

УДК 598.126.3

## ТЕРМОБИОЛОГИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ (*VIPERA BERUS*, REPTILIA, SERPENTES) В ВОЛЖСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2007 Н.А. Литвинов, С.В. Ганщук

Пермский государственный педагогический университет, г. Пермь

Герпетологические исследования на кафедре зоологии Пермского государственного педагогического университета начались с 1996 г. Основные интересы лежат в области изучения температурных адаптаций рептилий, электрической активности сердца в режиме переменных температур, морфологии и биохимии крови. Собран значительный материал по термобиологии обыкновенной гадюки в Волжском бассейне. По основным температурным параметрам выявлены различия между ее светлой и черной морфами.

Биология обыкновенной гадюки так или иначе привлекает внимание герпетологов. Этот вид, обитая на огромном пространстве своего ареала (практически вся Северная Палеарктика), оказывается в различных, иногда сильно отличающихся друг от друга микроклиматических, особенно температурных условиях. Это и определяет разнообразие температурных адаптаций у обыкновенной гадюки и наличие у нее механизмов терморегуляции.

Внешние температуры, влияющие на активность этого вида, регистрировались многими исследователями. Весенний выход на Алтае обыкновенной гадюки происходит при температуре воздуха 4-6<sup>0</sup>С [15], в Карпатах – при 4<sup>0</sup>С на почве и 12<sup>0</sup>С воздуха [25], в Западной Сибири – при 4-5<sup>0</sup>С приземного воздуха [13]. В Дарвинском заповеднике весенний выход и уход на зимовку связан с переходом средних температур через 5<sup>0</sup>С [2]. Считается, что причиной, стимулирующей весенний выход, может быть резкое повышение температуры приземного воздуха на 2-2,5<sup>0</sup>С за 30 мин. [14]. Авторы полагают, что самцы появляются первыми и что меланисты при низкой температуре воздуха встречаются в 2-3 раза чаще. В Камском Предуралье весной активные гадюки начинают встречаться при температуре приземного воздуха 4,8<sup>0</sup>С и субстрата 6,6<sup>0</sup>С [7, 19]. В Саратовской области первые гадюки отмечены на поверхности почвы при 7,2<sup>0</sup>С, а массовый выход наблю-

дается при 10,0<sup>0</sup>С и более [23]. В Южном Зауралье также первыми появляются самцы при 3-9<sup>0</sup>С приземного воздуха и 7-10<sup>0</sup>С на почве [4, 5].

На основе изучения терморегуляционного поведения и температуры тела обыкновенной гадюки делается вывод о сильной связи этой температуры с внешней температурой [26, 28, 30]. Модель терморегуляционного процесса у гадюки и некоторые механизмы теплообмена и активной терморегуляции приводит А.В. Коросов [11, 12]. Им описаны возможные температурные закономерности при охлаждении и нагревании змей в естественной обстановке. Указывается, что при температуре тела в 22-25<sup>0</sup>С на расстоянии 20-30 см гадюка точно чувствует поверхность, нагретую до 24-30<sup>0</sup>С.

Температура тела гадюк варьирует от 9<sup>0</sup>С до 31<sup>0</sup>С. У самок, особенно беременных, она выше, чем у самцов [24]. Средние, оптимальные, критические температуры тела гадюки определялись в различных географических точках и разными способами [1, 3, 6, 9, 16, 18, 21, 22, 27]. Для обыкновенных гадюк в Германии предпочитаемая температура тела у 52,0% самцов и 73,4% самок - около 32<sup>0</sup>С. Температура их тела варьирует от 9,6<sup>0</sup>С до 34,7<sup>0</sup>С [31].

### Материал и методика

Исследование температурных адаптаций обыкновенной гадюки проводилось в Камс-

ком Предуралья (Пермский край) в период с 1996 по 2006 гг., а в Среднем Поволжье (в Самарской области) в мае 2001 г. и сентябре 2005 г. В Предуралье внешние температуры и температуры тела измерены у 206 особей, в том числе у 160 змей светлой окраски и 46 гадюк черной морфы. В Поволжье подобные данные получены у 47 особей черной морфы обыкновенной гадюки (гадюки Никольского).

