



УДК 574.24+598.115

Изменчивость параметров терморегуляции обыкновенной гадюки

Н.Д. Ганюшина* и А.В. Коросов

Петрозаводский государственный университет, проспект Ленина 33, 185035 Петрозаводск, Россия;
e-mail: ekoni@mail.ru; korosov@psu.karelia.ru

Представлена 7 февраля 2021; после доработки 9 марта 2021; принята 16 марта 2021.

РЕЗЮМЕ

Представлены результаты обработки данных непрерывной регистрации температуры тела с помощью логгеров, полученные при вольерном содержании 23 особей обыкновенной гадюки *Vipera berus* L. в Карелии (62.068310° с.ш., 33.958824° в.д.). Количественно оценены 9 температурных характеристик, подразделяемых на 2 группы – термоэкологические, описывающие зависимость хода температур тела гадюки от теплового потока среды и термофизиологические – устойчивые параметры терморегуляции. Рассмотрены факторы, обуславливающие изменчивость температурных характеристик: время суток, погодные условия, морфометрические показатели особи. Выявлена широкая индивидуальная изменчивость термоэкологических показателей и низкая изменчивость термофизиологических показателей, не связанная со значимыми отличиями у разных особей. Параметр «максимальная добровольная температура», характеризующий температуру тела при избегании перегрева, наиболее близок к физиологическому параметру терморегуляции, получение таких данных – очень трудоемкий процесс, связанный с расшифровкой поведения змеи по видеозаписям. Показатель, дающий близкие значения к максимальной добровольной температуре, имеющий очень простой алгоритм расчета – «медианная активная температура (для выборки температур выше 30°C)»; однако он требует для анализа объемный ряд непрерывно фиксируемых записей температуры. Точный, статистически устойчивый параметр «максимальная типичная температура» дает представление об истинной максимальной температуре, характерной для вида, но имеет сложный метод расчета. Эти термофизиологические параметры рекомендовано использовать для внутривидовых и межвидовых сравнений.

Ключевые слова: изменчивость параметров терморегуляции, температура тела, терморегуляция, рептилии

Variability of thermoregulation parameters of the common viper

N.D. Ganyushina* and A.V. Korosov

Petrozavodsk State University, Lenina 33, 185035 Petrozavodsk, Russia; e-mail: ekoni@mail.ru; korosov@psu.karelia.ru

Submitted February 7, 2021; revised March 9, 2021; accepted March 16, 2021.

ABSTRACT

The results of processing the data of continuous recording of body temperature using loggers obtained with the enclosure keeping 23 individuals of the common viper *Vipera berus* L. in Karelia (62.068310°N, 33.958824°E)

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

are presented. Nine temperature characteristics, subdivided into 2 groups, were quantitatively evaluated – thermoecological, describing the dependence of the course of the viper's body temperatures on the heat flux of the medium, and thermophysiological, stable parameters of thermoregulation. The factors that determine the variability of temperature characteristics are considered: time of day, weather conditions, morphometric indicators of an individual. A wide individual variability of thermoecological indicators and low variability of thermophysiological indicators were revealed, which was not associated with significant differences in different individuals. The parameter “maximum voluntary temperature”, which characterizes body temperature while avoiding overheating, is the closest to the physiological parameter of thermoregulation; obtaining such data is a very laborious process associated with deciphering the snake's behavior from video recordings. An indicator that gives close values to the maximum voluntary temperature, which has a very simple calculation algorithm – “median active temperature (for a sample of temperatures above 30°C)”; however, it requires a volumetric series of continuously recorded temperature records for analysis. An accurate, statistically robust “maximum typical temperature” parameter gives an idea of the true maximum temperature characteristic of a species, but has a complex calculation method. These thermophysiological parameters are recommended to be used for intrapopulation and interspecies comparisons.

Key words: variability of thermoregulation parameters, body temperature, thermoregulation, reptiles

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, температура тела пресмыкающихся непостоянна и даже в течение суток может изменяться на 30°C. Почти не способные к эндотермии, рептилии, тем не менее, в условиях поступления потоков тепла способны регулировать температуру своего тела, что хорошо демонстрирует известное плато на графике дневных температур тела гелиотермных рептилий (Saint-Girons 1975). Арсенал средств для терморегуляции в достаточной степени изучен (Черлин [Cherlin] 2010). Однако смысл параметров терморегуляции по большей части остается размытым, а методы их оценки, на наш взгляд, зачастую неадекватны. До сих пор, например, для характеристики температурных предпочтений рассматривают средние дневные температуры тела ([Ortega et al.] 2016), хотя их величина определяется в первую очередь теплообеспеченностью среды, а не температурными предпочтениями самого животного (Черлин [Cherlin] 2012).

Эта проблема может решаться с помощью, например, разработанных нами показателей (Коросов и Ганюшина [Korosov and Gahyushina] 2020), которые имеют как теоретическое обоснование, так и необходимую устойчивость, чтобы выступать в роли оценок физиологических параметров терморегуляции. Теория физиологической регуляции предписывает вести поиск неких критических значений характеристик внутренней среды организма, отклонение от которых запускают компенсаторные

процессы (Коросов [Korosov] 2008). За верхним порогом температуры тела рептилии «следит» единственный «штатный» параметр, запускающий поведенческие реакции, направленные на снижение температуры тела при начале перегрева. Оценками этой константы выступают максимальная добровольная температура и ее аналоги, рассмотренные ниже. Эти показатели позволяют выполнять корректное сравнение температурных предпочтений разных видов рептилий, обитателей разных климатических зон, представителей разных популяций и т. п. Как отмечают известные исследователи (Шварц и др. [Schwartz et al.] 1968, Слоним [Slonim] 1971), прежде чем сравнивать экологические и физиологические характеристики разных популяций животных, необходимо изучить их «норму», естественную изменчивость. В нашем контексте это означает изучение изменчивости термобиологических параметров у разных особей, обладающих отличающимся биологическим статусом (пол, возраст, питание, состояние) и в разных условиях (сезон, время суток).

