta ДЭ-01, оснащенного игольчатыми электродами.

Наложение электродов при работе с ящерицами было следующим: к каждой конечности крепилось по одному электроду, черный датчик прикреплялся к левой нижней, зеленый – к правой нижней, красный – к левой верхней, желтый – к правой верхней. То есть прикрепление идет точно такое же, как и при снятии ЭКГ у человека.

При снятии ЭКГ у змей мы поступали следующим образом. Определяли границы сердца и располагали электроды относительно положения сердца: первый (R) электрод подсоединяли справа на 1-2 см выше сердца, второй (F) слева от сердца на 1-2 см выше и третий (N) слева на 1-2 см ниже верхушки сердца на дорзолатеральной поверхности туловища (рис. 1). Референтный электрод располагали в хвостовой части туловища.

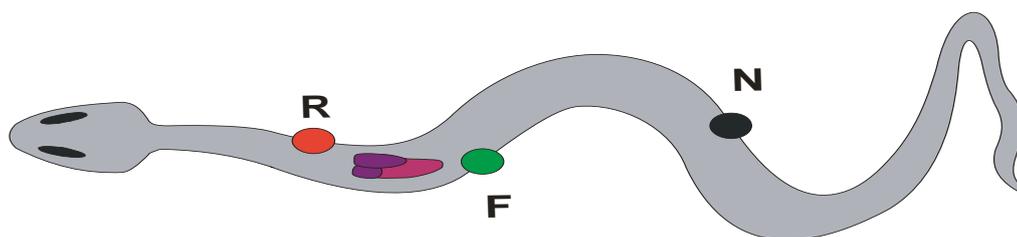


Рис. 1. Расположение электродов при снятии ЭКГ у змей

Для недопущения мышечных наводок, искажающих ЭКГ, объект эксперимента жестко фиксировался, в клоаке закреплялся термисторный датчик и накладывались игольчатые электроды. После проведения проверки сердечного ритма, объект помещался в экспериментальную камеру для нагревания или охлаждения.

В части проведенных экспериментов, при наличии технической возможности, второй термисторный датчик помещался в камеру для определения внешних температур.

Нагревание проводилось в термостате, охлаждение в холодильной камере.

В случае вырывания термисторного датчика или электродов, эксперимент прекращался.

В зависимости от температурной устойчивости объекта, эксперимент продолжался от 45 минут до 1 часа 20 минут.

Полученные данные фиксировались в журнале наблюдений.

Статистическая обработка проводилась по общепринятым методикам (Лакин, 1980), для сравнения выборок между собой использовался непараметрический критерий Манна-Уитни.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенной экспериментальной работы отражены в таблице 1. В таблице представлены значения средних арифметических с их ошибкой, значения минимальной и максимальной вариант. В том случае, если проводилось однократное нагревание, в таблице приведено только полученное значение температуры.

Из таблицы видно, что наиболее подробно изученным видом является прыткая ящерица, точнее ее верхние летальные и сублетальные температуры, в остальных случаях мы имеем дело лишь с одиночными наблюдениями, результаты которых нельзя интерпретировать со 100% уверенностью, однако можно использовать для приблизительной оценки.

В связи с этим, основное внимание в главе будет уделено прыткой ящерице в экспериментальном нагреве, все остальные данные требуют определенного уточнения.

Табл. 1. Данные по летальным и сублетальным температурам у четырех видов рептилий

Вид	Пол	Сублетальная максимальная температура $M \pm m$ lim		Летальная максимальная температура $M \pm m$ lim		Сублетальная минимальная температура $M \pm m$ lim		Летальная минимальная температура $M \pm m$ lim	
		тело	камера	тело	камера	тело	камера	тело	камера
Пряткая ящерица	самцы	42,6±0,86 35,1 – 45,3	45,5±2,40 39 – 50,6	47,4±0,20 46,7 – 48,9	52,9±1,68 51 – 56,3	-0,9±0,60 -3,9 – -0,1	–	-5	–
	самки	39,2±2,24 27,9 – 45	46,4±0 46,4 – 46,4	46,5±0,77 43,4 – 50,1	54,6±0,85 53,7 – 55,4	-0,8±0,25 -1 – -0,5	–	-2,1±1,5 -3,6 – -0,6	–
Обыкновенный уж	самцы	41,1±1,91 30,7 – 45,3	49,2±0,3 48,9 – 49,5	45,3±1,10 44,2 – 46,4	51,7±0,1 51,6 – 51,8	–	–	–	–
	самки	35,4	–	47,1	–	–	–	–	–
Живородящая ящерица	самец	42	46,8	44,1	48,9	–	–	–	–
Обыкновенная гадюка	самка	38,1	45,3	48,9	52,4	–	–	–	–

3.1. Прыткая ящерица

3.1.1. Максимальные температуры

В нашей работе наиболее подробно изученным видом, как уже указывалось выше, является прыткая ящерица. В данном разделе мы постараемся определить наличие или отсутствие достоверных статистических различий между самцами и самками данного вида, а также определить наличие достоверных различий между температурами тела и экспериментальной камеры.

Начнем с анализа особенностей верхних критических температур. Результаты нашей работы представлены на диаграмме (рис. 2).