Температура тела змей, субстрата на котором они находились, когда были замечены, и температура приземного воздуха на высоте 1-3 см измерялась термистором МТ-54 с точностью до 0,1°C. Долгосрочная регистрация внешней температуры на индивидуальных участках гадюк и в их норах проводилась многоканальным самописцем «Термодат-26». Температуру поверхности тела на расстоянии без поимки змеи измеряли пирометром «Raytek Minitemp». Параметры удельной мощности трех компонентов солнечной радиации (теплого потока, видимого света и ультрафиолетового излучения) получены с помощью датчика теплового потока оригинальной конструкции и люксметра-УФ-радиометра «ТКА – 01/3». Относительная влажность приземного воздуха в местах обитания гадюк измеряли прибором «Нугрошчек».

Температура у гадюки измерялась сразу после поимки: снаружи – на спине, животе, пилеусе, горле, верхней и нижней поверхностях хвоста, внутри – в пищеводе и клоаке. Под внешними температурами мы понимаем температуры субстрата, на котором находилась змея, и приземного слоя воздуха; под наружными – температуры наружных покровов змеи, а под температурой тела – измеренную в пищеводе.

## Результаты и обсуждение

**Общая выборка из Камского Предуралья (n=206).** Максимальная отмеченная нами продолжительность периода активности обыкновенной гадюки в Камском Предуралье 194 дня (31.03.2001-10.10.2001). Среднеарифметическое значение температуры тела у нее в течение периода активности за все время исследования - 27,7±0,34°C. Средняя температура выбираемого гадюкой субстрата -

23,9±0,47°C, при температуре приземного воздуха 20,6±0,59°C.

Температура в пищеводе во время дневной активности всегда выше ректальной, в среднем на 2,8°C ( $P < 0,001$ ;  $t = 5,49$ ) и выше температуры любых участков наружных покровов. Из наружных температур самая высокая на горле (24,3±0,23°C). Горло значительно теплее ( $P < 0,001$ ;  $t = 4,71$ ) самого низко-температурного участка тела – пилеуса (22,8±0,24°C). Температура пилеуса всегда ниже температуры пищевода. Всего в девяти случаях пилеус был незначительно теплее спины, и только у одной из гадюк – на 3,3°C. У других змей эта разница составляла не более 1,0°C. Различие между внешней температурой и температурой пилеуса тем больше, чем выше внешняя температура. Например, у одной из змей при температуре субстрата 38,6°C температура пилеуса была ниже на 10,4°C, а при 11,4°C – только на 4,2°C. В редких случаях пилеус был теплее, чем воздух и субстрат. Например, в одном случае его температура была 17,2°C по сравнению с 15,3°C приземного воздуха. Поддержание относительно низкой температуры верхней части головы змеи при высокой внешней температуре считается важной адаптацией, снижающей риск перегрева и потери контроля над температурой тела. Пинеальный комплекс, находящийся здесь и состоящий из пинеального органа и париетального глаза, влияет на терморегуляторное поведение рептилий. Он, являясь элементом сенсорной и центральной нервной системы, регулирует степень воздействия на организм солнечного света [8, 10, 29].

Температуры спины и живота принципиально не отличаются. Интересно, что температуры такой дистальной части тела, как хвост, не так уж низки и равны температуре поверхности спины.

Диапазон добровольных температур тела в течение всего сезона активности у обыкновенной гадюки в Камском Предуралье очень широк – 29,7°C. Наиболее низкая температура тела (6,2°C) отмечена 08.04.2001 г. у греющейся около зимней норы самки, а наиболее высокая (35,9°C) тоже у самки - 27.07.2005 г.

