



УДК 57.02

Сравнение параметров терморегуляции обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки

ГАНЮШИНА
Наталья Дмитриевна

*Петрозаводский государственный университет,
ekoni@mail.ru*

КОРОСОВ
Андрей Викторович

*доктор наук, профессор, Петрозаводский
государственный университет, korosov@mail.ru*

ЛИТВИНОВ
Николай Антонович

*кандидат наук, доцент, Пермский государственный
гуманитарно-педагогический университет,
litvinov@pspu.ru*

ЧЕТАНОВ
Николай Анатольевич

*кандидат наук, доцент, Пермский государственный
гуманитарно-педагогический университет,
chetanov@yandex.ru*

Ключевые слова:

параметры терморегуляции
уж
гадюка
рептилии

Аннотация:

Рассмотрены параметры терморегуляции двух симпатрических видов широко распространенных змей: гадюки обыкновенной (*Vipera berus* L.) и ужа обыкновенного (*Natrix natrix* L.). Произведен анализ уникальных данных, полученных путем непрерывной регистрации температуры тела рептилий логгерами. Расчет параметров произведен по оригинальной авторской методике и включает 6 показателей: максимальная высшая температура, максимальная типичная температура, медианная температура активности, температура во время баскинга, сумма температур, минимальная температура. Четыре из шести показателей у гадюки значимо выше, чем у ужа. Гадюка обнаруживает большую терпимость к низким температурам, но в то же время является более теплолюбивым видом, чем уж. Малоподвижная гадюка эффективно аккумулирует тепло, тогда как постоянная спонтанная активность ужа не позволяет ему достигать высоких значений температуры тела.

© 2022 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 27 декабря 2022 года

Введение

Широко распространенные виды змей способны поддерживать высокую дневную температуру тела и на Севере (Vitt, 1974) – в основном за счет смены форм терморегуляторного поведения (Черлин, 2012). Согласно теории физиологической регуляции гомеостаз осуществляется посредством отрицательной обратной связи (Эккерт и др., 1991). Побуждением для смены форм поведения (в т. ч. терморегуляторного) становится отклонение значения изучаемой физиологической характеристики от предзаданного уровня, от «штатного» параметра регуляции (Коросов, 2008). В последние годы мы предложили ряд температурных характеристик, которые имеют смысл параметров терморегуляции

(Коросов, Ганюшина, 2020). Эти метрики позволяют выполнять достаточно точные статистически обоснованные сравнения параметров терморегуляции как между внутривидовыми группами, так и разными видами рептилий. Появление таких отличий, равно как и отсутствие, может иметь экологическую интерпретацию или, по крайней мере, послужить поводом для постановки вопроса об их биологическом смысле.

Целью данного сообщения является сравнение параметров терморегуляции двух видов змей.

Материалы

Параметры терморегуляции определяли для рептилий двух видов: обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758). Змеи были отловлены на территории Республики Карелия и в Пермском крае. В Карелии ужи отлавливались на берегу р. Укса вблизи поселка Райконкоски (61° с. ш. 31° в. д.); всего 3 особи. Обыкновенные гадюки были отловлены на острове Кижы (62° с. ш. 35° в. д.). Мы располагаем данными наблюдений для 31 особи гадюки, однако для выравнивания объемов выборок с ужами случайным образом были выбраны всего 3 особи. Наблюдения за животными проводились летом 2018 и 2019 гг. на базе биологического стационара КарНЦ РАН в д. Гомсельга (62° с. ш. 33° в. д.). В Пермском крае отлов змей выполнялся в весенне-летний период 2010, 2011 и 2014 гг. в окрестностях деревни Киселево (57° с. ш. 57° в. д.). Здесь наблюдения проводились на протяжении всего теплого периода.

