

УДК 591.543.1 : 574.24

КЛИНАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАМЕТРОВ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ *VIPERA BERUS* (LINNAEUS, 1758)

© 2025 А.В. Коросов¹, А.Г. Бакиев², Р.А. Горелов³, Н.Д. Ганюшина¹, Т.П. Кухарчук¹, А.А. Кленина²

¹Петрозаводский государственный университет, Республика Карелия, г. Петрозаводск, Россия

²Самарский федеральный исследовательский центр РАН,

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, Россия

³Жигулевский государственный природный биосферный заповедник им. И.И. Спрыгина,
Самарская область, с. Бахилова Поляна, Россия

Статья поступила в редакцию 14.10.2025

Представлены данные о терморегуляторных реакциях *Vipera berus* из северной Карелии (мыс Картеш – северная граница ареала), южной Карелии (остров Кижы) и г. Самара (южная граница ареала). В серии длительных экспериментов (от 15 до 30 дней) при вольерном содержании для 25 особей определен термофизиологический параметр (максимальная добровольная температура), который характеризует основную терморегуляторную реакцию – избегание перегрева. Получены данные по температуре тела 7 змей (40315 записей) с севера Карелии, 9 змей (13040 записей) с юга Карелии («Кижы»), 5 змей (14400 записей) из Самары. Средние значения максимальной добровольной температуры для групп особей, отловленных в северной Карелии, составили 33,6 °С, в южной Карелии – 34,59 °С, в г. Самара – 35,05 °С. Все отличия статистически значимы. Таким образом, обнаружена широтная клинальная изменчивость максимальной добровольной температуры – ключевого параметра терморегуляции. Обсуждается тема физиологической адаптации вида к экстремальным температурным условиям.

Ключевые слова: обыкновенная гадюка, параметры терморегуляции, широтная клинальная изменчивость.

DOI: 10.37313/1990-5378-2025-27-4(2)-256-263

EDN: YDINCL

Работа выполнена по теме Государственного задания ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН № 1023062000002-6-1.6.20; 1.6.19 «Наземные позвоночные Среднего Поволжья и сопредельных территорий и их паразитические черви: экологические, фаунистические, биологические аспекты организации и функционирования сообществ на фоне природных и антропогенных изменений».

ВВЕДЕНИЕ

Настоящее исследование посвящено физиолого-экологическим аспектам терморегуляции обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758). В рамках работы предпринята попытка выявления критериев температурной жизнедеятельности данного вида в различных географических зонах ареала, где наблюдаются специфические температурные условия.

В европейской части России северная граница распространения обыкновенной гадюки заходит за полярный круг и достигает широты 68°; численность вида здесь низка. Южнее вид становится более многочисленным и распространен вплоть до 45° с. ш. [1]. Условия обитания на разных широтах отличаются по уровню обеспеченности теплом: сумма активных температур в северной части ареала (600 °) на 2000 ° меньше по сравнению с южной (2600 °) [2, 3]. Зависимость обыкновенной гадюки от тепловой обстановки известна; обитание вида в столь различных климатических условиях на границах ареала позволяет предполагать наличие специфических адаптаций. Ранее, проверяя гипотезу В.А. Черлина [4] о стабильности ключевых видовых параметров терморегуляции, мы уже пытались найти терморегуляторные особенности у змей, живущих в Карелии и Пермском крае, но не обнару-

Коросов Андрей Викторович, доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры зоологии и экологии.

E-mail: korosov@mail.ru

Бакиев Андрей Геннадьевич, кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории зоологии и паразитологии. E-mail: herpetology@list.ru

Горелов Роман Андреевич, кандидат биологических наук, директор. E-mail: gorelov.roman@mail.ru

Ганюшина Наталья Дмитриевна, кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры зоологии и экологии. E-mail: ekoni@mail.ru

Кухарчук Тимофей Павлович, магистрант. E-mail: qwc75@mail.ru

Кленина Анастасия Александровна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории зоологии и паразитологии. E-mail: colubrida@yandex.ru

жили значимых различий [5]. Это побудило нас расширить поиск и включить в анализ животных, живущих на северной и южной границах видового ареала, разнесенных на 13 ° (около 2000 км).

Цель данного сообщения состоит в поиске отличия параметров терморегуляции особей обыкновенной гадюки из разных частей ареала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводили в теплый период 2017–2022 гг. Гадюк отловили: у полярного круга, в Лоухском районе Республики Карелия, на мысе Картеш (N66,349 °, E33,628 °); в южной части Карелии, в ее Медвежьегорском районе, на о. Кизи (N62,082 °, E35,213 °), в г. Самара, на южной границе ареала (53,377 °, 50,242 °), а также [5] в 2014 г. в Кунгурском районе Пермского края, в окрестностях деревни Киселёво (N57,123 °, E57,354 °) (рис. 1).