**Таблица.** Основные температурные параметры обыкновенной гадюки из Камского Предуралья и Среднего Поволжья

Параметры		Светлая морфа Предуралье	Черная морфа Предуралье	Черная морфа (гадюка Никольского), Среднее Поволжье
Температура, °С	субстрат	24,7±0,54 3,7 – 39,9	20,7±0,92 6,6-38,6	22,1±0,60 15,1-31,4
	воздух	22,2±0,55 14,1-32,3	17,4±1,18 4,8-36,2	19,8±0,67 17,7-35,2
	пищевод	28,2±0,37 6,2-35,9	25,8±0,86 12,7-35,1	28,4±0,55 20,5-35,0
	клоака	25,5±0,39 5,8-33,9	23,4±0,90 8,4-33,0	27,5±1,04 14,3-33,7
	спина	24,1±0,39 5,2-34,2	23,2±0,78 11,6-32,7	24,6±1,04 16,1-35,4
	живот	23,9±0,38 5,4-32,9	23,0±0,77 12,2-30,4	24,2±1,19 15,1-32,7
	пилеус	23,1±0,52 13,7-31,4	24,4±0,27 17,3-28,2	25,6±0,80 15,7-29,0
	горло	24,6±0,56 15,4-33,7	25,7±0,27 20,2-30,7	25,9±0,87 17,2-32,0
It		1,32±0,02	1,47±0,08	1,31±0,03
Оптимальные температуры субстрата		22,0-30,0	13,0-26,5	23,0-31,0
Оптимальные температуры воздуха		16,5-29,0	10,0-23,0	17,5-30,0
Оптимальные температуры тела		25,0-31,0	20,0-30,0	26,0-31,5
Относительная влажность		48,6±3,21	60,1±10,17	57,8±4,94
УФ-излучение, Вт/м <sup>2</sup>		7,0±1,04	3,5±2,04	4,5±0,10
Видимый свет, Вт/м <sup>2</sup>		164,6±17,98	125,0±91,59	194,0±46,13
Поступающее тепло, Вт/м <sup>2</sup>		37,3±4,72	29,5±14,97	48,2±1,16
Возвращенное тепло, Вт/м <sup>2</sup>		18,2±2,63	14,8±4,18	23,2±0,61

Диапазон добровольно выбираемых температур субстрата еще шире – 36,2°C (3,7-39,9°C). Добровольные температуры приземного воздуха лежат в интервале от 4,8°C до 32,8°C.

Соответственно внешним температурам, температура тела гадюк изменяется по годам, хотя эти колебания гораздо менее выражены, чем у внешних температур. Разница между самой высокой в 2006 г. и самой низкой в 1996 г. составила 3,1°C ( $P < 0,001$ ;  $t = 5,64$ ). Между соседними годами эта разница значительно меньше.

Температура тела обыкновенных гадюк подвержена и сезонной изменчивости. Так же как и внешние температуры, температура тела ниже весной - в апреле и мае, затем повышается, достигая максимума в августе, и снижается к сентябрю. Между соседними месяцами различия невелики. Более значительно – в 4,3°C ( $P < 0,05$ ;  $t = 2,53$ ) – различие между августовской и сентябрьской температурами. Между максимальной августов-

ской и минимальной майской разница в 5,3°C ( $P < 0,05$ ;  $t = 2,32$ ).

Оптимальная для гадюк температура приземного воздуха в течение всего периода активности находится в пределах 17,0-29,0°C. При такой температуре отмечено 78,2% змей. Оптимум температуры выбираемого субстрата – в интервале 20,0-32,0°C (77,2%) и, соответственно этим температурам, оптимальная температура тела заключена в диапазоне 26,0-32,0°C (80,1%).

Температура тела гадюк сильно связана с внешней температурой. Корреляционное отношение указывает на сильную связь с температурой субстрата:  $0,79 \pm 0,03$  ( $n = 206$ ;  $P < 0,001$ ;  $t = 12,10$ ). Сила связи с температурой приземного воздуха также значительна:  $0,73 \pm 0,04$  ( $n = 122$ ;  $P < 0,001$ ;  $t = 11,60$ ).

Эффективность влияния ( $\eta^2$ ) температуры субстрата на температуру тела велика (58,87%;  $P < 0,001$ ;  $t = 30,48$ ), чего нельзя сказать об эффективности влияния температуры воздуха (3,82%;  $P > 0,05$ ;  $t = 0,50$ ).

Индекс термоадаптации ( $It$ ) выражает отношение температуры тела к внешним температурам и равен частному от деления температуры тела на полусумму температур приземного воздуха и субстрата. Он характеризует, по нашему мнению, степень приспособленности животного к специфическим температурным условиям своей географической зоны или микроклиматическим условиям своего биотопа внутри нее. У рептилий, обитающих в условиях сравнительно невысоких температур  $It$ , как правило, больше единицы, порядка 1,20-1,50. Наоборот, у рептилий южных аридных территорий  $It$  обычно меньше единицы [17].