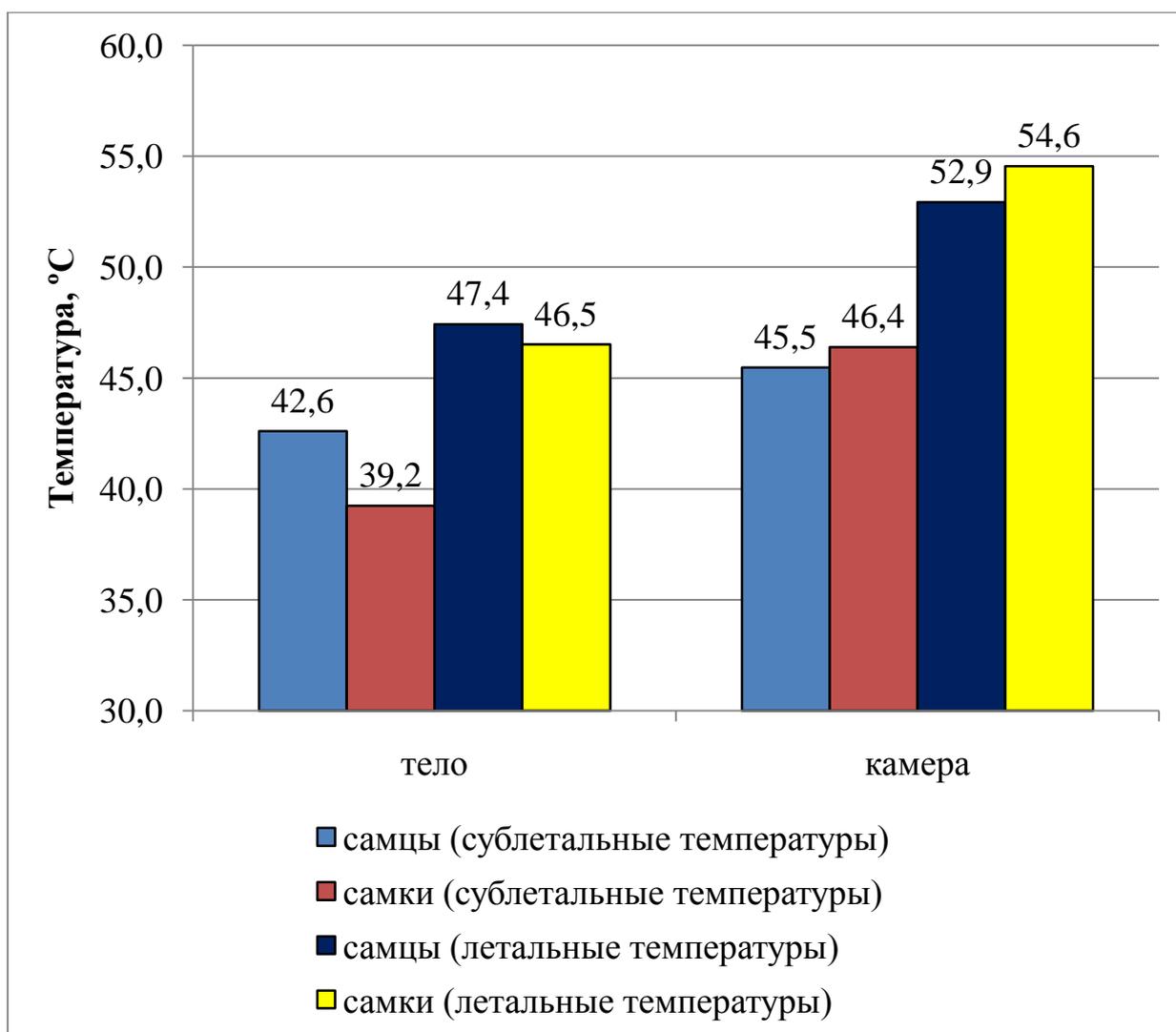


Рис. 2. Максимальные критические температуры для прыткой ящерицы

Из диаграммы видно, что сублетальные температуры тела самок и самцов различны, самцы имеют более высокую температуру. Однако при проведении сравнения между самцами и самками в значениях сублетальных температур тела с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни достоверные различия не были выявлены ($U = 10; P = 0,17$). При сравнении между собой сублетальных температур в экспериментальной камере мы также не выявили достоверных различий ($U = 5; P = 0,64$).

Визуально летальные температуры тела самцов и самок прыткой ящерицы почти одинаковы, но у самцов температура немного выше, чем у самок. Данные различия, что логично, также оказались статистически недостоверными ($U = 20; P = 1,00$). При сравнении между собой сублетальных температур в экспериментальной камере мы также не выявили достоверных различий ($U = 4; P = 0,56$).

Отсутствие достоверных половых различий позволяет нам в дальнейшем оперировать объединенной выборкой из самцов и самок.

При проведении сравнения между собой сублетальных температур тела и экспериментальной камеры были выявлены статистически достоверные различия ($U = 72; P = 0,01$), что позволяет сделать вывод о большей прогретости камеры и, соответственно, косвенно свидетельствует о способности рептилий регулировать свою температуру.

Аналогичная картина наблюдается и при анализе летальных температур ($U = 70; P = 0,001$).

В среднем, различие между сублетальной и летальной температурами тела для объединенной выборки прыткой ящерицы составило $4,7 \pm 0,90^\circ\text{C}$. По сути, это своеобразный «запас температурной устойчивости» для изучаемого вида.

А вот различия между сублетальной и летальной температурами в экспериментальной камере в свою очередь составило $8,8 \pm 0,65^\circ\text{C}$, что на наш

взгляд говорит о наличии у рептилий физиологических механизмов терморегуляции.

Различия между летальными и сублетальными температурами тела и в камере оказались статистически достоверными на 5% уровне значимости ($U = 55$; $P = 0,03$).

Все это, на наш взгляд, позволяет сделать вывод о том, что прыткая ящерица способна переносить значительный перегрев, причем скорость роста температуры в теле значительно меньше скорости роста температуры в экспериментальной камере. Это, по всей видимости, свидетельствует о наличии механизмов физиологической терморегуляции, так как в связи с фиксацией объекта в камере поведенческая терморегуляция не могла быть использована.

Полученные нами данные значительно увеличивают границы температурной устойчивости для прыткой ящерицы.