Целью нашей работы является оценка изменчивости 9 термобиологических показателей у 23 особей обыкновенной гадюки и выявление факторов, ее обуславливающих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проводились летом 2017–2019 гг. на стационаре Института биологии КарНЦ РАН «Гомсельга» (62.068310° с.ш., 33.958824° в.д.). Во

Таблица 1. Характеристики 23 особей обыкновенной гадюки, исследованных в настоящей работе**Table 1.** Characteristics of 23 individuals of the common viper studied in this work

№	Код (Code)	Пол (Sex)	Масса тела, г (Body weight, g)	Цвет (Color)	Длина тела, см (Body length, cm)	Период наблюдений (Observation period)
1	b120m56	m	120	черная (black)	56	22.05–02.06.2017
2	c100f57	f	100	светлая (light)	57	22.05–02.06.2017
3	c85m51	m	85	светлая (light)	51	22.05–02.06.2017
4	c50m47	m	50	светлая (light)	47	22.05–02.06.2017
5	b95m54	m	95	черная (black)	54	22.05–02.06.2017
6	c100f56	f	100	светлая (light)	56	22.05–02.06.2017
7	c95m54	m	95	светлая (light)	54	22.05–02.06.2017
8	b125f60	f	125	черная (black)	60	22.05–02.06.2017
9	b100f55	f	100	черная black	55	22.05–02.06.2017
10	c100f52	f	100	светлая (light)	52	22.05–02.06.2017
11	c100f54	f	100	светлая (light)	54	22.05–02.06.2017
12	b115f57	f	115	черная (black)	57	22.05–02.06.2017
13	c90f51	f	90	светлая (light)	51	02.06–03.07.2018
14	c85f52	f	85	светлая (light)	52	02.06–03.07.2018
15	b105f53	f	105	черная (black)	53	02.06–03.07.2018
16	c135f59	f	135	светлая (light)	59	02.06–03.07.2018
17	c110f52	f	110	светлая (light)	52	02.06–03.07.2018
18	b125f55	f	125	черная (black)	55	02.06–03.07.2018
19	c125f55	f	125	светлая (light)	55	02.06–03.07.2018
20	c165f59	f	165	светлая (light)	59	12.08–01.09.2018
21	b140f62	f	140	черная (black)	62	26.06–18.07.2019
22	c135f60	f	135	светлая (light)	60	26.06–18.07.2019
23	b100f55	f	100	черная (black)	55	26.06–18.07.2019

время наблюдений змей (всего 23 экз., Табл. 1) жили в вольере размером 8x8 м; ночевали в убежище (размером 1.5x1.5x1 м), сложенном из бurlыжников размером 10x15 см, в дневное время они выползали наружу погреться под лучами солнца. Интенсивность потока тепла от солнца существенно зависела от облачности; для его характеристики погода фиксировалась в градации «солнечная» (максимальная инсоляция на уровне 1 кал/см²мин.), «облачно с прояснениями», «пасмурно» (почти полное отсутствие потока тепла).

На площадке находился «водоем» в виде вкопанного с землю таза с водой, прикрытого досками. В вольеру периодически выпускали

лягушек разного размера в качестве объектов питания. Не раз наблюдали охоту гадюк в вольере, взвешивание особей в конце эксперимента показало, что многие особи даже прибавили в весе, т. е. питались.

Температуру регистрировали с помощью логгеров ДТНЗ-28 и ds1921, вживленных под кожу спины примерно посередине туловища (операция проводилась в течение 1–2 минуты на животных, охлажденных до 4–5°C). Погрешность логгеров составляет 0.5°C. Изучение их изменчивости показало ненаправленный характер погрешности, что ведет к некоторому росту дисперсии оценок, но не ведет к смещению средних (Ганюшина и др. [Ganyushina et al.]

2019). Поведение фиксировалось на видео web-камерой, камерами «Ssocco» и «Xiaomi Yi Lite». Для идентификации змей их метили разноцветным лаком для ногтей. Логгеры ДТНЗ-28 были настроены для сбора температуры через каждые 2 минуты в течение всего периода наблюдений. У некоторых особей температура регистрировалась через 1 минуту, но при расчете всех показателей учитывались значения, измеренные через 2 минуты, а промежуточные игнорировались. Синхронно измерялась температура воздуха в траве с помощью логгеров ДТНЗ-28. Общая продолжительность наблюдений составила 12 дней в 2017 г., 32 дня 2018 г и 24 дня в 2019. База данных организована в среде Excel, вся количественная обработка выполнена в среде пакета R ([R Core Team] 2012). В качестве уровня значимости параметров приняли $p=0.05$.

Использованные нами показатели образуют две группы. Первая из них описывает сам феномен, проявления индивидуальной «теплолюбивости», в большей степени зависит от хода температур в среде, поэтому их можно назвать термоэкологическими показателями. Вторая группа – это устойчивые характеристики физиологических процессов терморегуляции, поэтому их следует называть термофизиологическими параметрами (Черлин [Cherlin] 2012).

Подробное описание методик определения этих параметров представлены нами в отдельной открытой публикации (Коросов и Ганюшина [Korosov and Ganyushina] 2020). Ниже даны их краткие характеристики.

Нормированное время выхода из укрытия утром (t) – отсчет времени (число минут после полуночи) утром данного дня, после которого температура тела отдельной змеи возрастала на 1.5°C . Далее для данного дня по всем особям рассчитывали среднюю (M_{aj}) и стандартное отклонение (S_{aj}). Затем для каждой особи (i) для данного дня (j) отыскивали центрированное-нормированное отклонение: $pa_{ij} = (a_{ij} - M_{aj}) / S_{aj}$ и для каждой змеи значения усредняли $A_i = \sum pa_{ij} / N$.

Скорость нагревания (V) – это количество градусов, приобретённых животным за минуту нагревания. Для определения скорости нагревания вручную отбирали только те данные, когда график утренней температуры был восходящим и гладким. Для каждой змеи все

траектории собирали в общую выборку и рассчитывали линейную регрессию температуры (T) от времени (t): $T=a+V*t$; коэффициент пропорциональности принимали за индивидуальный показатель скорости нагревания V_i .

Максимальная высшая температура (T_{mh}) – самое высокое значение, зафиксированное у отдельной особи за все время наблюдений (объемы выборок 15–25 тысяч измерений). На диаграмме распределения значений температуры эта точка ограничивает последний частотный класс.

Максимальная типичная температура (T_{mt}) – теоретический предел распределения максимальных температур, устойчивая характеристика правой ветви частотного распределения температур. Рассчитывали значение, соответствующее 5%-й квантили для распределения значений температуры конкретной особи.

Максимальная добровольная температура (T_{mg}) – средняя величина, рассчитанная по ряду значений температуры тела, при котором у змей включается поведенческая терморегуляция (избегание перегрева). Для определения этого параметра использовали круглосуточные видеозаписи поведения змей во время всего эксперимента

Средняя температура во время баскинга (T_b) – средняя арифметическая для всех значений температуры тела гадюки, зафиксированных, когда температура воздуха в траве превышала 23°C . Температура в траве не влияет на температуру тела змей, но играет роль индикатора уровня инсоляции.

Сумма накопленных температур (S) – показатель, характеризующий особенности использования теплоты среды разными особями, проживающими совместно в одних климатических условиях. Общую сумму значений температуры, полученных для всех дней наблюдений (с 8 до 18 ч.), делили на общее количество отсчетов за это время. Получали «среднюю дневную температуру тела на один отсчет».

Медианная активная температура (T_{act}) – показатель, призванный характеризовать температуры тела змей, когда они находятся вне укрытий в дневное время, стремясь повысить температуру тела. Техника расчетов состоит в том, чтобы сформировать выборку значений температуры тела выше заданного порога и считать медианное значение, имеющее смысл

реального срединного значения из данной выборки. Медианы для выборок с порогом 20 и даже 25°C у разных змей имеют широкую изменчивость, тогда как медиана для выборок выше 30°C стабильна и близка по величине к максимальной добровольной температуре.