У обыкновенной гадюки в Камском Предуралье за восемь лет регистрации температур  $It = 1,34 \pm 0,02$ . Его значение изменчиво как по сезонам года, так и по годам. В прохладные весенние месяцы и в июне  $It$  несколько больше, но с повышением температуры грунта  $It$  закономерно снижается. Это говорит о том, что температура тела гадюки в общих чертах повторяет ход внешних температур, хотя ее колебания и не так резко выражены, как у температуры грунта. Чем меньше разница между внешними температурами и температурой тела, тем меньше значение  $It$ , и наоборот, чем больше эта разница, тем выше значение индекса. Иными словами, с повышением температуры среды змея стремится быть относительно холоднее и, наоборот, со снижением – относительно теплее.

При достижении температурой тела змеи порога в  $30,0^\circ\text{C}$  наблюдается тенденция к предотвращению дальнейшего ее роста, и хотя при дальнейшем увеличении внешней температуры, температура тела все же растет, но скорость этого роста начинает заметно отставать от скорости увеличения внешней температуры.

У обыкновенной гадюки имеются кроме поведенческой и механизмы физиологической терморегуляции. Об этом говорят результаты полевых экспериментов с принудительным удержанием змеи на солнце под сеткой. При этом непрерывно регистрировалась температура спины, тела и субстрата, на котором находилась змея. Температуры спины и

тела довольно слабо отреагировали на скачок температуры субстрата до  $52,0^\circ\text{C}$  в 14:00-14:30. Змея в это время удерживала температуру в пределах  $34,0-35,6^\circ\text{C}$ , а это значение весьма далеко от критического для этого вида уровня в  $39,0-40,0^\circ\text{C}$ . На пике внешней температуры движения змеи ускорились, она явно пыталась скрыться, постоянно открывала рот, при этом края клоаки оказались вывернутыми.

**Половые различия.** Между самцами ( $n=87$ ) и самками ( $n=93$ ) существенных различий как по среднеарифметическому показателю температуры тела, так и по внешним выбираемым ими температурам в течение всего сезона активности не выявлено. У самок температура тела выше менее чем на полградуса. Температура предпочитаемого ими субстрата выше на  $0,8^\circ\text{C}$  ( $P > 0,05$ ;  $t = 0,82$ ), а приземного воздуха – на  $0,7^\circ\text{C}$  ( $P > 0,05$ ;  $t = 0,60$ ). Тем не менее в июле температура тела самцов ( $n=20$ ) достоверно выше, чем у самок ( $n=18$ ) на  $1,5^\circ\text{C}$  ( $P < 0,05$ ;  $t = 2,54$ ).

Если весной самцы и самки придерживаются примерно одинаковых внешних температур, так как вместе находятся около своих зимовальных убежищ, то летом предпочитаемые ими температуры разные. В июне самки выбирают незначительно более теплый (в среднем на  $1,2^\circ\text{C}$ ) субстрат, чем самцы. В июле картина меняется: все самцы ( $n=19$ ) без исключения отмечены на более теплом грунте, чем самки ( $n=21$ ) с разницей в  $5,2^\circ\text{C}$  ( $P < 0,01$ ;  $t = 3,54$ ). Практически нет различий между ними в оптимальных температурах тела, субстрата и воздуха.

И у самцов, и у самок связь температуры тела с температурой грунта сильная:  $0,75 \pm 0,05$  ( $n=81$ ;  $t = 10,05$ ;  $P < 0,001$ ) и  $0,80 \pm 0,04$  ( $n=93$ ;  $t = 12,72$ ;  $P < 0,001$ ). Сила связи с температурой воздуха меньше:  $0,58 \pm 0,10$  ( $n=42$ ;  $t = 4,46$ ;  $P < 0,001$ ) и  $0,65 \pm 0,07$  ( $n=50$ ;  $t = 6,11$ ;  $P < 0,001$ ).

Те же тенденции проявляются и в эффективности влияния внешних температур на температуру тела. Для самцов эффективность влияния температуры субстрата составляет  $54,17\%$  ( $P < 0,001$ ;  $t = 12,97$ ), эффективность температуры воздуха –  $13,58\%$  ( $P < 0,01$ ;

$t=1,94$ ); для самок - соответственно, 57,71% ( $P < 0,001$ ;  $t = 16,87$ ) и 24,56% ( $P < 0,01$ ;  $t = 3,33$ ).