3.1.2. Минимальные температуры

При рассмотрении минимальных температур у прыткой ящерицы мы сразу же заострим внимание на том, что в большинстве случаев нами были получены только сублетальные температуры, достичь же летальных температур мы смогли лишь в очень немногих случаях. Минимальная температура, которой мы смогли добиться в экспериментальной установке, составила приблизительно -5°C , но, как выяснилось, подобное снижение температуры в большинстве случаев не приводит к гибели животного.

При проведении эксперимента, по мере охлаждения ящерицы, наблюдалось постепенное снижение ЧСС, на определенном уровне охлаждения наблюдались изменения кардиограммы (аритмия), которые мы обозначили как сублетальную температуру.

Однако в большинстве случаев даже при снижении ЧСС менее чем до 1 удара в минуту после извлечения объекта из камеры, по мере его согревания до комнатной температуры, наблюдалось восстановление ритма работы

сердца. При этом у животного могли отсутствовать признаки двигательной активности, но с точки зрения работы важнейших систем оно оставалось живым.

Полученные нами результаты отражены на диаграмме (рис. 3).

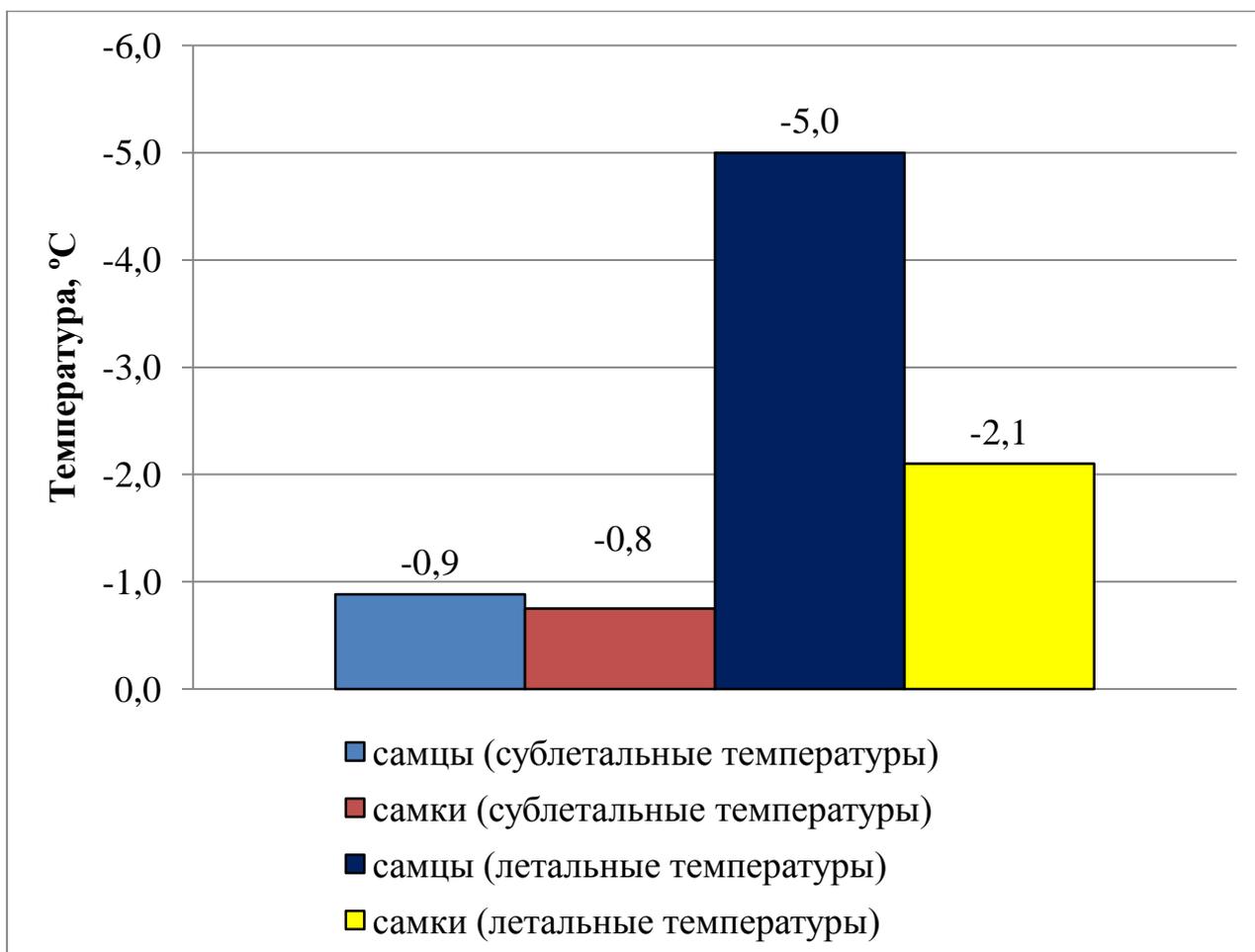


Рис. 3. Минимальные критические температуры для прыткой ящерицы

При сравнении между собой сублетальных температур у самцов и самок нами не были выявлены какие-либо статистически значимые различия ($U = 3$; $P = 0,32$).

Прочие сравнения провести невозможно в связи с малым числом наблюдений. Однако полученные нами данные указывают на то, что прыткая ящерица, несмотря на свою относительную термофильность, может относительно легко переносить значительные понижения температуры (к примеру, обычные в Камском Предуралье заморозки на почве в мае-июне).

Таким образом, полученные нами данные значительно расширяют указанный в литературе диапазон переносимых прыткой ящерицей температур. Разброс между минимальной и максимальной температурами составляет для данного вида почти 50°C.

3.2. Обыкновенный уж

В связи с малым объемом выборки (3 самца и 1 самка), для обыкновенного ужа не проводилось определение половых различий в значениях сублетальных и летальных температур. Полученные нами данные носят пока что лишь приблизительный характер.