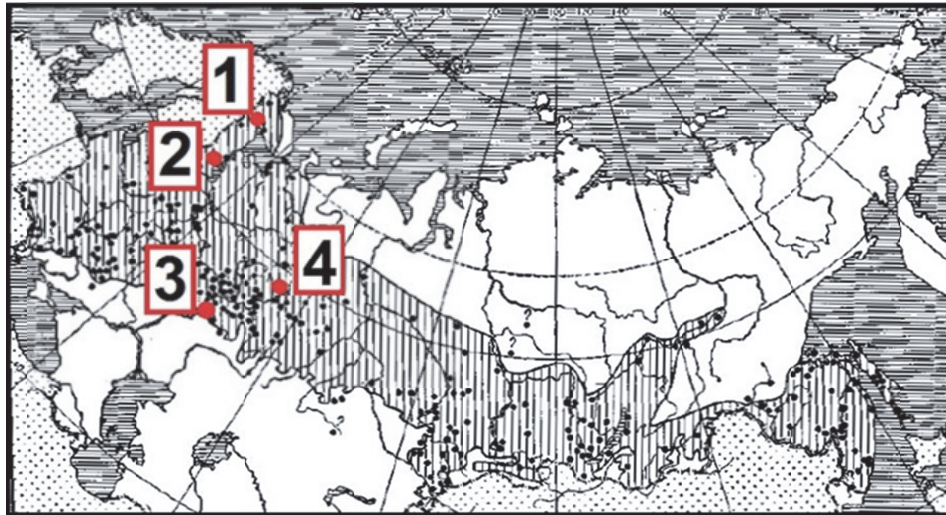


Рис. 1. Места отлова змей на карте ареала обыкновенной гадюки [6]:
1 – мыс Картеш, 2 – остров Кизи, 3 – город Самара, 4 – Пермский край

Для змей строили однотипные вольеры размером 8 × 8 м, с укрытиями (размером 1,5 × 1,5 × 1,0 м), сложенными из булыжников; в вольеру запускали травяных лягушек, часть змей питалась. Гадюки, отловленные на о. Кизи и м. Картеш, содержались в вольере на территории биологического стационара Института биологии КарНЦ РАН «Гомсельга» (62,068 ° с. ш., 33,958 ° в. д.) (Республика Карелия). Для гадюк, отловленных в Самаре, вольера была построена в с. Бахилова Поляна, у границы села с Жигулёвским заповедником (53,433 ° с. ш., 49,667 ° в. д.) (Самарская область).

Получены данные по температуре тела 7 особей обыкновенной гадюки (40315 записей), отловленных на севере ареала («Картеш»), 9 особей (13040 записей) с юга Карелии («Кизи»), 2 особи из Пермского края (3000 записей) («Пермь») и 5 особей (14400 записей) с южной границы ареала («Самара»).

Методы исследований подробно описаны ранее [7]. Поминутную температуру тела регистрировали с помощью логгеров ДТНЗ-28 и ds1921, вживленных под кожу спины примерно посередине туловища (операция проводилась в течение 1–2 минут на животных, охлажденных до 4–5 °С). Поведение меченых змей регистрировали на видео.

Для характеристики терморегуляторных способностей особей использовали три параметра [8]. Максимальная добровольная температура (T_{mg}) – при достижении такой температуры тела змея, избегая перегрева, переползает в более прохладное место. Для определения этого параметра использованы расшифровки видеозаписей. Если момент начала движения змеи совпадал с началом остывания после предшествующего нагревания в течение 10–12 минут, данное значение температуры брали в качестве оценки искомого параметра. Число оценок T_{mg} для данного региона равно числу исследованных змей. Средняя температура активности (T_{act}) рассчитывается как средняя температура тела змеи при условии, что температура среды выше 23 °С, т. е. змеи с такой температурой явно осуществляют терморегуляторное поведение. Максимальная типичная температура (T_{mt}) – это статистически обеспеченная максимальная температура тела. Различие между средними показателями для групп змей из разных частей ареала оценивали с помощью бутстреп-анализа. Отыскивали квантили для распределения разности между средними случайных выборок (серии по 1000 выборок) и определяли положение реальных выборочных средних относительно этих границ [9]. Линейный регрессионный анализ выполнен по значениям параметров для всех змей. Подготовка базы данных и все расчеты выполнены в среде R [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Значения максимальной добровольной температуры, полученные в трех пунктах ареала обыкновенной гадюки, характерны для гадюк [11], достаточно велики и укладываются в пределы 32,5–36,5 °C (рис. 2). Бутстреп-анализ показал, что между значениями параметров для разных пунктов ареала имеются значимые различия. Самое высокое среднее значение параметра максимальная добровольная температура зафиксирована у гадюк, отловленных в южной части ареала $Tmg = 35,05$ °C, самое низкое получено для гадюк с северной границы $Tmg = 33,6$ °C, кижские гадюки имеют промежуточные значения $Tmg = 34,59$ °C. Отчетливо прослеживается «клинальная изменчивость», тренд снижения максимальной добровольной температуры обыкновенной гадюки с юга – на север.