**Различия между светлой и черной морфами.** Среднеарифметическое значение температуры тела у гадюк светлой морфы ( $28,2 \pm 0,37^\circ\text{C}$ ) ( $n=160$ ) выше, чем у черной ( $25,8 \pm 0,86^\circ\text{C}$ ) ( $n=42$ ) на  $2,4^\circ\text{C}$  ( $P < 0,01$ ;  $t = 2,62$ ) (таблица). По нашему мнению, эту разницу определяет хорошо прослеживающееся биотопическое разобщение двух этих морф. Светлоокрашенные гадюки предпочитают более прогреваемые открытые ландшафты: остепненные склоны речных террас, холмов и т.д. Черные – лесные опушки, края болот и сами болота, если на них есть более или менее сухие и возвышенные участки, т.е. территории, более заросшие травянистой, древесной или кустарниковой растительностью. Поэтому выбираемый светлой морфой грунт, как правило, более теплый. Для светлоокрашенных гадюк его температура  $24,7 \pm 0,54^\circ\text{C}$ , для черных –  $20,7 \pm 0,92^\circ\text{C}$  с разницей в  $4,0^\circ\text{C}$  ( $P < 0,01$ ;  $t = 3,00$ ).

Термопреферендум у черных и светлоокрашенных гадюк так же различен. В целом, светлые гадюки более термофильны и их оптимальные температуры выше. Значения индексов термоадаптации у светлых ( $1,32 \pm 0,02$ ) и черных гадюк ( $1,47 \pm 0,07$ ) заметно отличаются ( $P < 0,05$ ;  $t = 1,26$ ). Большее значение  $It$  у черных гадюк, скорее всего, указывает на адаптивную роль темной окраски змеи, позволяющую ей быстрее нагреваться и удерживать высокую температуру на прохладном субстрате.

Связь температуры тела с температурой субстрата и у той, и у другой морфы сильная. У черных гадюк ( $n=42$ ) –  $0,87 \pm 0,04$  ( $t = 11,22$ ;  $P < 0,001$ ), у светлых ( $n=160$ ) –  $0,74 \pm 0,04$  ( $t = 13,99$ ;  $P < 0,001$ ). Связь с температурой воздуха у обеих морф средняя - соответственно,  $0,67 \pm 0,04$  ( $t = 12,99$ ;  $P < 0,001$ ) и  $0,54 \pm 0,08$  ( $t = 9,12$ ;  $P < 0,001$ ).

В отношении эффективности влияния внешних температур на температуру тела и у той, и у другой морфы, проявляется уже известная тенденция: температура субстрата влияет сильнее, чем температура приземного воз-

духа. Для светлых гадюк – это 49,77% ( $P < 0,001$ ;  $t = 18,62$ ) и 23,49% ( $P < 0,01$ ;  $t = 3,99$ ), для черных – 74,61% ( $P < 0,001$ ;  $t = 18,63$ ) и 33,78% ( $P < 0,01$ ;  $t = 3,13$ ). Большая эффективность влияния внешних температур на температуру тела черных, чем светлых змей, видимо, также объясняется большей функциональностью черного цвета как способа термоадаптации, чем светлой окраски.

**Температурные условия обитания и температура тела обыкновенных гадюк в одной хорошо ограниченной микропопуляции.** В течение восьми лет проводятся исследования температуры у гадюк одной микропопуляции в юго-восточной части Пермского края. Змеи обитают на остепненном южном склоне коренного берега реки с выходом на поверхность гипса и многочисленными карстовыми трещинами, используемыми змеями для зимовки. Общая площадь склона составляет приблизительно 28 га, где по данным ежегодных весенних учетов обитает 120-140 змей. За эти годы температура тела измерена у 69 особей, из которых 40 самцов, 20 самок и 9 неполовозрелых. Только 4 особи были черного цвета.