Первое, на чем стоит заострить внимание, это относительность сублетальных температур для обыкновенного ужа, так как представители данного вида в стрессовой ситуации зачастую проявляет оборонительную реакцию имитации смерти. При этом у ужа изменяется характер кардиограммы, наблюдается аритмия, что отмечается и в литературе (Руцкина, Роцевская, 2007). В связи с этим, мы не можем быть уверены, что полученные нами значения сублетальных температур верны.

Вторым моментом, на котором необходимо остановиться, является отсутствие в большинстве случаев температур для экспериментальной камеры. Это связано с невозможностью проведения измерений по техническим причинам.

Результаты нашей работы представлены на диаграмме (рис. 4).

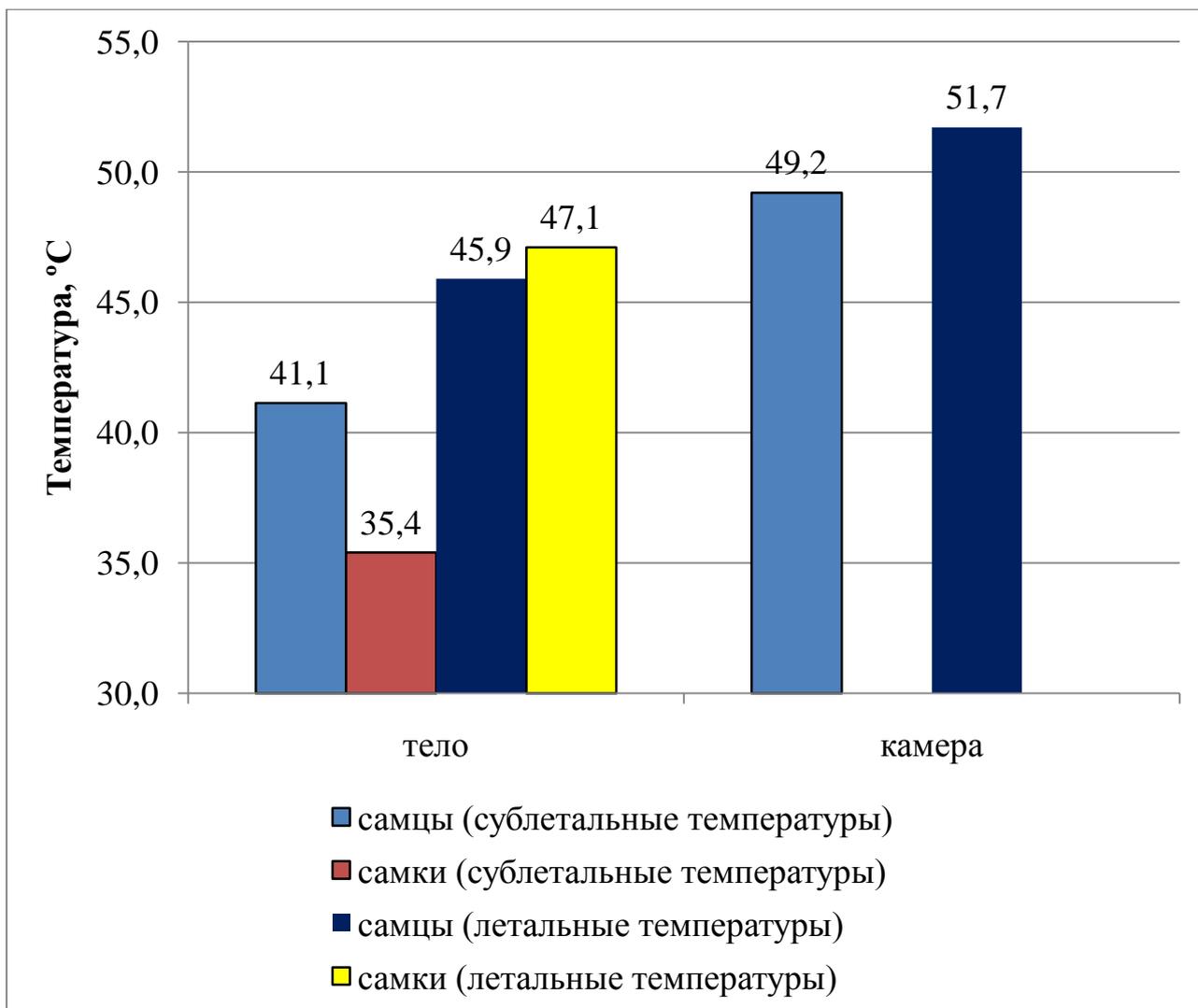


Рис. 4. Максимальные критические температуры для обыкновенного ужа

Как видно из представленной диаграммы, по сравнению уже рассмотренной прыткой ящерицы, различия между летальными температурами тела и в экспериментальной камере меньше. На наш взгляд, это свидетельствует о несколько меньшей приспособленности обыкновенного ужа к перенесению повышенных температур и менее развитыми механизмами физиологической терморегуляции.

В связи с малым объемом выборки, в дальнейшем мы будем оперировать объединенной выборкой.

Сильный разброс между сублетальными температурами объясняется, как уже было указано, имитацией смерти.

3.3. Межвидовые различия

В данном разделе мы постараемся хотя приблизительно оценить межвидовые различия в значения летальных и сублетальных температур. В связи с малым количеством данных на текущий момент, анализу будут подвергнуты только максимальные критические температуры тела, максимальные температуры в экспериментальной камере, а также минимальные температуры тела анализироваться не будут.

Результаты нашей двухлетней работы представлены на диаграмме (рис. 5).