Таблица 1. Характеристики наблюдавшихся змей

№	Вид	Цвет	Пол	Масса	Длина	Регион
12	Vb	черный	f	115	57	Карелия
19	Vb	зеленый	f	125	55	Карелия
20	Vb	темно-зеленый	f	165	59	Карелия
24	Vb	светлый	m	143	63	Пермь
25	Vb	черная	m	121	60	Пермь
27	Nn	оливковый	f	98	61	Карелия
28	Nn	оливковый	f	340	84	Карелия
29	Nn	оливковый	f	330	90	Карелия
103	Nn	оливковый	f	-	95	Пермь
105	Nn	оливковый	f	-	92	Пермь

Методы

Температура тела и окружающей среды измерялась с помощью температурных датчиков (логгеров) двух типов ДТНЗ-28 (ООО «Эмби ресерч» / LLC EMBI Research Новосибирск) и DS1921, которые позволяют накапливать большие объемы данных – до 28000 отсчетов. Температура тела фиксировалась в разных случаях с интервалом раз в 2 минуты (Карелия), 5, 30 и 70 минут (Пермь), температура среды измерялась синхронно. Логгеры имплантировали змеям под кожу спины примерно посередине туловища. В целях анестезии перед операцией имплантации логгеров змей предварительно охлаждали в холодильнике: гадюк до 5 °С, ужей до 10 °С. В Карелии животные жили в течение 2-4 недель в вольере с типичным для этих мест укрытием (каменная гряда), питались травяными лягушками и мелкими серыми жабами. Гадюки Пермского края были выпущены в естественную среду и повторно отловлены в конце теплого сезона.

Сформированная по итогам наблюдений база данных представляет собой таблицу со следующими полями: номер отсчета, дата, время суток, температура среды, номер особи, температура тела особи. Общий объем наблюдений в базе данных по Карелии составил 51609 записей для ужей и 62275 для гадюк, по Пермскому краю – 3647 записей для ужей и 1304 для гадюк.

По итогам наблюдений численно оценивались следующие температурные характеристики (Коросов, Ганюшина, 2020):

1. Максимальная высшая температура (T_{mh}) – самая высокая температура, зафиксированная у данной особи за все время наблюдений;
2. Максимальная типичная температура (T_{mt}) – теоретический предел распределения максимальных температур, устойчивая характеристика правой ветви частотного распределения температур;
3. Медианная температура активности (T_{act}) – модальный класс как оценка максимальной добровольной температуры (температура тела, превышение которой запускает поведенческие реакции для охлаждения);
4. Средняя температура во время баскинга (T_b) – средняя температура тела особи при температуре воздуха в траве выше 23 °С;

5. Сумма температур, накопленных за минуту в дневное время с 8 до 18 часов (Sum), – количество градусов, приобретенное телом особи за 1 минуту, усредненное для всех дней наблюдений;
6. Минимальная температура (Tm) – самая низкая температура, зафиксированная у данной особи за все время наблюдений.

Обработка информации и статистический анализ проводились в среде программы R (R Core Team, 2012; Шипунов и др., 2014). Оценка значимости отличий параметров проводилась с помощью критерия Уилкоксона – Манна – Уитни (W). Принятый уровень значимости $p = 0.05$.

Результаты

Объединение змей из разных регионов в общие выборки мы посчитали возможным потому, что гадюки из-под Петрозаводска и Перми по своим терморегуляторным параметрам практически не отличаются (Коросов и др., 2021). Предварительная обработка данных по ужам показала аналогичные результаты, поэтому выборки были объединены.

В результате наблюдений установлено, что поведение разных видов змей в течение суток имеет как сходные черты, так и существенные отличия. Начало дневной активности ужа и гадюки обуславливается двумя экологическими факторами – уровнем освещенности и доступностью тепла. В ночное время животные находятся в укрытии, температура которого определяет температуру тела змей – они постепенно остывают. Самая низкая температура тела примерно одинакова для обоих видов и наблюдается перед выходом из убежища – около 10 °C (рис. 1). Утренний свет является важным стимулом к выходу змей из укрытий (Коросов, Хилков, 2008). Расположившись недалеко от выхода из убежища, змеи ждут, когда температура субстрата перед норой существенно повысится, после чего выходят на поверхность каменной гряды или почвы. В дневное время гадюки и ужи, как правило, пребывают вне укрытий. Температурная кривая в ясный день имеет сложный (пилообразный) характер, но варьирует около определенных значений, что свидетельствует о явном терморегуляторном поведении. Гадюки стремятся поддерживать температуру тела на уровне 30–34 °C, ужи – 27–31 °C. Видеонаблюдения показывают, что удержание температуры в таком диапазоне происходит за счет соответствующих поведенческих реакций – из-за перемещения в более теплое или прохладное место, при изменении позы и положения тела относительно солнца. Оба вида проявляют теплолюбивость, стремление к теплу. Однако «предпочитаемые» температуры тела гадюки на 3–5 °C выше, чем у ужа. Такая ситуация характерна как для ясной погоды, так и для переменной облачности (рис. 2).