Среднеарифметическое значение температуры тела этих змей за все годы регистрации –  $27,2 \pm 0,71^\circ\text{C}$ , т.е. практически то же самое, что и в общей выборке из других мест Камского Предуралья. Наиболее высокая температура тела у змей в этой популяции, как и в целом по выборке – в июле и августе ( $31,5 \pm 1,32^\circ\text{C}$ ), минимальная – в сентябре – начале октября ( $26,5 \pm 1,47^\circ\text{C}$ ) ( $P < 0,01$ ;  $t = 3,27$ ). Выбираемый самцами субстрат теплее на  $3,0^\circ\text{C}$  ( $P < 0,05$ ;  $t = 2,05$ ), выбираемого самками, особенно в июле и августе – соответственно,  $25,2 \pm 1,33^\circ\text{C}$  и  $22,2 \pm 1,70^\circ\text{C}$ . Различия в температуре приземного воздуха незначительно.

Массовый выход гадюк из зимовальных убежищ в начале апреля происходит при температуре поверхности грунта  $15,0-18,0^\circ\text{C}$ . В это время температура в убежищах (по данным 10 измерений) на глубине 1 м удерживалась на уровне  $5,0-7,0^\circ\text{C}$  днем и  $4,0-6,0^\circ\text{C}$  ночью. Спаривание происходит через 7-10 дней после появления на поверхности при

температуре субстрата 25,0-30,0°C. Температура тела двух спаривающихся особей оказалась абсолютно одинаковой - 28,4°C. В апреле змеи находятся на поверхности приблизительно 6 часов (11:30-18:30), в мае это время увеличивается примерно до 8 часов (10:00-18:00), в июне-августе – до 12 часов (8:00-20:00). В сентябре происходит уменьшение времени суточной активности снова до 8 часов (10:00-18:00).

Более подробно изучена температура и связанное с ней поведение гадюк в июне. Утренний выход змей в ясную погоду, как правило, происходит с начала прямого освещения склона солнечными лучами в 7:45-8:15. В это время наблюдается быстрый, в течение примерно 20-30 мин., рост температуры грунта с 12,0-14,0°C до 22,0-24,0°C. Температура спины первой появившейся из норы светлой гадюки была 13,6°C и за время ее обогрева в 0,5 м от входа в течение 30 мин. поднялась до 29,5°C. Вторая змея, нора которой находилась в 70 м от первой, подняла температуру спины с 12,3°C до 29,3°C за 45 мин. Таким образом, скорость роста температуры спины первой змеи составила 0,53 °C/мин., второй – 0,38 °C/мин. Скорость роста температуры грунта около первой змеи оказалась 0,37 °C/мин., а около второй – 0,20 °C/мин. Обе змеи нагревались значительно быстрее, чем окружающий их субстрат. Во время нагрева змеи лежали вытянувшись и сильно распластавшись, из-за чего выглядели значительно шире, чем были на самом деле. После подъема температуры до указанного уровня первая гадюка покинула территорию около норы, а вторая – беременная самка - продолжала лежать, причем температура ее спины снизилась до 28,7°C. В течение дня первая гадюка пять раз заползала в нору, оставаясь там самое большее на 40 мин. При этом температура ее спины с 32,3°C до ухода в нору снизилась до 24,5°C, после того как она выползла из норы. Ее вечерний уход в нору отмечен в 20:50. Вторая гадюка весь день не покидала территорию около норы, периодически заползая в тень можжевельника, под которым была нора. Максимальная температура ее спины составила 33,1°C при 35,5°C

субстрата и 29,6°C приземного воздуха. После примерно 20-30-минутного нахождения в тени она снижалась до 28,5-30,0°C. Эта змея уползла в нору около 19:00.

Таким образом, в течение дня гадюки успешно удерживают температуру тела в пределах термопреферендума, иногда допуская на короткое время перегрев до 36,0-37,0°C. Угроза дальнейшего перегрева снимается терморегуляционным поведением – уходом в тень или в нору.

**Влияние солнечной радиации (общая выборка из Камского Предуралья).** Солнечная радиация имеет, по сути, решающее значение в жизни рептилий, определяя ту или иную внешнюю температуру, а значит и температуру тела. Как и всюду, в местах обитания обыкновенной гадюки ультрафиолетовое излучение, видимый свет, падающее и возвращенное субстратом тепло действуют с разной мощностью. Наибольшее среднеарифметическое значение удельной мощности у видимого света – 209,3±21,09 Вт/м<sup>2</sup>. Его вклад в суммарную солнечную радиацию составляет 76,3%. Наименьшая - у ультрафиолетового излучения – 4,44±0,33 Вт/м<sup>2</sup> (1,6%). Мощность падающего теплового потока несколько превосходит мощность возвращенного субстратом: 37,9±3,33 Вт/м<sup>2</sup> (13,8%) по сравнению с 22,8±1,89 Вт/м<sup>2</sup> (8,3%).