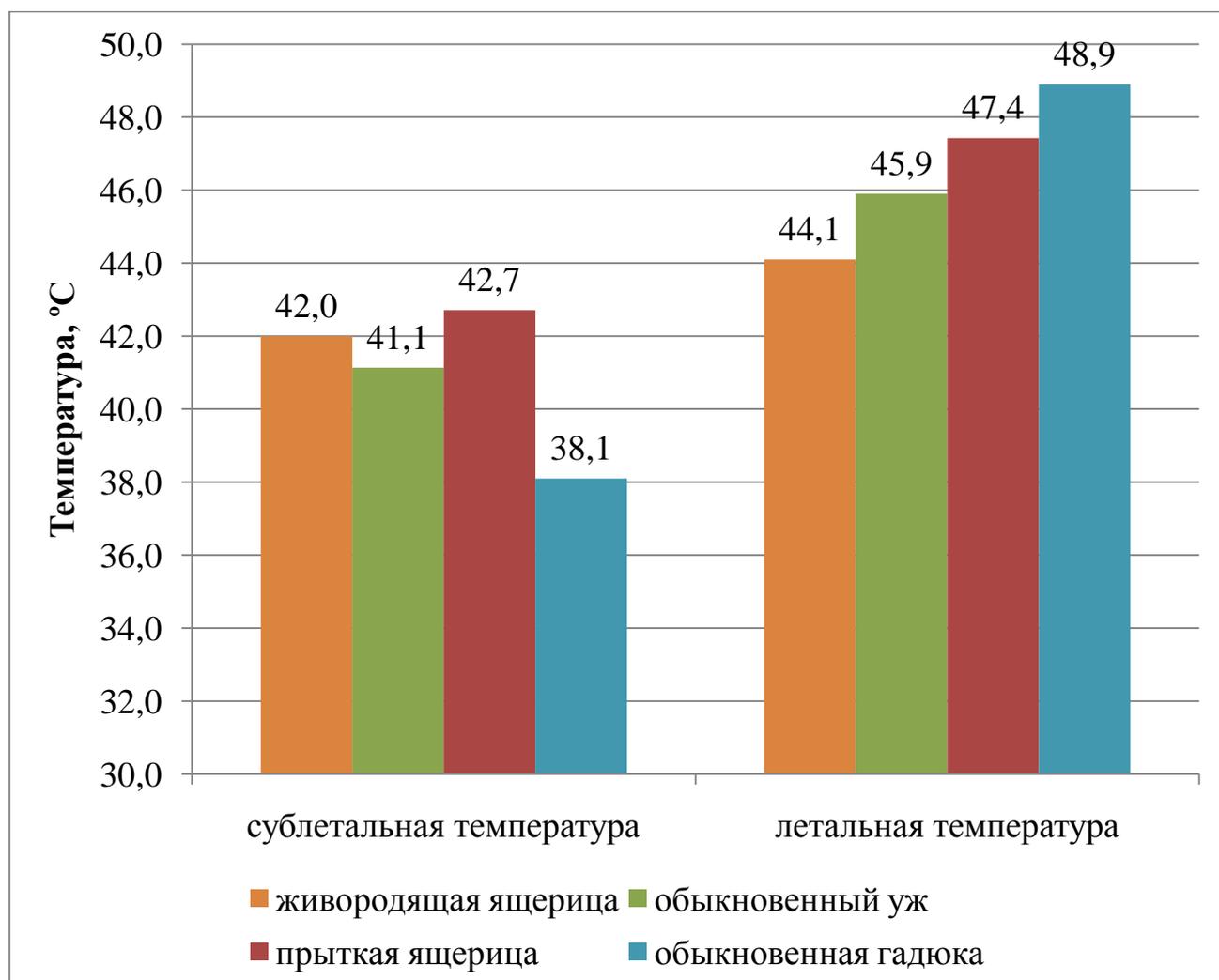


Рис. 5. Максимальные критические температуры для четырех видов рептилий

Сублетальные температуры, как видно из представленной диаграммы, близки для трех видов из четырех. Оценить достоверность различий в значения сублетальных температур мы можем лишь для двух видов – прыткой ящерицы и обыкновенного ужа. При проведении данного сравнения достоверных различий выявлено не было ($U = 19,5$; $P = 0,85$).

Причины столь низкой сублетальной температуры у обыкновенной гадюки в данный момент мы объяснить не можем. Вполне вероятно, что при увеличении объема выборки среднее значение станет близким к аналогичному параметру у других видов.

Можно сделать предположение, что сублетальные температуры достаточно сходны у большинства видов, обитающих на территории со сходными температурными условиями. Для проверки данной гипотезы необходимо провести аналогичную работу с представителями этих видов из других климатических зон (в виде рабочего варианта можно предположить определение сублетальных температур для обыкновенного ужа и прыткой ящерицы из Нижнего Поволжья)

Летальные температуры дают значительно более разнообразную картину. По полученным данным можно построить следующий ряд по увеличению уровня температурной выносливости:

живородящая ящерица → обыкновенный уж → прыткая ящерица → обыкновенная гадюка.

Оценить достоверность различий в значениях максимальных летальных температур мы можем также только для прыткой ящерицы и обыкновенного ужа. Как и в случае с сублетальными температурами, достоверных различий выявлено не было ($U = 9$; $P = 0,13$).

Несмотря на отсутствие статистически достоверных различий, мы можем попытаться высказать предположения о причинах подобного ранжирования видов.

По всей видимости, столь высокие летальные температуры у прыткой ящерицы связаны в первую очередь с температурными предпочтениями

данного вида: в Камском Предуралье это наиболее термофильный вид. Обыкновенный уж в Камском Предуралье занимает значительно менее прогреваемые биотопы, это значительно менее термофильный вид.

Низкие летальные температуры живородящей ящерицы также легко находят объяснение в связи с занимаемыми ей плохо прогреваемыми, увлажненными биотопами.

Высокая летальная температура обыкновенной гадюки, скорее всего, объясняется большими линейными размерами: сердце позднее нагревается.

Глава 4. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕРИАЛОВ ПРОВЕДЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПРИ РАБОТЕ С УЧАЩИМИСЯ СРЕДНЕГО ЗВЕНА

За время прохождения педагогической практики, я неоднократно дополняла учебный материал с помощью дополнительной литературы, потому что школьный курс учебников недостаточно раскрывает материал уроков.