Средняя нормированная температура (Tn) – показатель, выявляющий индивидуальную теплолюбивость особи, отличающую ее от группы особей, живших с ней. От текущей температуры тела вычитали среднюю текущую температуру всех особей и делили разницу на стандартное отклонение: $T_{ni} = (T_i - M_i) / S_i$, далее все значения, полученные для конкретной особи, усреднялись.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В нашем распоряжении имеются 402 суточных индивидуальных траектории температуры тела подопытных гадюк, с замерами через каждые 2 мин. Примеры суточных траекторий для 5 особей для различных погодных условий приведены на Рис. 1.

Анализ суточного хода температур выявляет две стороны динамики температур: генеральные температурные тренды сходны, но частные реакции отличаются.

В типичный летний день (в Карелии почти никогда не бывает солнечной погоды, обычно – «облачно с прояснениями») все гадюки довольно рано выходят из ночных укрытий, резко увеличивают свою температуру тела со скоростью около 1°C в минуту. При достижении определенного уровня (34–38°C), каждая змея стремится по возможности обрести как можно более высокую температуру тела, но избегая перегрева.

Разные погодные условия вызывают закономерное изменение стандартных отклонений температуры тела змей (Рис. 2).

К вечеру температура тела начинает падать, опускается до уровня температуры ночных укрытий 5–10°C. Когда облака закрывают солнце, у всех особей температура тела также синхронно падает (Рис. 1В).

С другой стороны, не менее очевидны индивидуальные особенности суточного хода температур тела. У разных особей отличаются время выхода, скорость нагревания, чередование зубцов терморегуляции, их частота,

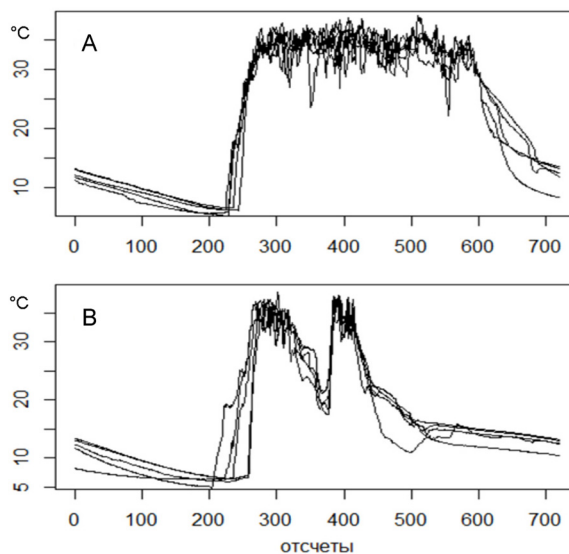


Рис. 1. Суточный ход температур 5 особей обыкновенной гадюки: А – в ясный день (24.05.2017); В – при переменной облачности (25.05.2020). Отсчеты проведены каждые две минуты, начиная от полуночи.

Fig. 1. The diurnal variation of temperatures of 5 individuals of the common viper: А – on a clear day (2017.05.24) and В – partly cloudy (2020.05.25). The counts (X-axis) were taken every two minutes starting at midnight.

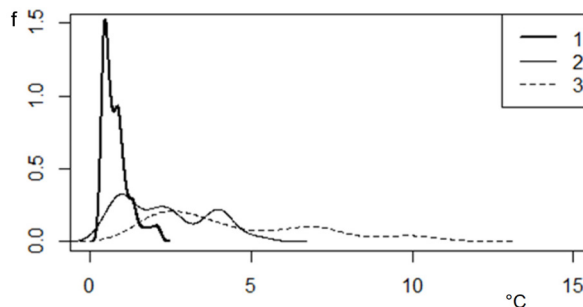


Рис. 2. Частотное распределение стандартных отклонений (f) в различную погоду: 1 – ясно, 2 – пасмурно, 3 – переменная облачность (в каждом случае – по 5 дней).

Fig. 2. Frequency distribution of standard deviations (f) in different weather: 1 – clear, 2 – cloudy, 3 – partly cloudy (5 days in each case).

высота расположения кривой температур и даже ночные температуры тела. Можно заметить (Рис. 1), что разные змеи после быстрого утреннего нагрева остывают при достижении разных значений температуры тела. Некоторые змеи в стремлении охладиться достигают более низких значений температуры тела, чем другие

Таблица 2. Термоэкологические и термофизиологические характеристики особей обыкновенной гадюки
Table 2. Thermoeological and thermophysiological characteristics of individuals of the Common viper

	Tmh	Tmt	Tmg	Tb	S	Tn	V	t	Tact
1	39.1	37.8	–	35.4	20.4	0.1	1.0	-0.5	33.5
2	39.6	38.8	–	35.4	21.3	0.5	1.5	0.7	33.7
3	38.6	37.3	–	34.5	19.2	-0.1	1.0	0.4	33.4
4	38.5	36.8	–	34.5	18.3	-0.3	1.0	0.0	33.5
5	40.0	38.3	34.4	35.0	22.7	0.9	0.8	-1.1	34.0
6	36.6	35.8	33.4	33.6	18.5	-0.4	1.1	0.4	32.3
7	39.1	37.8	–	34.8	26.1	0.0	–	–	33.6
8	39.0	37.8	–	32.8	25.1	-0.3	–	–	33.1
9	38.9	38.3	–	29.9	27.6	0.1	–	–	33.3
10	38.8	38.3	–	29.9	20.8	0.1	–	–	33.2
11	39.3	37.3	–	32.4	21.3	0.1	–	–	33.2
12	41.4	38.5	34.9	31.9	26.2	0.0	0.5	0.2	33.7
13	41.4	38.5	33.5	25.2	25.6	-0.5	0.6	0.3	33.9
14	39.6	37.8	–	32.7	26.5	-0.1	0.7	0.2	33.4
15	40.4	38.3	33.5	33.5	27.0	0.0	0.6	-0.5	33.8
16	41.0	38.5	34.2	29.7	26.6	0.2	0.5	-0.2	
17	39.4	37.3	–	–	23.8	–	–	0.0	32.8
18	39.7	37.8	–	28.6	20.5	–	0.7	-1.0	33.6
19	40.4	38.3	–	28.6	21.3	–	0.8	-0.5	33.6
20	39.6	38.3	–	28.7	21.8	–	–	-0.3	33.6
21	39.1	36.8	–	33.8	28.8	–	0.4	1.7	33.6
22	38.6	36.8	–	33.7	28.3	–	0.5	–	33.6
23	39.1	37.3	–	30.8	19.5	–	–	–	32.1
M	39.4	37.8	34.0	32.1	23.4	0.0	0.8	0.0	33.4
m	1.05	0.74	0.61	2.76	3.37	0.34	0.30	0.68	0.46

особи, дольше оставаясь в укрытиях или на холодном субстрате. Есть все основания предполагать, что некоторые показатели терморегуляции у разных особей будут различаться.