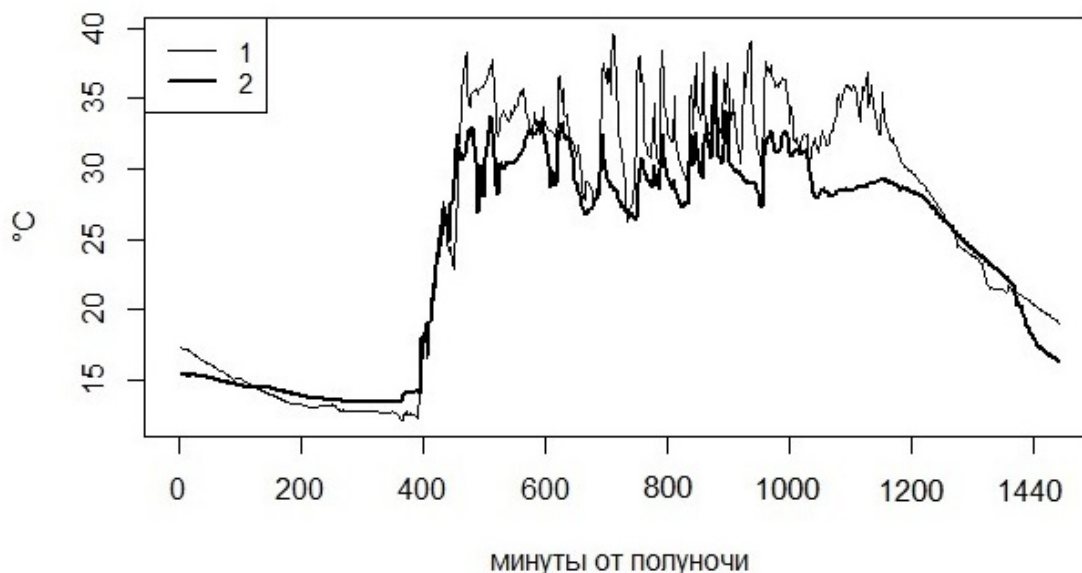


Рис. 1. Суточный ход температуры тела гадюки (1) и ужа (2) в ясный день (04.07.2019)
Fig. 1. The daily variation of body temperature of the common viper (1) and the grass snake (2) on a clear day (04.07.2019)