Проанализировав основные учебники биологии, используемые в настоящее время в общеобразовательных школах (Захаров, Сонин, 2011; Пасечник, Суматохин, Калинова, 2014; Трайтак, Суматохин, 2012; Сухорукова, Кучменко, Колесникова, 2014), я увидела, что теме: «Класс Пресмыкающиеся» отведено очень мало времени, да и информация, представленная в учебниках, не полностью раскрывает особенности строения и физиологии класса Пресмыкающиеся.

Поэтому я считаю, что полученные мной результаты могли бы быть использованы в школе в качестве основы для элективного курса, посвященного более детальному изучению рептилий.

Программа элективного курса

«Пресмыкающиеся. Определение летальных и сублетальных температур у рептилий Камского Предуралья»

в 7-х классах

Количество часов: 12-14

Учитель: Горбунова Алина Геннадьевна

Рабочая программа элективных курсов имеет следующую структуру:

- *Пояснительная записка;*
- *Основное содержание;*
- *Тематическое планирование;*
- *Список литература*

Пояснительная записка

Программа элективного курса по биологии «Пресмыкающиеся. Определение летальных и сублетальных температур у рептилий Камского Предуралья» для 7 класса составлена на основе следующих изданий.

Список литературы:

- В.М.Константинов. Биология 7 класс. «Вентана-Граф». М.,2009.
- Коллектив авторов. Биология Большая Серия Знаний. «Мир книги», «Русское энциклопедическое товарищество». М.,2005.
- В.В.Серебряков, П.Г.Балан. Биология 8 класс. «Генеза» Киев,2008.
- Т.А.Богданова. Биология: Задания и упражнения. Пособие для поступающих в вузы. «Высшая школа». М., 1991.
- Н.В.Чебышев, Г.С.Гузикова, Ю.Б.Лазарева, С.Н.Ларина. Биология. Новейший справочник. «Махаон». М., 2007.

Содержание программы акцентировано на информации, необходимой человеку для более широкого кругозора по данной теме, мотивирует обучающихся на активное получение новых знаний и умений. Формы и методы проведения занятий имеют научный характер, дают обучающимся сведения практического характера, знакомят их с анатомией пресмыкающихся, с понятиями «рептилии, электрокардиография, сердечно-сосудистая система».

Содержание программы соответствует школьному курсу обучения, а также способствует повышению учебной мотивации, саморазвитию, формированию научного и биологического мышления, профессиональной ориентации личности учащихся.

Программа курса дает необходимую краткую теоретическую информацию по содержанию каждого занятия и предлагает формы и методы работы.

Содержание программы элективного курса «Пресмыкающиеся. Определение летальных и сублетальных температур у рептилий Камского Предуралья» для 7 класса

План:

1. *Вводное занятие. Пресмыкающиеся(рептилии).* Понятие о пресмыкающихся, эволюционное происхождение рептилий, место обитания и распространение данного класса, численность и разнообразие видов пресмыкающихся. Раздача тем, по которым учащиеся будут выполнять проекты.

2. *Систематика и образ жизни пресмыкающихся.* Систематический порядок отрядов, их латинское/русское название. Рассмотрение вымерших предков рептилий. Образ жизни и поведения пресмыкающихся в разные времена года.

3. *Анатомия и физиология пресмыкающихся.* Покровы тела рептилий и их значение. Общее строение класса рептилий. Выявление ароморфозов у пресмыкающихся.

4. *Виды пресмыкающихся Пермского Края.* Изучение видов рептилий Пермского Края, их названий, и распространение по краю. Краснокнижные виды.

5. *Рассмотрение индивидуального строения у пресмыкающихся.* Строение на примере прыткой и живородящей ящериц: внешние и внутренние особенности вида, выявление сходств и различий 2 видов.

6. *Сравнение ССС у пресмыкающихся (прыткая ящерица, живородящая ящерица, обыкновенная гадюка, обыкновенный уж).* При помощи наглядных рисунков сравнивается сердечно-сосудистая система, отдельно обговариваются и записываются различия ССС. Зарисовка любой ССС и подписи к ней.

7. *Влияние человека и окружающей среды на пресмыкающихся.* Изучение влияния биотических, абиотических и антропогенных факторов на

жизнедеятельность пресмыкающихся. Охрана и защита рептилий от истребления.

8. *Электрокардиография, и правила снятия ЭКГ с пресмыкающихся.* Понятие об электрокардиографии, ее значения и важность снятия ЭКГ. Правила снятия ЭКГ.

9. *Рассмотрение готовых ЭКГ у рептилий.* Рассмотрение и разбор готовых ЭКГ, с подписанием зубцов: P, Q, R, S, T; где происходит аритмия и изолиния.

10. *«ЭКГ прыткой ящерицы».* (По возможности можно еще и других пресмыкающихся для сравнения). Проведение лабораторного опыта на прыткой ящерицы для снятия ЭКГ в экстремальных условиях(нагрев/охлаждение).