Все индивидуальные температурные характеристики описанных процессов приведены в Табл. 2. Некоторые параметры удалось рассчитать только для отдельных групп особей. Средние нормированные значения температуры можно рассчитать по данным синхронного наблюдения для групп, состоящих минимум из трех особей; оценки времени выхода особи из ночного убежища и утреннего нагревания достоверны только при 1–2 минутном интервале

измерения температуры; расчет параметра максимальной добровольной температуры выполнен только при наличии видеозаписей перемещений гадюки, поддающихся расшифровке. Далее рассмотрим все изученные характеристики по отдельности.

Ночная температура

В ночное время животные находятся в укрытии в одинаковой температурной обстановке, температура их тела определяется температурой среды, изменчивость температур крайне низка (Рис. 3).

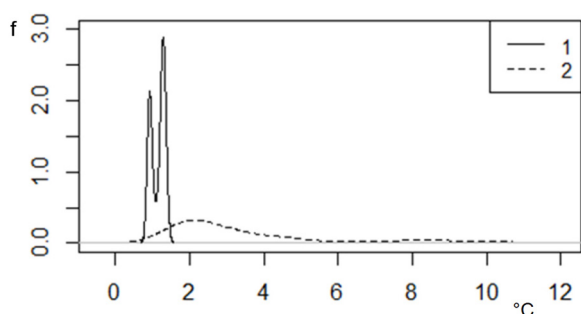


Рис. 3. Частотное распределение стандартных отклонений (f) в разное время суток: 1 – ночь, 2 – день (44 в каждом случае).

Fig. 3. Frequency distribution of standard deviations (f) at different times of the day: 1 – night, 2 – day (44 in each case).

Относительное время выхода (t)

Утренний выход из норы происходит у разных животных не одновременно (Рис. 1, 4).

Наиболее вероятное объяснение этого феномена состоит в том, что особи ночуют в разных частях каменной гряды и раньше остальных выходят те гадюки, которые оказались с прогреваемой восточной стороны. Ощущая свет и разницу температур, змеи высовывают голову из убежища и находятся в таком положении некоторое время (до нескольких часов). Когда

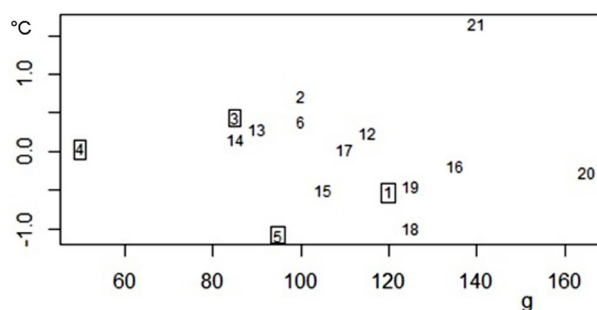


Рис. 4. Соотношение среднего относительного времени выхода змей (ось ординат) и их массы (g). Номера особей приведены в Табл. 1 (в квадраты заключены номера самцов).

Fig. 4. The ratio of the average relative time of emergence of snakes (ordinate axis) and their body mass (g). Numbers of individuals are in the Table 1 (male numbers are in squares).

градиент температур между укрытием и поверхностью становится более отчетливым, гадюка покидает его, перемещаясь на теплый субстрат под солнечные лучи (Коросов и Хилков [Korosov and Hilkov] 2008).

Время утреннего выхода из убежища относится к термэкологическим характеристикам, поскольку обуславливается уровнем поступления тепла и света. Анализ не выявил зависимостей между временем выхода гадюк на поверхность и морфологическими характеристиками особи (Табл. 3).

Таблица 3. Значения коэффициентов корреляции для рассмотренных температурных характеристик при уровне значимости 0.05 (значимые показатели выделены жирным шрифтом)

Table 3. The values of the correlation coefficients for the considered temperature characteristics at a significance level of 0.05 (significant indicators are highlighted in bold)

	w	Tn	Tb	Tmt	Tmh	Tmg	S	t	V	Tact30
w	–	0.16	–0.30	0.08	0.14	0.40	0.19	–0.03	–0.49	–0.15
Tn	0.16	–	0.40	0.46	0.22	0.55	0.02	–0.52	0.17	0.50
Tb	–0.30	0.40	–	–0.37	–0.46	0.20	–0.07	0.19	0.47	–0.02
Tmt	0.08	0.46	–0.37	–	0.78	0.51	0.25	–0.35	–0.05	0.58
Tmh	0.14	0.22	–0.46	0.78	–	0.49	0.41	–0.23	–0.44	–0.12
Tmg	0.40	0.55	0.20	0.51	0.49	–	0.31	–0.24	–0.40	0.41
S	0.19	0.02	–0.07	0.25	0.41	0.31	–	0.28	–0.80	0.40
t	–0.03	–0.52	0.19	–0.35	–0.23	–0.24	0.28	–	0.02	–0.23
V	–0.49	0.17	0.47	–0.05	–0.44	–0.4	–0.80	0.02	–	–0.32
Tact30	–0.15	0.50	–0.02	0.58	–0.12	0.41	0.40	–0.23	–0.32	–

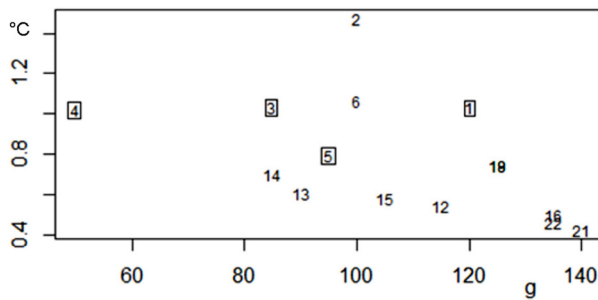


Рис. 5. Зависимость скорости нагревания особей от массы тела. Обозначения как на Рис. 4.

Fig. 5. Dependence of the heating rate of individuals on body weight. Designations as in Fig. 4.

Скорость нагревания (V)

Сразу после выхода начинается стремительное нагревание (Рис. 5). Например, 30 мая 2017 г. особь №2 с 8:12 до 08:14 нагрелась с 6.7°C до 10.7°C. Максимальная скорость утреннего нагревания составляет 2.3°C в минуту, в среднем утром особи нагреваются со скоростью 0.8°C в минуту.

Выявлена обратная корреляция между массой тела и скоростью нагревания ($r = -0.49$): мелкие особи нагреваются быстрее, чем крупные. Связь скорости нагревания и массы тела особи позволяют отнести эту характеристику к вариативным термофизиологическим показателям терморегуляции.

Максимальная высшая температура (Tmh)

Для каждой особи зафиксировано единичное наибольшее значение температуры тела (Рис. 6). Достижение таких предельных значений, видимо, происходит случайным и нежелательным для гадюки образом, но показывает уровень терпимости данной особи к перегреву и относится к термофизиологическим параметрам терморегуляции.