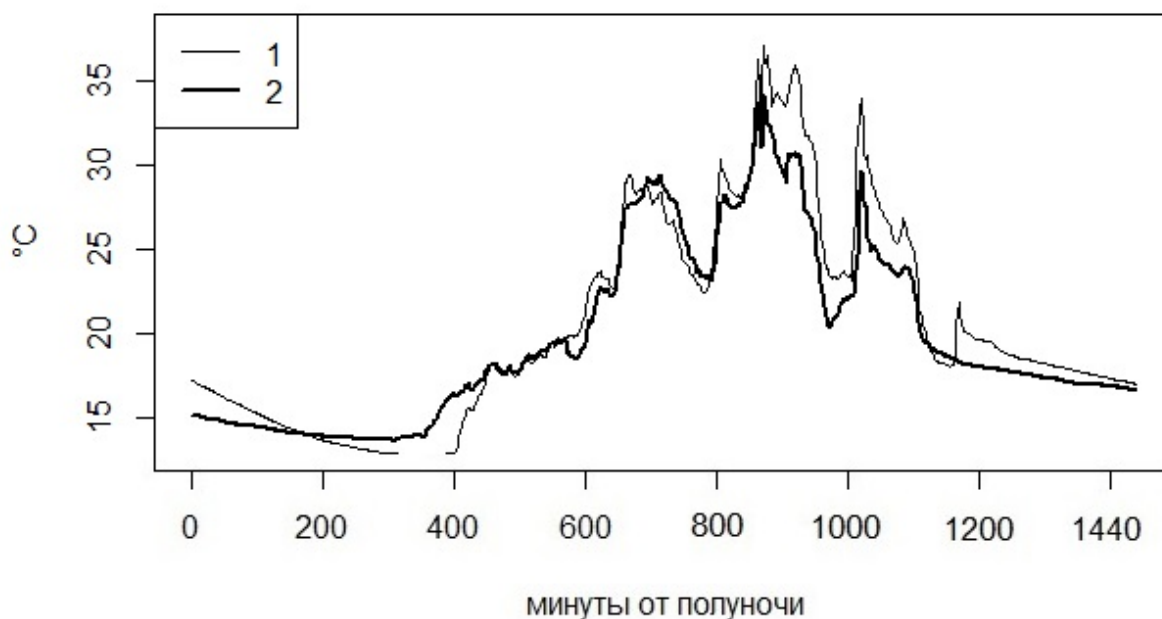


Рис. 2. Суточный ход температуры тела гадюки (1) и ужа (2) во время переменной облачности
 Fig. 2. The daily variation of body temperature of the common viper (1) and the grass snake (2) during variable cloud cover

Во время пасмурной погоды наблюдается противоположное: уж становится на 5–7 °С теплее гадюки. Этот феномен может быть объяснен особенностями поведения ужа. В светлое время суток ужи активно перемещаются по поверхности при любой погоде. Выходя из норы, даже в мелкий дождь ужи могут нагреваться от рассеянной солнечной радиации и окружающих предметов, в отличие от гадюк, остающихся в холодном укрытии. Вечером, при снижении инсоляции и температуры среды, змеи скрываются в убежище, где значения температуры их тел выравниваются. В темное время суток оба вида находятся в укрытиях.

Отличия показателей терморегуляции

Отличия терморегуляторных способностей видов проявляются практически на всех шести изучаемых параметрах (табл. 2, рис. 3).

Таблица 2. Значения температурных показателей двух видов змей

Вид	Tmh	Tmt	Tact	Tb	Sum	Tm
Vipera berus	41.4	38.5	33.7	31.9	26.4	6.5
Карелия	39.6	37.8	33.6	33.3	24.1	7.5
	39.6	38.3	33.7	33.6	24.8	8.1
Vipera berus	37.4	37.2	33.4	33.0	27.3	1.9
Пермь	38.2	36.8	33.6	33.6	28.3	8.4
M	39.24	37.72	33.6	33.08	26.18	6.48
sd	1.53	0.72	0.12	0.70	1.73	2.66
m	0.63	0.29	0.05	0.29	0.71	1.09
Natrix	33.3	32.9	31.5	24.2	22.7	13.8
Карелия	39.1	35.3	31.6	30.2	22.9	10.4
	37.6	35.3	31.2	27.7	21.4	8.8
Natrix	36.9	34.8	31.2	26.3	18.6	5.5
Пермь	38.1	36.3	31.6	26.6	17.9	11.4
M	37	34.92	31.42	27	20.7	9.98
sd	2.22	1.25	0.20	2.19	2.32	3.09
m	0.91	0.51	0.08	0.89	0.95	1.26
p	0.0936	0.0119	0.0111	0.0119	0.00793	0.0952
W	21	25	25	25	25	4

Максимальная высшая температура (Tmh) у гадюк (39.24 °С) существенно выше, чем у ужей (37 °С), но значимых различий между представленными выборками не было. Причина состоит в высокой изменчивости показателей в небольших выборках для ужей и гадюк. Среди ужей одна особь была

молодой с низкой терпимостью к перегреву. Предположив, что увеличение объемов выборок приведет к выявлению значимых отличий этого параметра, мы сравнили выборку ужей и выборку для всех гадюк (31 особь); отличия стали значимыми. В целом гадюки демонстрируют большую терпимость к высоким температурам.

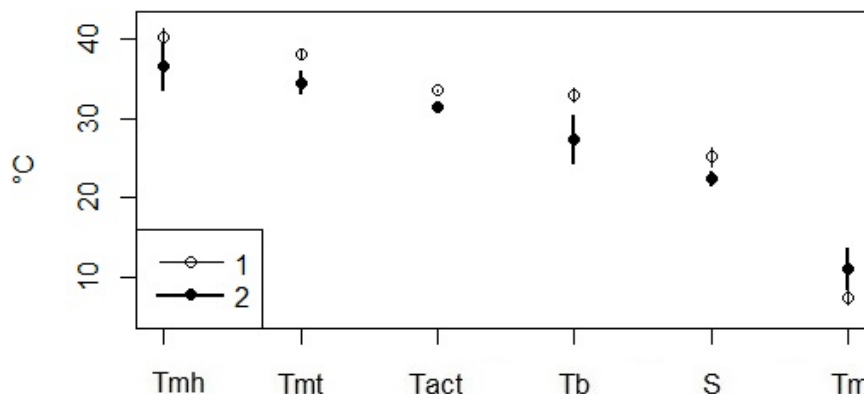


Рис. 3. Средние значения температурных показателей (точка) и их стандартное отклонение для ужа (1) и гадюки (2)