11. *Семинарское занятие. Защита проектов.*

12. *Семинарское занятие. Защита проектов.*

**Календарно-тематическое планирование элективного курса
«Пресмыкающиеся. Определение летальных и сублетальных
температур у рептилий Камского Предуралья» -7 класс**

<i>№ п/п</i>	<i>Тема занятия</i>	<i>Формы и методы проведения</i>	<i>Количество часов</i>
1	Вводное занятие. Пресмыкающиеся (рептилии)	Беседа, мультимедийная презентация	1
2	Систематика и образ жизни пресмыкающихся	Беседа, работа с определителями животных	1
3	Анатомия и физиология пресмыкающихся	Работа с таблицами, беседа, мультимедийная презентация, фрагменты учебного фильма	1
4	Виды пресмыкающихся Камского Предуралья	Мультимедийная презентация, работа по карточкам/рисункам, работа с Красной книгой Пермского Края	1

5	Рассмотрение индивидуального строения у пресмыкающихся	Работа с макетами, иллюстрациями энциклопедий, мультимедийная презентация	1
6	Сравнение ССС у пресмыкающихся (прыткая ящерица, живородящая ящерица, обыкновенная гадюка, обыкновенный уж)	Лабораторный практикум	1(2)
7	Влияние человека и окружающей среды на пресмыкающихся	Доклады учащихся, мультимедийная презентация, фрагменты учебного фильма, работа с справочной литературой	1
8	Электрокардиография, и правила снятия ЭКГ с пресмыкающихся	Беседа, мультимедийная презентация, работа с макетами	1
9	Рассмотрение готовых ЭКГ у рептилий	Беседа, лабораторный практикум	1
10	Снятие ЭКГ прыткой ящерицы с нахождением летальной и сублетальной	Лабораторный практикум	1(2)

	температуры		
11	Семинарское занятие. Защита проектов	Защита проектов	1
12	Семинарское занятие. Защита проектов	Защита проектов	1

Рекомендуемая литература:

Для учителя:

1. *Хуторской, А.В.* Учебно-методическое пособие для учителей, Биология 5-11 класс/ А.В. Хуторской. - М.: Издательство «Эйдос», 2013. - 101с.
2. *Богданов, Н.А.* Контрольно-измерительные материалы, Биология 8 класс/ Н.А. Богданов. - М.: ВАКО, 2014. - 112с.
3. *Коновалова, С.Н.* Сборник развивающих задач по зоологии: Для 7 кл. общеобразоват.шк. с рус.яз. обучения/ С.Н. Коновалова. - Кокшетау: Келешек-2030, 2008. - 195с.
4. *Мурашко, В.В.* Электрокардиография: Учеб.пособие, 8-е изд/ В.В. Мурашко, А.В. Струтынский. - М.: МЕДпресс-информ, 2007. - 320с.
5. *Дзержинский, Ф.Я.* Сравнительная анатомия позвоночных животных/ Ф.Я. Дзержинский. - М.: Аспект Пресс, 2005. - 304с.
6. *Дунаев, Е.А.* Рептилии амфибии/ Е.А. Дунаев. - М.: Аванта+, 2010. - 184с.

Для учащихся:

1. *Орлова, В.Ф.* Природа России: Жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся/ В.Ф. Орлова, Д.В. Семенов. - М.: “ООО Фирма «Издательство АСТ»”, 1999. - 480с.
2. *Карр, А.* Книги о рептилиях. Рептилии/ А. Карр. - М.: Мир, 1975. - 192с.
3. *Недялков, А.Д.* Опасные тропы натуралиста (записки ловца змей)/ А.Д. Недялков. - М.: Мысль, 1977. - 193с.
4. *Россолимо, О.Л.* Московские герпетологи/ О.Л. Россолимо, Е.А. Дунаев. - М.: КМК, 2003. - 580с.

5. *Александрова, В.П.* Экология живых организмов: практикум с основами экологического проектирования, 6-7 классы/ В.П. Александрова, И.В. Болгова, Е.А. Нифантьева. - М.: Вако, 2014. - 144с.

6. *Онищенко, А.В.* Биология в таблицах и схемах, издание 2-е./ А.В. Онищенко. - Спб.: Виктория плюс, 2004. - 128с.

Заключение

Проведенная нами работа позволила сделать следующие выводы:

1. Изменения в электрической активности сердца являются достаточно объективным показателем физиологического состояния, соответственно, такие особенности ЭКГ как аритмия и прекращение работы сердца (изолиния) вполне применимы для определения летальных и сублетальных температур у рептилий.

2. На данный момент был проведен анализ половых различий в значениях летальных и сублетальных температур лишь для одного вида – прыткой ящерицы. Достоверных различий нами выявлено не было, что позволяет рассматривать данные параметры как видоспецифичные, не зависящие от пола.

3. В связи с малым объемом выборок, мы не можем говорить о достоверных межвидовых различиях, однако по значениям летальных температур изученные нами виды образуют следующий ряд (в порядке возрастания):

живородящая ящерица → обыкновенный уж → прыткая ящерица → обыкновенная гадюка

что, по всей видимости, в первую очередь объясняется особенностями их экологии (микроклиматом занимаемых ими биотопов).

4. Результаты данного исследования применимы в школьном курсе биологии на базе элективного курса в 7 классе.

Библиографический список:

1. *Бакиев, А.Г.* Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) в Волжском бассейне: материалы по биологии, экологии и токсинологии / А.Г. Бакиев, А.Л. Маленев, Н.А. Четанов, О.В. Зайцева, А.Н. Песков // Бюл. «Самарская Лука». – 2008. – Т. 17, № 4. – С. 759-816.
2. *Банников, А.Г.* Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А.Г. Банников, И.С. Даревский, В.Г. Ищенко, А.К. Рустамов, Н.Н. Щербак. – М.: Просвещение, 1977. – 414 с.
3. *Болотников, А.М.* Распространение и сезонная активность амфибий и рептилий Пермской области / А.М. Болотников, С.М. Хазиева, Н.А. Литвинов, С.П. Чащин // Вопросы герпетологии. – Ленинград: Наука, 1973. – С. 40 – 45.
4. *Ганщук, С.В.* Реакция срочной адаптации сердца у змей к околокритическим температурам / С.В. Ганщук // Экология: проблемы и пути решения: Материалы 10 Всероссийской науч.-практ. конф. – Пермь, 2002. – С. 44-49.
5. *Гаранин, В.И.* Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края / В.И. Гаранин. – М.: Наука, 1983. – 175 с.
6. *Гражданкин, А.В.* Роль испарительной кожной влагоотдачи в терморегуляции наземных пустынных рептилий / А.В. Гражданкин // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 42.
7. *Грошевик, А.В.* Температура тела и температурные реакции у четырёх видов рептилий / А.В. Грошевик, С.В. Ганщук // Экология: проблемы и пути решения. Докл. IV межвуз. конф. – Пермь, 1996. – С. 28-30.
8. *Дунаев, Е.А.* Разнообразие змей (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ) / Е.А. Дунаев, В.Ф. Орлова. – М.: изд-во МГУ, 2003. – 376 с.
9. *Захаров, В.Б.* Биология. Многообразие живых организмов. 7 класс: учеб. для общеобразоват. учреждений / В.Б. Захаров, Н.И. Сонин. – 4-е изд., стереотип. – М.: Дрофа, 2011. – 255 с.