Единичное значение максимальной высшей температуры не может иметь доверительных интервалов, но можно говорить о высокой репрезентативности данных значений, поскольку они получены из выборки объемом 15–25 тысяч измерений для отдельной особи. Полученные нами оценки максимальной высшей

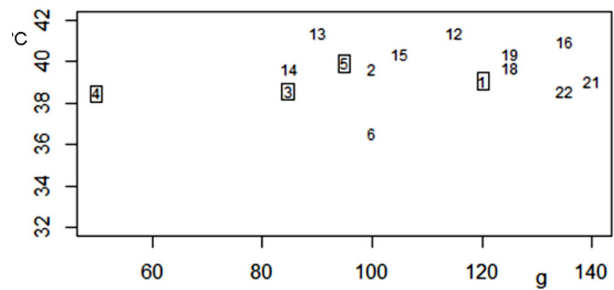


Рис. 6. Соотношение максимальной высшей температуры гадюк и их массы. Обозначения как на Рис. 4.

Fig. 6. The ratio of the maximum highest temperature of vipers and their mass. Designations as in Fig. 4.

температуры (41°C) изменяют представление о максимальных температурах тела обыкновенной гадюки, в литературе фигурируют значения от 31.9 до 40°C (Чан Кьен [Chan Kien] 1967; Saint-Girons 1978; Юмашев [Yumashev] 1995; Песков [Peskov] 2003; Бакиев и др. [Bakiev et al.] 2004; Rutskina et al. 2009; Литвинов и др. [Litvinov et al.] 2016).

Традиционные полевые измерения не могут зафиксировать подобные температуры, это возможно только при непрерывном измерении температуры с помощью вживленных логгеров. Связи максимальной высшей температуры с морфометрическими показателями особей и их статусом не обнаружено.

Максимальная типичная температура (Tmt)

Максимальная типичная температура, рассчитанная квантильно-регрессионным методом, рассматривается нами как устойчивый термобиологический показатель (Рис. 7). Значения показателя у разных особей варьируют незначительно, средняя составляет 37.8°C, ошибка средней 0.84°C. Зависимость показателя от пола, окраски, массы и длины тела не выявлена.

Выявлена сильная корреляция между значениями типичной и высшей максимальной температуры ($r=0.78$). Высокая статистическая обеспеченность и независимость от характеристик особей, и, самое важное, низкая изменчивость максимальной типичной температуры позволяют использовать ее в качестве сравнительной

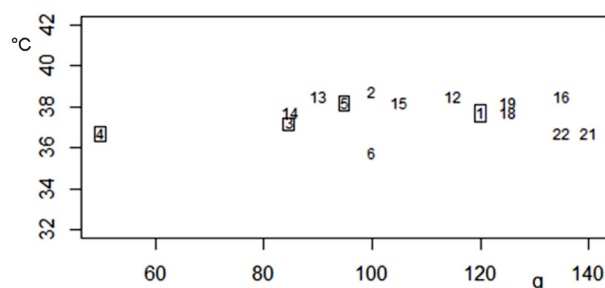


Рис. 7. Максимальная типичная температура гадюк и их масса. Обозначения как на Рис. 4.

Fig. 7. Maximum typical temperature of vipers and their weight. Designations as in Fig. 4.

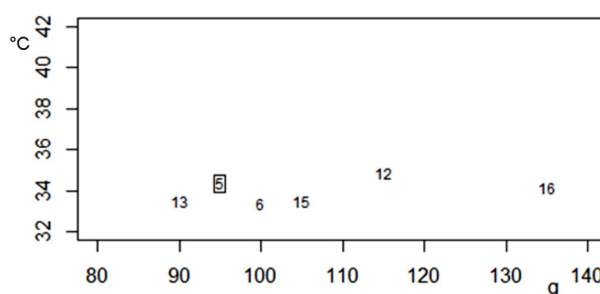


Рис. 8. Соотношение максимальной добровольной температуры тела гадюки и их массы. Обозначения как на Рис. 4.

Fig. 8. The ratio of the maximum voluntary body temperature of the viper and their mass. Designations as in Fig. 4.

характеристики при межвидовых сравнениях и иных масштабных исследованиях.

Максимальную типичную температуру мы рассматриваем как наиболее точный устойчивый термофизиологический параметр.

Максимальная добровольная температура (Tmg)

Избегание перегрева во время дневного баскинга достигается разными способами: перемещение в затененное место, смена положения тела относительно солнца, ползание по прохладному субстрату. Значения температуры тела, запускающие подобные акты терморегуляции, названы нами максимальной добровольной температурой, нагревание выше которой для змеи нежелательно (Рис. 8). Поскольку эта характеристика является порогом для запуска поведенческих реакций, максимальная добровольная температура – устойчивый термофизиологический параметр.

Максимальная добровольная температура также является термобиологическим показателем, не зависящим от статуса и морфологии особи и погодных условий. Это устойчивая характеристика, коррелирующая с максимальной типичной температурой ($r=0.51$) и отличающаяся от нее на 4°C в меньшую сторону. Поскольку максимальную добровольную температуру оценивать в природе гораздо сложнее, чем максимальную типичную, для обыкновенной гадюки ее можно получить по формуле: $Tmg = Tmt - 4^{\circ}\text{C}$.

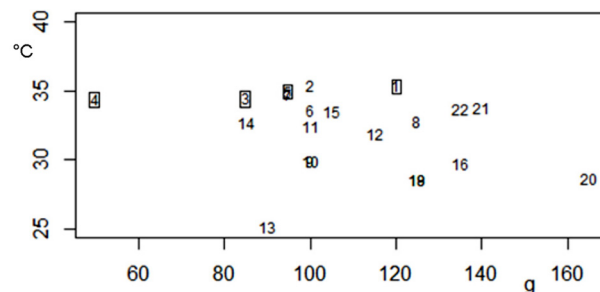


Рис. 9. Соотношение средней температуры баскинга гадюк и их массы. Обозначения как на Рис. 4.

Fig. 9. The ratio of the average temperature of basking vipers and their mass. Designations as in Fig. 4.

Средняя температура тела во время баскинга (Tb)

Этот показатель рассчитывался нами для тех отсчетов времени, когда температура воздуха в траве выше 23°C . В этих условиях змеи имеют возможность осуществлять терморегуляторное поведение, нагреваться до необходимых температур, в каком-то смысле предпочитаемых гадюками (Рис. 9). Часть особей находится не на солнцепеке, а переходит в тень или укрытие.

Средняя температура баскинга подвержена сильной изменчивости и зависит от особенностей животного – обнаружена слабая отрицательная корреляция этого показателя с массой тела ($r = -0.30$). Обнаружена связь средней температуры баскинга и температуры окружающей среды (в траве) $r = -0.46$; показатель следует отнести к термоэкологическим характеристикам.