Fig. 3. Average values of temperature indicators (point) and their standard deviation for grass snake (1) and adder (2)

Обнаружены значимые отличия оценок максимальной типичной температуры (Tmt) – 37.7 °C у гадюки против 34.9 °C у ужа, что указывает на большую «теплоустойчивость» гадюк.

Стремление гадюк нагреться до более высоких температур проявляется и в наличии значимых отличий для показателя средняя температура во время баскинга (Tb): у гадюк он на 5 °C выше, чем у ужей. Малоподвижная гадюка посредством баскинга целенаправленно обеспечивает наибольшую температуру тела, избегая перегрева.

Сумма накопленных температур (Sum) у гадюк (26.18 °C) значимо выше, чем у ужей (20.7°C), что говорит об их способности более эффективно аккумулировать тепло, пребывая в одинаковой тепловой обстановке.

Минимальная температура тела (Tm) обусловлена окружающей тепловой обстановкой одних и тех же укрытий для обоих видов, поэтому значимые отличия отсутствуют.

Отличия распределений температур

Отдельные параметры терморегуляции характеризуют определенные позиции на графике обобщенного распределения температуры тела животных в течение суток (рис. 4). Для гадюк можно отметить три явных моды, для ужа – всего две.

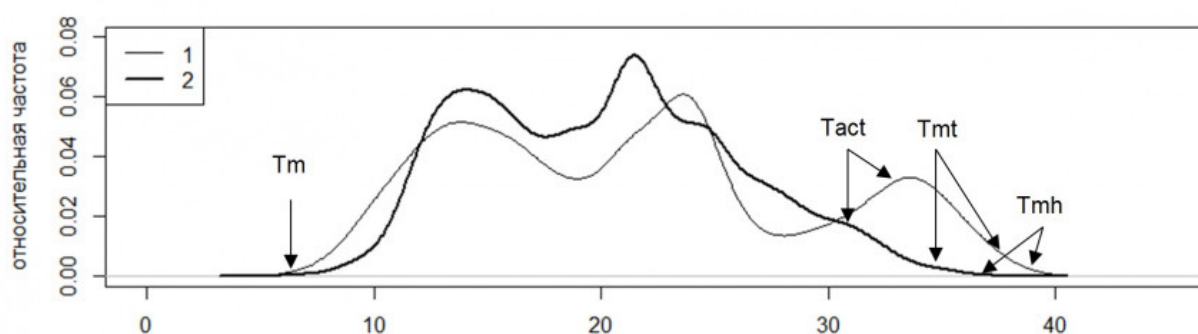


Рис. 4. Параметры терморегуляции на частотном распределении температуры тела гадюк (1) (3579 отсчетов) и ужей (2) (55256 отсчетов)

Fig. 4. Thermoregulation parameters on the frequency distribution of body temperature in common

vipers (1) (3579 counts) and grass snakes (2) (55256 counts)

Значения температуры, формирующие первый пик (13-17 °C), определяются тепловой обстановкой в укрытиях, где змеи пребывают ночью и при пасмурной погоде. Эти пики у гадюк и ужей совпадают.

Второй пик (23 °C) соответствует периодам, когда потоки тепла от солнца уже достаточны для запуска поведенческой терморегуляции («стремление в тепло»), но еще не позволяют достичь высоких температур тела, это наблюдается при переменной облачности и пребывании змей в легких укрытиях, в воде, на прохладном субстрате. Этот уровень был принят нами как минимальный порог для формирования выборки, по которой рассчитывалась средняя температура тела во время баскинга (T_b). Здесь уже видны межвидовые отличия: гадюки явно предпочитают более высокие температуры.