10. Константинов, В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В.М. Константинов, С.П. Шаталов. – М.: Академия, 2005. – 304 с.
11. Коросов, А.В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) / А.В. Коросов // Современная герпетология. – 2008. – Т. 8, вып. 2. – С. 118-136.
12. Куранова, В.Н. Некоторые аспекты активности и поведения живородящей ящерицы (*Lacerta vivipara* Jacq.) в условиях Томской области / В.Н. Куранова // Экология наземных позвоночных Сибири. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 1983. – С. 139-150.
13. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
14. Литвинов, Н.А. О температуре тела рептилий / Н.А. Литвинов // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Сб. науч. тр. – Вып. 6. – Тольятти, 2003. – С. 70-77.
15. Литвинов, Н.А. Температурные условия обитания ящериц Волжско-Камского края / Н.А. Литвинов, С.В. Ганщук // Третья конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. – Тольятти, 2003. – С. 42-44.
16. Литвинов, Н.А. Новые материалы по биологии земноводных и пресмыкающихся Пермского края / Н.А. Литвинов, С.В. Ганщук, А.С. Воробьева и др. // Региональный компонент в преподавании биологии, валеологии, химии: межвуз. сб. научно-методич. работ. – Пермь: Пермский гос. пед. ун-т, 2006. – С. 32-40.
17. Литвинов, Н.А. Герпетофауна Перми и города-спутника Краснокамска / Н.А. Литвинов, С.В. Ганщук, Н.А. Четанов. – Вестник Мордовского университета (серия Биологические науки). – 2009. – № 1. – С. 131-132.
18. Павлов, А.В. Обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) / А.В. Павлов, В.И. Гаранин, А.Г. Бакиев // Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2004. – С. 49-61.

19. Павлов, А.В. Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения / А.В. Павлов, Р.И. Замалетдинов. – Казань, 2002. – 92 с.
20. Пасечник, В.В. Биология 7 класс: учебник для общеобразоват. организаций / В.В. Пасечник, С.В. Суматохин, Г.С. Калинова; под ред. В.В.Пасечника. – 3-е изд. – М.: Просвещение, 2014. – 256 с.
21. Песков, А.Н. Гадюки (*Serpentes, Viperidae, Vipera*) Волжского бассейна: фауна, экология, охрана и прикладное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.Н. Песков. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 18 с.
22. Рощевский, М.П. Эволюционная электрокардиология / М.П.Рощевский. – Л.: Наука, 1972. – 252 с.
23. Руцкина, И.М. Сердечная деятельность рептилий при высоких и низких температурах / И.М. Руцкина, И.М. Рощевская // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 10. – Тольятти, 2007. – С. 124-128.
24. Руцкина, И.М. Сравнительная характеристика электрокардиограмм трех видов рептилий / И.М. Руцкина, Н.А. Четанов // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. – Тольятти, 2005. – С. 176-178.
25. Слоним, А.Д. Температура среды обитания и эволюция температурного гомеостаза / А.Д. Слоним // Физиология терморегуляции. – Л.: Наука, 1984. – С. 378-440.
26. Сухорукова, Л.Н. Биология. Разнообразие живых организмов. 7 класс: учеб. для общеобразоват. организаций с прил. на электрон, носителе / Л.Н. Сухорукова, В.С. Кучменко, И.Я. Колесникова. – М.: Просвещение, 2014. – 159 с.
27. Табачишин, В.Г. Распространение и особенности экологии обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) на севере Нижнего Поволжья / В.Г. Табачишин, И.Е. Табачишина // Поволжский экол. журн. – 2002. – № 2. – С. 179-183.

28. *Тертышников, М.Ф.* К вопросу об особенностях газообмена прыткой ящерицы и разноцветной ящурки / М.Ф. Тертышников // Вопросы герпетологии. – Л.: Наука, 1973. – С. 178-179.
29. *Тертышников, М.Ф.* Влияние погоды и климата на активность прыткой ящерицы и разноцветной ящурки / М.Ф. Тертышников // Экология. – 1976. – №3. – С. 57-60.
30. *Трайтак, Д.И.* Биология. Животные. 7 класс: учеб. Для общеобразоват. учреждений / Д.И. Трайтак, С.В. Суматохин. – М.: Мнемозина, 2012. – 272 с.
31. *Чан Кьен.* Систематика и экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L., 1758): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л.: ЛГУ, 1967. – 14 с.
32. *Черлин, В.А.* Термобиология рептилий. Общая концепция / В.А. Черлин. – СПб.: Изд-во «Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ»», 2012. – 362 с.
33. *Черлин В.А.* Рептилии: температура и экология. / В.А. Черлин. – Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014 – 452 с.
34. *Чугуевская, Н.М.* Ужи (Serpentes, Colubridae, *Natrix*) Волжского бассейна: экология и охрана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н.М. Чугуевская. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. – 19 с.
35. *Щербак, Н.Н.* Земноводные и пресмыкающиеся Крыма / Н.Н. Щербак. – Киев: Наукова думка, 1966. – 240 с.
36. *Юшков, Р.А.* Амфибии и рептилии Пермской области: Предварительный кадастр / Р.А. Юшков, Г.А. Воронов. – Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1994. – 158 с.