Сила связи указанных компонентов солнечной радиации с температурой тела обыкновенной гадюки также различна. Связь падающего и возвращенного тепла практически одинакова (соответственно, 0,68±0,09 и 0,67±0,09) и может оцениваться как средняя.

Наиболее эффективно влияет на температуру тела гадюки падающее тепло: 43,84% ( $t = 4,90$ ;  $P < 0,01$ ). Тепло, возвращенное грунтом, воздействует менее эффективно: 10,17% ( $t = 3,65$ ;  $P < 0,01$ ). Может быть преимуществом именно воздействующего сверху теплового потока так же объяснимо появление черной окраски именно верхней, а не нижней части тела гадюк.

**Обыкновенная гадюка черной морфы из Среднего Поволжья (гадюка Никольского) (n=47).** Среднеарифметическое значение температур субстрата, приземного воздуха и тела,

соответственно, равны  $22,1 \pm 0,60^{\circ}\text{C}$ ;  $19,8 \pm 0,67^{\circ}\text{C}$  и  $28,4 \pm 0,55^{\circ}\text{C}$ . По этим значениям гадюка Никольского сравнительно мало отличается от светлой морфы из Предуралья. От черной прикамской морфы достоверное отличие выявлено по температуре тела. Она выше у гадюки Никольского на  $2,6^{\circ}\text{C}$  ( $P < 0,01$ ;  $t = 2,93$ ).

Сила связи температуры тела с температурой субстрата высокая:  $\eta = 0,90 \pm 0,04$  ( $P < 0,001$ ;  $t = 9,00$ ). С температурой приземного воздуха так же значительна:  $\eta = 0,82 \pm 0,07$  ( $P < 0,001$ ;  $t = 7,93$ ). Сила влияния температуры субстрата большая:  $\eta^2 = 81,0\%$  ( $P < 0,05$ ;  $t = 2,35$ ). Сила влияния приземного воздуха значительно меньше:  $\eta^2 = 42,6\%$  ( $P < 0,05$ ;  $t = 2,02$ ).

Оптимальные температуры тела, избира-

емого субстрата и приземного воздуха у гадюки Никольского ближе к таковым у светлой морфы из Предуралья, чем у черной морфы оттуда же. Это же можно сказать и в отношении используемых ей компонентов солнечной радиации (таблица).

Напрашивается вывод о заметном экологическом отличии светлой морфы обыкновенной гадюки от черной. Светлая морфа более ксерофильна и теплолюбива. Температура ее тела выше. Гадюка Никольского занимает как бы промежуточное положение между ними, как по температуре тела, так и по температуре наружных покровов. Но есть и заметные отличия. Она использует станции, характеризующиеся большей мощностью видимого света, с большими показателями, как поступающего, так и возвращенного тепла.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль, 1971.
2. Божанский А.Т. Использование климаграмм в герпетологических исследованиях на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985.
3. Божанский А.Т., Орлова В.Ф. Температурные характеристики группировки обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) на местах зимовки в весенний период // Вопросы герпетологии. Пушино; М.: МГУ, 2001.
4. Волынчик С.И. Биология и экология *Vipera berus* и *Natrix natrix* Южного Зауралья // Вопросы герпетологии. Пушино; М.: МГУ, 2001.
5. Волынчик С.И. Экология змей (Serpentes) Южного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сургут, 2002.
6. Ганицук С.В. Особенности температуры тела змей в зависимости от внешних факторов // Экология: проблемы и пути решения: Тез. докл. V Межвуз. конф. Пермь, 1997.
7. Ганицук С.В., Литвинов Н.А. О двух видах амфибий и двух видах рептилий в Камском Предуралье // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1999.
8. Долинин В.А. Некоторые особенности адаптации рептилий к условиям пустыни // Физиологические механизмы адаптации животных в условиях засушливых и аридных зон. Новосибирск: Наука, 1970.
9. Дробенков С.М. Экология и социальная организация популяции гадюки обыкновенной (*Vipera berus*) в зимний период // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. Тольятти, 2001.
10. Исабекова С.Б. Термобиология рептилий. Алма-Ата: Гылым, 1990.
11. Коросов А.В. Развитие системного подхода к изучению островных популяций животных (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2000.
12. Коросов А.В. Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 9. Тольятти, 2006.
13. Куранова В.Н., Колбинцев В.Г. Биология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Томской области // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981.
14. Куранова В.Н., Зинченко В.К. Распространение, численность и размножение обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) юго-востока Западной Сибири // Биопродуктивность и биоценоотические связи наземных

- позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск, 1989.
15. Кучин А.П. К экологии и распространению рептилий на Алтае // Материалы IV науч. конф. зоологов пед. ин-тов. Горький, 1970.
  16. Литвинов Н.А. Термобиологические исследования // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самар. НЦ РАН, 2004.
  17. Литвинов Н.А. Температурные условия обитания степной гадюки *Vipera renardi* в весеннее время в песках Волго-Ахтубинской дельты // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. Тольятти, 2005.
  18. Литвинов Н.А., Ганищук С.В. Обыкновенный уж и обыкновенная гадюка на юго-востоке Пермской области // Проблемы региональной Красной книги: Межведомств. сб. науч. тр., ПГУ. Пермь, 1997.
  19. Литвинов Н.А., Ганищук С.В. О четырех видах рептилий в Камском Предуралье // Изучение и охрана биологического разнообразия природных ландшафтов русской равнины: Материалы Междунар. науч. конф. Пенза, 1999.
  20. Литвинов Н.А., Ганищук С.В. Термобиология змей Волжско-Камского края // Змеи Восточной Европы: Материалы междунар. конф. Тольятти, 2003.
  21. Песков А.Н. Гадюки (Serpentes, Viperidae, *Vipera*) Волжского бассейна: фауна, экология, охрана и прикладное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2003.
  22. Пестов М.В., Маннапова Е.И. Тепловой шок как причина гибели обыкновенных гадюк в естественных условиях // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 3. Тольятти, 1999.
  23. Рузанова И.Е., Табачишин В.П. Особенности термобиологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья // Современная герпетология. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000.
  24. Чан Кьен. Систематика и экология обыкновенной гадюки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1967.
  25. Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1980.
  26. Biella H.-J., Völk W. Beobachtungen zur saisonalen und diurnalen Aktivität der Kreuzotter (*Vipera b.berus* [L.]) (Reptilia, Serpentes, Viperidae) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1987. V. 43, № 1.
  27. Litvinov N.A., Ganshchuk S.V. Environment and body temperatures of Volga-Uralean reptiles // Programme & Abstracts: 12<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of Soc. Herpetol. Europaea. Saint-Petersburg, 2003.
  28. Madsen T. Stille B. The effect of size dependent mortality on colour morphs in male adders, *Vipera berus* // Oikos. 1988. V. 52, № 1.
  29. Ralph C.L. Pineal bodies and thermoregulation // The Pineal gland. N.Y., 1984.
  30. Saint G.H., Naulleau G., Celerier M.-L. Le métabolisme aérobie de *Vipera berus* (Reptilia: Viperidae) acclimates a des comparaisons des deux espèces // Amphibia-Reptilia. 1985. V. 6, № 1.
  31. Weinmann K., Beck C., Madl R. et al. Zur Ökologie und Raum-Zeit-Einbindung einer Kreuzotterpopulation (*Vipera berus*) im hessischen Spessart // Mertensiella. 2004. № 15.

## THERMOBIOLOGY OF THE COMMON VIPER (*VIPERA BERUS*, REPTILIA, SERPENTES) IN THE VOLGA BASIN

© 2007 N.A. Litvinov, S.V. Ganshchuk  
Perm State Pedagogical University, Perm

The research in herpetology at the chair of zoology of the Perm State Pedagogical University was begun in 1996. The main interests lie within the sphere of studying reptile thermoadaptation, the electrical activity of heart in varying temperature conditions, morphology and blood biochemistry. A considerable amount of data about the thermobiology of the common viper in the Volga basin was gathered. According to the main temperature axes, several differences between the light and black morphs were discovered.