Последний пик на уровне 33-35 °C формируется только на данных для гадюки. При достижении таких температур запускается реакция ухода от перегрева: гадюки уползают на прохладный субстрат, изменяют положение тела относительно солнца и пр. Модальное значение (34.0 °C) было определено нами как «максимальная добровольная температура» и оценивается путем сопоставления форм поведения змей с температурой их тела (Коросов, Ганюшина, 2019, 2021). На диаграмме распределения температуры тела ужа нет выраженного третьего пика.

Обсуждение

Рассматривая суточную динамику температуры тела двух видов змей, мы видим сходство реакции на внешние условия и отличия в терморегуляторных механизмах.

Период суточной активности (моменты выхода из ночного убежища и ухода в него) для обоих видов змей в целом совпадает и обусловлен доступной инсоляцией. Перепады дневной температуры тела у гадюк и ужей происходят по большей части синхронно – как следствие стохастического изменения уровня инсоляции в условиях переменной облачности.

Вместе с тем положение графика дневной температуры тела у гадюк на несколько градусов выше, чем у ужей, что свидетельствует о выборе гадюкой более прогреваемых локаций. Наблюдения показывают, что в то время, когда гадюка неподвижно греется под лучами солнца, уж находится в состоянии постоянной двигательной активности, попутно обретая тепло, поступающее от солнца и окружающих предметов и теряя его при теплообмене со средой. Тактика гадюки – обязательное нагревание до терпимого уровня. Тактика ужа – спонтанная двигательная активность в приемлемых термальных условиях. Эти особенности терморегуляторного поведения приводят к тому, что днем в 20 % случаев гадюка имеет более высокую температуру тела, чем уж. Иными словами, гадюки специализируются на аккумуляции тепловой энергии, тогда как ужи пассивно пользуются имеющейся теплотой среды. При этом оба вида активно избегают перегрева. Однако для гадюки неприемлемая температура начинается с 38 °C, для ужа – с 35 °C. Таким образом, обыкновенная гадюка более эффективно использует тепловые ресурсы среды в умеренной зоне, чем обыкновенный уж, дольше остается нагретой до более высокой температуры, следовательно, имеет возможность осуществлять более интенсивный метаболизм.

Терморегуляторные параметры, рассчитанные нами для ужей, подтверждают данные других авторов. Так, началом терморегуляции ужей называется температура тела 27.7 °C (Isaac, Gregory, 2004), что соответствует полученной нами температуре тела во время баскинга (27 °C). Ранее проведенные сравнительные исследования гадюки и ужа согласовываются с нашим общим выводом: находясь в одинаковых условиях, гадюки в течение дня имеют более высокую температуру тела, чем ужи, т. е. являются более теплолюбивым видом (Gaywood, 1990; Rutskina et al., 2009).

Единственной причиной, которая объясняет эти отличия, является разница в характере размножения – откладка яиц ужом, но вынашивание и яйцеживорождение у гадюки. При дефиците тепла в условиях Севера единственный способ успешного развития детенышей в течение сезона – это их активное нагревание для обеспечения необходимого уровня метаболизма и скорости реакций. В литературе показано, что недостаток тепла при плохой погоде летом является причиной гибели самок с недоразвитыми зародышами (Madsen, 1989). Это и приводит гадюк к тактике поддержания как можно более высокой температуры, не превышающей порога температурной выносливости. Таким образом, на распределении значений температуры тела формируется третий пик, который должен быть характерен и для других эффективно терморегулирующих видов.

Итак, почти все параметры терморегуляции у гадюк выше, чем у ужей, гадюки более эффективно используют тепловые ресурсы, они более теплолюбивы. Северная граница ареала у гадюки заходит за

Полярный круг, на 1000 км севернее, чем у обыкновенного ужа, который занимает области гораздо южнее границы ареала обыкновенной гадюки (Ананьева и др., 1998). Кажется очевидным, что южные обитатели должны быть более теплолюбивы, чем обитатели Севера. Однако для обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки, обитающих в одной климатической зоне, это не так. Вопрос о соотношении показателей терморегуляции для наших видов на южной границе ареала остается открытым.