Среднее нормированное отклонение температур (T_n)

Нормированные показатели индивидуальной температуры призваны выразить особенности данной особи относительно других особей, то есть обнаружить нечто специфическое (Рис. 10).

Обнаружена слабая корреляция между массой особи и нормированной температурой ($r = 0.30$), если исключить из выборки небольшого самца (№5), имеющего самые высокие температуры тела (Рис. 10). В целом более крупные особи имеют более высокую температуру тела. Значимых отличий у особей разной окраски и пола не обнаружено (Рис. 11).

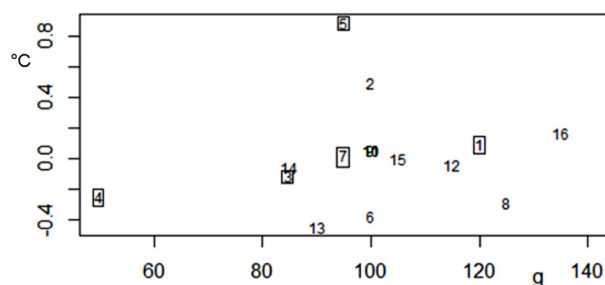


Рис. 10. Зависимость средней нормированной температуры от массы. Обозначения как на Рис. 4.

Fig. 10. Dependence of the average normalized temperature on weight. Designations as in Fig. 4.

Среднюю нормированную температуру тела мы отнесли к вариативным термофизиологическим характеристикам, поскольку она характеризует индивидуальную «теплолюбивость» особи.

Сумма накопленных температур (S)

Количество тепла, аккумулируемое животным за единицу времени, может быть показателем метаболической активности особей разного статуса (Рис. 12). Анализ зависимости суммы накопленных температур от размеров особи выявил не значимую корреляцию ($r = 0.19$). Более крупные особи накапливают за день относительно больше теплоты, чем мелкие.

Сумма накопленных температур напрямую зависит от окружающей тепловой обстановки ($r = 0.53$), поэтому относится к термоэкологическим характеристикам.

Медианные активные температуры (T_{act})

Большой интерес представляют дневные температуры тела змей, когда они находятся вне укрытий в дневное время, стремясь повысить температуру тела, поскольку именно в это время осуществляются основные метаболические реакции, обеспечивающие функционирование организма животного (Рис. 13, 14) (Lourdais et al. 2013; Коросов [Korosov] 2010). В Карелии

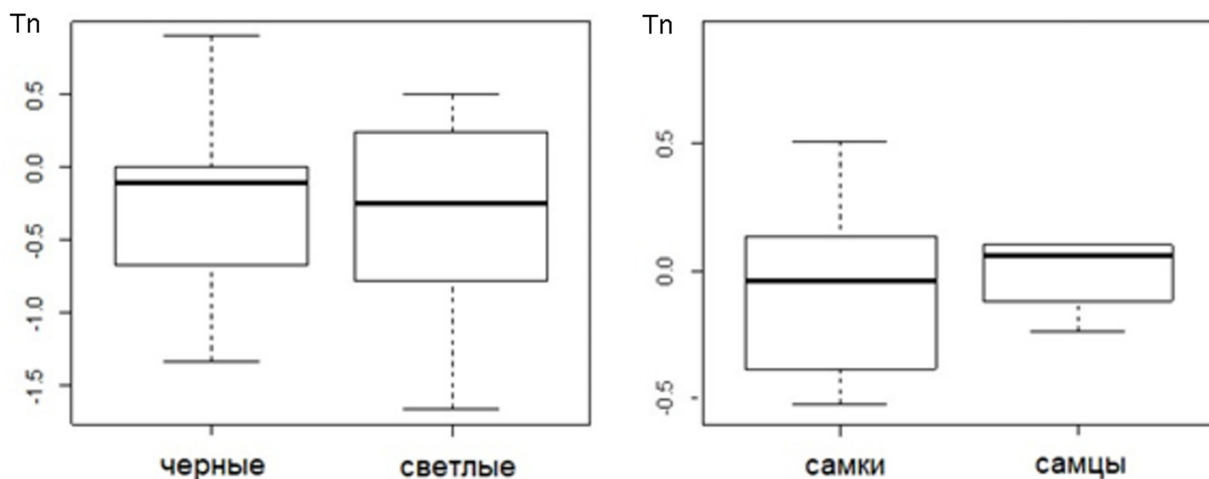


Рис. 11. Зависимость средней нормированной температуры от окраски и пола особей.

Fig. 11. Dependence of the average normalized temperature on the color and sex of individuals.

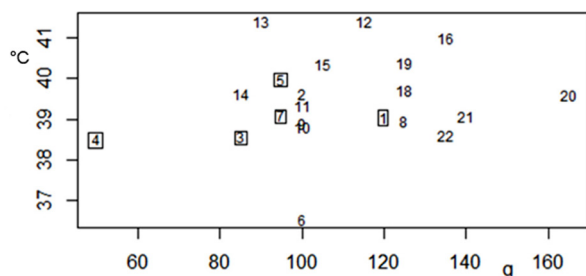


Рис. 12. Зависимость суммы накопленных температур особей от массы. Обозначения как на Рис. 4.

Fig. 12. Dependence of the sum of the accumulated temperatures of individuals on the mass. Designations as in Fig. 4.

наиболее высокие частоты дневной температуры тела обыкновенной гадюки приходится на 20 и 30°C, для их характеристики были взяты медианные показатели.

Ужесточение критерия отбора данных в сторону увеличения активных температур нивелирует средовые факторы, влияющие на температуру тела гадюки, приближая значения медианы температур активности к максимальной добровольной температуре.

Медианные активные температуры не зависят от пола, окраски, размеров тела и даже погодных условий, имеют низкую изменчивость. Физиологический смысл этих температур необходимо дополнительно исследовать, возможно, именно они обеспечивают максимальную активность ферментов и являются обязательным условием для нормального течения комплекса биохимических реакций. Медианные активные температуры для выборки значений выше 30°C – довольно устойчивый термофизиологический параметр, близкий к максимальной добровольной температуре.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость температурных показателей гадюки здесь рассматривается с позиций развиваемой нами концепции терморегуляции гелиотермных рептилий (Коросов [Korosov] 2008, Коросов [Korosov] 2015; Коросов и Ганюшина [Korosov and Gahyushina] 2019). Поддержание высокой дневной температуры тела обыкновенной гадюки контролируется двумя

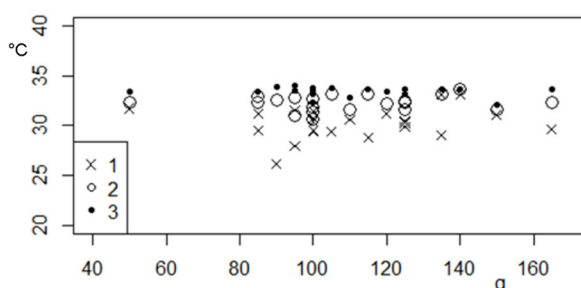


Рис. 13. Медианные активные температуры обыкновенной гадюки при температуре тела выше 20°C (1), 25°C (2) и 30°C (3).