Заключение

1. Суточный ход температур обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки, обитающих в одной климатической зоне на северной границе ареала, характеризуется синхронностью реакций на внешние условия.
2. Все температурные характеристики, кроме минимальной температуры, у гадюк выше, чем у ужей.
3. Гадюка – более теплолюбивый вид, чем уж.
4. Гадюка обнаруживает большую терпимость к низким температурам.
5. Малоподвижная гадюка специализируется на нагревании и аккумуляции тепла. Постоянная спонтанная активность ужа не позволяет ему достигать высоких значений температуры тела.
6. Непрерывная регистрация температуры тела рептилий позволяет получить точную оценку эколого-физиологических параметров терморегуляции.

Библиография

Ананьева Н. Б., Боркин Л. Я., Даревский И. С., Орлов Н. Л. Земноводные и пресмыкающиеся [Amphibians and reptiles]. М.: АБФ, 1998. 576 с.

Коросов А. В. Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки [Dubble-loop negative feedback and the viper thermoregulation model // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. 2008. № 1. С. 74–82.

Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. К оценке максимальной добровольной температуры обыкновенной гадюки [To estimate the maximum voluntary temperature of a common adder] // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. 2019. № 2 (26). С. 96–104. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-10.

Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. Максимальная температура тела как параметр терморегуляции рептилий: опыт статистической оценки на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) [Maximum body temperature as a parameter of thermoregulation in reptiles: the experience of statistical evaluation on the example of a common adder (*Vipera berus*)] // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 3. С. 307–316.

Коросов А. В., Ганюшина Н. Д. Методы оценки параметров терморегуляции рептилий (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.) [Methods for estimating the parameters of thermoregulation in reptiles (by the example of the common viper, *Vipera berus* L.)] // Принципы экологии. 2020. № 4. С. 88–103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=11322>.

Коросов А. В., Литвинов Н. А., Ганюшина Н. Д., Четанов Н. А. Параметры терморегуляции обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в разных частях ареала [Parameters of thermoregulation of the common viper (*Vipera berus* L.) in different parts of the range] // Принципы экологии. 2021. № 3. С. 54–63. DOI: 10.15393/j1.art.2021.12122. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=12122>

Коросов А. В., Хилков Т. Н. Количественная характеристика суточной активности обыкновенной гадюки [Quantitative characteristics of the daily activity of the common viper] // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. 2008. № 4. С. 52–55.

Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общая концепция [Thermal biology of reptiles. The general concept]. СПб.: Изд-во «Русско-Балтийский информационный центр "БЛИЦ"», 2012. 362 с.

Шипунов А. Б., Балдин Е. М., Волкова П. А., Коробейников А. И., Назарова С. А., Петров С. В., Суфиянов В. Г. Наглядная статистика. Используем R! [Visual statistics. Use R!]. М.: ДМК Пресс, 2014. 296 с.

Эккерт Р., Рэндалл Д., Огастин Д. Физиология животных. Механизмы и адаптация [Animal physiology.

Mechanisms and adaptation]. М.: Мир, 1991. Т. 1. 424 с.

Gaywood M. J. Comparative thermal ecology of the British snakes. University of Southampton, Faculty of Science Department of Biology, 1990. 182 p.

Isaac L. A., Gregory P. T. Thermoregulatory behaviour of gravid and non-gravid female grass snakes (*Natrix natrix*) in a thermally limiting high-latitude environment // Journal of Zoology. 2004. Vol. 264 (4). P. 403–409.

Madsen Th. Ecology of *Vipera berus*: careful mother stay put // 1st World Congr. Herpetol. Canterbury, 11–19 sept. 1989. Canterbury, 1989. p. 0.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2012. URL: <https://www.R-project.org/>.

Rutskina I. M., Litvinov N. A., Roshchevskaya I. M., and Roshchevskii M. P. 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. 2009. Vol. 40, No 5. P. 314–319.

Vitt L. J. Body temperature of high latitude reptiles // Copeia. 1974. Vol. 1. P. 255–256.

Благодарности

Авторы признательны Е. П. Иешко и С. В. Бугмырину, заведующим лабораторией паразитологии ИБ КарНЦ РАН, за предоставленную возможность проводить исследования на биологическом стационаре.

Comparison of thermoregulation parameters of grass snake and common viper

GANYUSHINA Natalia	<i>Petrozavodsk state university, ekoni@mail.ru</i>
KOROSOV Anrey	<i>Ph.D, Professor, Petrozavodsk state university, korosov@mail.ru</i>
LITVINOV Nikolay	<i>PhD, Docent, Perm State Humanitarian Pedagogical University, litvinov@pspu.ru</i>
CHETANOV Nikolay	<i>PhD, Docent, Perm State Humanitarian Pedagogical University, chetanov@yandex.ru</i>

Keywords:

thermoregulation parameters
grass snake
common viper
reptiles

Summary:

The parameters of thermoregulation of two sympatric species of widespread snakes are considered: the common viper (*Vipera berus* L.) and the grass snake (*Natrix natrix* L.). The analysis of unique data obtained by continuous recording of reptile body temperature by loggers was carried out. The calculation of the parameters was made by the original author's methodology and included 6 indicators: maximum highest temperature, maximum typical temperature, median activity temperature, temperature during basking, sum of temperatures, minimum temperature. Four out of the six indicators in the viper were significantly higher than in the grass snake.

The viper shows greater tolerance to low temperatures, but, at the same time, is a more thermophilic species than the grass snake. The inactive common viper effectively accumulates heat, while the constant spontaneous activity of the grass snake does not allow it to reach high body temperatures.

References

- Anan'eva N. B. Borkin L. Ya. Darevskiy I. S. Orlov N. L. Amphibians and reptiles. M.: ABF, 1998. 576 p.
- Cherlin V. A. Thermal biology of reptiles. The general concept. SPb.: Izd-vo «Russko-Baltiyskiy informacionnyy centr "BLIC"», 2012. 362 p.
- Ekkert R. Rendall D. Ogastin D. Animal physiology. Mechanisms and adaptation. M.: Mir, 1991. T. 1. 424 c.
- Gaywood M. J. Comparative thermal ecology of the British snakes. University of Southampton, Faculty of Science Department of Biology, 1990. 182 p.
- Isaac L. A., Gregory P. T. Thermoregulatory behaviour of gravid and non-gravid female grass snakes (*Natrix natrix*) in a thermally limiting high-latitude environment, *Journal of Zoology*. 2004. Vol. 264 (4). P. 403–409.
- Korosov A. V. Ganyushina N. D. Maximum body temperature as a parameter of thermoregulation in reptiles: the experience of statistical evaluation on the example of a common adder (*Vipera berus*), *Zoologicheskiy zhurnal*. 2021. T. 100, No. 3. C. 307–316.
- Korosov A. V. Ganyushina N. D. Methods for estimating the parameters of thermoregulation in reptiles (by the example of the common viper, *Vipera berus* L.), *Principy ekologii*. 2020. No. 4. P. 88–103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=11322>.

Korosov A. V. Ganyushina N. D. To estimate the maximum voluntary temperature of a common adder, Izvestiya vysshih uchebnyh zavedeniy. Povolzhskiy region. 2019. No. 2 (26). P. 96-104. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-10.

Korosov A. V. Hilkov T. N. Quantitative characteristics of the daily activity of the common viper, Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye i tehnicheckie nauki. 2008. No. 4. P. 52-55.

Korosov A. V. Litvinov N. A. Ganyushina N. D. Chetanov N. A. Parameters of thermoregulation of the common viper (*Vipera berus* L.) in different parts of the range, Principy ekologii. 2021. No. 3. P. 54-63. DOI: 10.15393/j1.art.2021.12122. URL: <https://ecopri.ru/journal/article.php?id=12122>

Korosov A. V. Dvuhkonturnaya otricatel'naya obratnaya svyaz' i model' termoregulyacii gadyuki [Dubble-loop negative feedback and the viper thermoregulation model], Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye i tehnicheckie nauki. 2008. No. 1. P. 74-82.

Madsen Th. Ecology of *Vipera berus*: careful mother stay put, 1st World Congr. Herpetol. Canterbury, 11-19 sept. 1989. Canterbury, 1989. p. 0.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2012. URL: <http://www.R-project.org/>.

Rutskina I. M., Litvinov N. A., Roshchevskaya I. M., and Roshchevskii M. P. 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. 2009. Vol. 40, No 5. P. 314-319.

Shipunov A. B. Baldin E. M. Volkova P. A. Korobeynikov A. I. Nazarova S. A. Petrov S. V. Sufiyarov V. G. Visual statistics. Use R!. M.: DMK Press, 2014. 296 c.

Vitt L. J. Body temperature of high latitude reptiles, Copeia. 1974. Vol. 1. P. 255-256.