Fig. 13. Median active temperatures of the common viper at body temperatures above 20°C (1), 25°C (2) and 30°C (3).

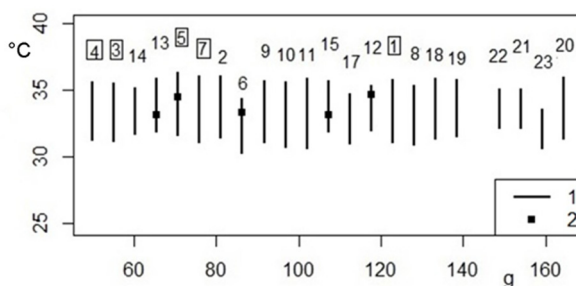


Рис. 14. Медианные активные температуры (1) обыкновенной гадюки (медиана ± медианное отклонение) для диапазона температур тела выше 30°C и максимальная добровольная температура (2).

Fig. 14. Median active temperatures (1) of the common viper (median ± median deviation) for a body temperature range above 30°C and maximum voluntary temperature (2).

механизмами – «стремлением к теплу» (в той мере, что обеспечивает температурная чувствительность животного) и «избегание перегрева» (верхний предел задан одним значением, близким к добровольной максимальной температуре тела). С этих позиций все температурные характеристики животного можно, вслед за В.А. Черлиным (2012), разделить на термоэкологические и термофизиологические.

Термоэкологические показатели характеризуют процесс стремления рептилии (данного статуса) нагреться до предельной температуры в конкретных тепловых условиях. Эти показатели во многом зависят от потоков теплоты в среде, в силу чего при обобщении данных их значения, во-первых, получают смещение, во-вторых, широко варьируют. По этой причине они мало годятся для сравнения групп животных разных

видов, из разных регионов или наблюдаемых в разное время.

Термофизиологические показатели призваны характеризовать пороговые физиологические константы, вызывающие физиолого-этологические реакции терморегуляции. Эти показатели имеют смысл видовой физиологической нормы и не могут зависеть от среды. В то же время, они могут зависеть от особенностей особей разного статуса, и поэтому будут иметь определенную индивидуальную изменчивость. Судя по нашим материалам, некоторые показатели имеют такую изменчивость (их можно назвать вариативные, или индивидуальные, термофизиологические показатели), а часть показателей неразличима у разных особей (их можно назвать устойчивые, или видовые, термофизиологические параметры). Конечно, вариативность присуща всем группам показателей в силу неизбежных методических погрешностей (см. ниже), однако следует отличать стохастическую изменчивость и варьирование из-за морфологических и физиологических различий (пол, масса, зрелость, беременность и пр.).

Изученные нами максимальные температуры (высшая, типичная, добровольная), а также медианную активную температуру (выше 30°C) следует отнести к устойчивым термофизиологическим параметрам, скорость нагревания, среднее нормированное отклонение температур – к вариативным термофизиологическим показателям, остальные (время выхода, сумма накопленных температур, средняя температура баскинга) нужно рассматривать как термоэкологические показатели.

Наиболее близок к пороговой физиологической видовой константе терморегуляции («хранящейся», видимо, как и у млекопитающих, в гипоталамусе (Наумов и Карташев [Naumov and Kartashev] 1979) показатель максимальной добровольной температуры. Почему же он (не направленно) варьирует у разных особей? На наш взгляд, в основном это связано с несовершенством методов регистрации температуры тела. В наших экспериментах температура регистрировалась с периодичностью 2 минуты, что связано с ограниченным объемом памяти логгера при необходимости вести наблюдения в течение месяца. Поскольку скорость нагревания

гадюки может составлять 1°C в минуту, за две минуты между отсчетами температура тела гадюки может измениться до 2°C. Когда терморегуляторную реакцию змеи (осуществленную между двумя отсчетами), мы приписываем к следующему отсчету, значение температур в этот момент может уже отличаться от максимально терпимой; нами регистрируется не «текущая максимальная», а «постмаксимально добровольная» температура. Эта температура может быть как ниже добровольно терпимой, когда змея успешно перешла в прохладное место и уже успела немного остыть, так и выше, если она еще не нашла подходящего места для преодоления баскинга. Варьирование этого показателя у разных змей в диапазоне 2°C практически полностью перекрывается указанной методической погрешностью (это обстоятельство не позволяет отрицать небольшую индивидуальную изменчивость).

Чаще всего оценки максимальной добровольной температуры (T_{mg}) все же выше истинной физиологической границы, поскольку после начала терморегуляторной реакции температура тела змей, как правило, продолжает расти – в то время, когда они находятся в поисках более благоприятных условий баскинга.

Высокий уровень корреляция между показателями температуры максимальной типичной и высшей ($r = 0.78$) можно объяснить следующим образом. Оба показателя характеризуют сложные ситуации, в которых оказываются некоторые змеи: чем чаще змее не удастся быстро найти прохладные условия (чем выше T_{mt}), тем больше вероятность, что она достигнет очень высокой температуры тела (тем выше T_{mh}). С другой стороны, терпимость к перегреву также может выступать индивидуальным качеством особей и усиливать корреляцию между T_{mt} и T_{mh} .

Из прочих характеристик ближе всех к термофизиологическим параметрам медианная активная температура, которая рассчитывается по выборке температур тела, обрезанной с левой стороны по заданному значению. Поскольку правая часть распределения жестко задается уровнем максимальной типичной температуры, приближение к нему левой границы (20, 25, 30°C) формирует выборки все менее зависящие от термальных условий среды и все более

связанных с терморегуляторными реакциями. По этой причине величина медианной активной температуры (при пороге 30°C) почти равна максимальной добровольной температуре ($T_{act}=33.4^{\circ}C$, $T_{mg}=34^{\circ}C$). Это второй, наиболее простой и понятный косвенный способ определения физиологического параметра терморегуляции.

Остальные показатели либо зависят от условий окружающей среды, либо от индивидуальных особенностей, в частности массы тела.

Оказалось, что небольшие особи нагреваются существенно быстрее крупных гадюк, однако средние дневные температуры тела у них ниже, чем у крупных, что, на первый взгляд, выглядит противоречиво. Явление состоит в том, что быстро нагревшиеся молодые особи раньше уходят в легкие укрытия и, поэтому, меньше пребывают на солнцепеке и имеют меньшую среднюю за день температуру тела, а также сумму накопленных температур.

Средняя температура баскинга для герпетологов наиболее понятна; именно эта температура (25–35°C) и фигурирует в характеристиках разных видов, т. к. определяется по полевым замерам температуры тела в разное время. К сожалению, этот показатель не может служить сколько-нибудь точной оценкой физиологических параметров терморегуляции, поскольку, помимо широкой изменчивости, зависит от температуры окружающей среды ($r = -0.46$). Отрицательный характер корреляции связан с тем, что при более жесткой инсоляции, влекущей повышение температуры среды, змеи, избегая перегрева, переходят с открытых поверхностей в полутень или укрытие и продолжают баскинг при пониженной температуре тела.

Важно отметить, что практически все заключения настоящего исследования стали возможными только при использовании логгеров, дающих объемные непрерывные ряды значений дневной температуры тела, что существенно расширяет наши представления о термобиологии рептилий, по сравнению с «ручными» полевыми замерами. Только на основе обширных выборок возможны расчеты устойчивых термофизиологических параметров, основанных на частотных распределениях значений температуры тела.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одновременное наблюдение нескольких особей обыкновенной гадюки показали, что в одних и тех же условиях их реакция на внешний тепловой поток, в основном, стереотипна: после утреннего нагревания змея осуществляет терморегуляторное поведение – стремление к теплу и избегание перегрева, результатом чего является поддержание дневной температуры тела в пределах 32–35°C. Динамика суточного хода температуры тела каждой змеи индивидуальна.

На фоне широкой суточной изменчивости параметры регуляции температуры тела у разных особей обыкновенной гадюки остаются близкими и значимо не отличаются. Значения ведущих показателей терморегуляции имеют низкую изменчивость, то есть методически определены достаточно точно и, видимо, характеризуют единую видовую норму.

Наиболее близок к физиологическому параметру терморегуляции показатель добровольной максимальной температуры ($34 \pm 0.6^{\circ}C$), однако он довольно трудоемок для оценки. Близкие значения дает медианная активная температура (для $T_{\text{тела}} > 30^{\circ}C$), определять которую гораздо проще (но требуется объемная выборка записей логгера); показатель имеет очень низкую изменчивость и практически одинаков у всех изученных змей (33.4 ± 0.46). Для этой же цели можно использовать показатель максимальной типичной температуры (37.8 ± 0.74), имеющий хорошие статистические свойства, но сложный метод расчета. Мы рекомендуем использовать эти параметры для сравнения терморегуляторных возможностей гелиотермных рептилий.

ЛИТЕРАТУРА

- Bakiev A.G., Garanin V.I., Litvinov N.A., Pavlov A.V. and Ratnikov V.Y. 2004.** Thermobiological studies of the Snake of the Volga-Kama Region. In: A.L. Malenov (Ed.). Snakes of the Volga-Kama Region. Publishing house of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Samara: 109–146. [In Russian].
- Chan Kien. 1967.** Taxonomy and ecology of the common viper *Vipera berus* (Linné, 1758) Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Leningrad State University, Leningrad, 14 p. [In Russian].

- Cherlin V.A. 2010.** Thermobiology of reptiles. General information and research methods (manual). Publishing house "Russian-Baltic information center" BLITZ", St. Petersburg, 124 p. [In Russian].
- Cherlin V.A. 2012.** Thermobiology of reptiles. General concept. Publishing house "Russian-Baltic information center" BLITZ, St. Petersburg, 362 p. [In Russian].
- Ganyushina N.D., Korosov A.V., Litvinov N.A. and Chetanov N.A. 2019.** External and internal body temperature of the common adder. *Journals of higher educational institutions. Povolzhskiy region. Natural sciences*, **2**: 17–27. [In Russian]. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-2-2>
- Korosov A.V. 2008.** A simple basking model of the common viper (*Vipera berus* L.). *Modern herpetology*, **8**(2): 118–136. [In Russian].
- Korosov A.V. 2010.** Ecology of the common viper (*Vipera berus* L.) in the North (facts and models). PetrSU, Petrozavodsk, 264 p. [In Russian].
- Korosov A.V. 2015.** A new word in the thermobiology of reptiles? *Principles of ecology*, **1**: 77–85. [In Russian]. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2015.4162>
- Korosov A.V. and Ganyushina N.D. 2019.** To the assessment of the maximum voluntary temperature of the common viper. *Proceedings of higher educational institutions. Volga region. Natural Sciences*, **2**: 96–104. [In Russian]. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-2-10>
- Korosov A.V. and Ganyushina N.D. 2020.** Methods for assessing the parameters of thermoregulation in reptiles (on the example of the common viper, *Vipera berus* L.). *Principles of ecology*, **4**: 88–103. [In Russian]. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2020.11322>
- Korosov A.V. and Hilkov T.N. 2008.** Quantitative characteristics of the daily activity of the common viper. *Scientific notes of the Petrozavodsk State University. Ser. Natural and technical sciences*, **4**: 52–55. [In Russian].
- Litvinov N.A., Panova M.K. and Okulov G.A. 2016.** Study of thermoregulatory behavior of reptiles by implantation of temperature recorders. *Bulletin of St. Petersburg University. Series 3. Biology*, **3**: 69–76. [In Russian]. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.313>
- Lourdais O., Guillon M., DeNardo D. and Blouin-Demers G. 2013.** Cold climate specialization: Adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiology & Behavior*, **119**: 149–155. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2013.05.041>
- Naumov N.P. and Kartashev N.N. 1979.** Vertebrate Zoology. Part 2. Reptiles, birds, mammals. Higher School, Moscow, 272 p. [In Russian].
- Ortega Z., Mencía A. and Pérez-Mellado V. 2016.** Behavioral buffering of global warming in a cold adapted lizard. *Ecology and Evolution*, **6**(13): 4582–4590. <https://doi.org/10.1002/ece3.2216>
- Peskov A.N. 2003.** Vipers (Serpentes, Viperidae, Vipera) of the Volga basin: fauna, ecology, protection and applied significance. The Candidate of Biological Sciences thesis. Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, Tolyatti, 169 p. [In Russian].
- R Core Team. 2012.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org/>
- Rutskina I.M., Litvinov N.A., Roshchevskaya I.M. and Roshchevskii M.P. 2009.** Temperature adaptation of the heart in the grass snake (*Natrix natrix* L.), common European viper (*Vipera berus* L.), and steppe viper (*Vipera renardi* Christoph) (Reptilia: Squamata: Serpentes). *Russian Journal of Ecology*, **5**(40): 314–319. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S1067413609050026>
- Saint-Girons H. 1975.** Observations préliminaires sur la thermorégulation des Vipères d'Europe. *Vie et Milieu. Ser. C*, **25**: 137–168. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02988147>
- Schwartz S.S., Smirnov V.S. and Dobrinsky L.N. 1968.** Method of morphophysiological indicators in vertebrate zoology. *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnykh AN SSSR. Ural'skiy filial, Sverdlovsk*, 387 p. [In Russian].
- Slonim A.D. 1971.** Ecological physiology of animals. Vysshaya shkola, Moscow, 448 p. [In Russian].
- Yumashev I. Y., 1995.** Thermobiological parameters of the Common viper in the Upper Volga Basin. Materials of the First Conference of Herpetologists of the Volga region. Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, Tolyatti: 63–65. [In Russian].