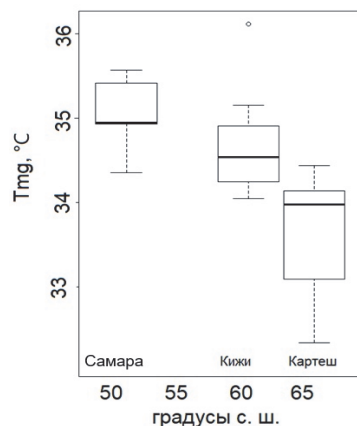


Рис. 2. Изменчивость оценок максимальной добровольной температуры (Tmg) для обыкновенной гадюки в разных пунктах ареала

Значимые отличия между значениями из самого северного и самого южного пунктов имеют также средняя температура активности (рис. 3) и максимальная типичная температура (рис. 4).

В массив расчетных параметров терморегуляции мы добавили ранее определенные оценки для змей из Пермского края ($N58,01^\circ$) [5] и выполнили регрессионный анализ (табл. 1). Расчеты выявили значимые тренды для максимальной типичной (Tmg) и средней температурой активности ($Tact$); однако для максимальной типичной температуры (Tmt) общий тренд оказался незначимым.

Таблица 1. Регрессионный анализ зависимости параметров терморегуляции T от широты местности N ($T \sim a \cdot N$)

T	a	b	p
Tmg	174,5	-3,3	0,009
$Tact$	102,9	-1,1	0,11
Tmt	154,8	-2,8	0,03

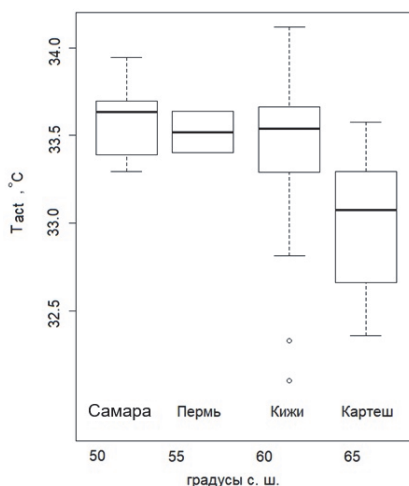


Рис. 3. Изменчивость оценок температуры активности ($Tact$) для обыкновенной гадюки в разных пунктах ареала

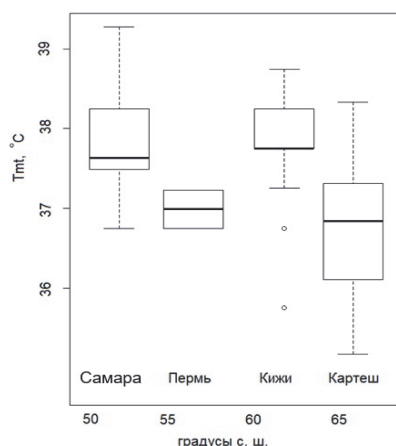


Рис. 4. Изменчивость оценок максимальной типичной температуры (T_{mt}) для обыкновенной гадюки в разных пунктах ареала

ОБСУЖДЕНИЕ

Как известно, регуляция температуры тела рептилий происходит, по большей части, с помощью поведенческих реакций. По нашим наблюдениям, гадюки, живущие в разных местах, ведут себя примерно одинаково – они теплолюбивы, греются в лучах солнца и избегают перегрева. По какой же причине животные из разных областей имеют разные критические температуры? Здесь лишнее раз важно подчеркнуть, что нами обнаружены не отличия в значениях температуры тела животных, но отличие реакций животных на одни и те же температуры, т. е. отличия физиологических констант терморегуляции гадюки.

По нашему мнению, ответ на этот вопрос следует искать в климатических особенностях регионов. В теплое время года змеи на севере имеют меньше возможности получать солнечное тепло, чем на юге, однако этот вопрос оказался сложным. С одной стороны, в мае и августе уровень радиации на севере ниже, чем в более южных районах. С другой стороны, продолжительность летнего дня на севере больше, чем на юге и поэтому в местах обитания изученной нами северной популяции сумма поступающей солнечной радиации в июне и июле выше, чем в более южных районах вплоть до $N52^\circ$ (табл. 2). Однако, летняя погода на севере существенно хуже, чем на юге, и плотная облачность в пасмурные дни почти половину летних месяцев не дает солнцу пробиться к поверхности земли (рис. 5).

Таблица 2. Месячные суммы суммарной солнечной радиации, $\text{кВт} \cdot \text{ч}/\text{м}^2$ [12]

Широта, °	май	июнь	июль	август
66.7	498	634	598	371
61.8	508	574	540	377
58	553	599	574	431
51.6	653	691	666	561

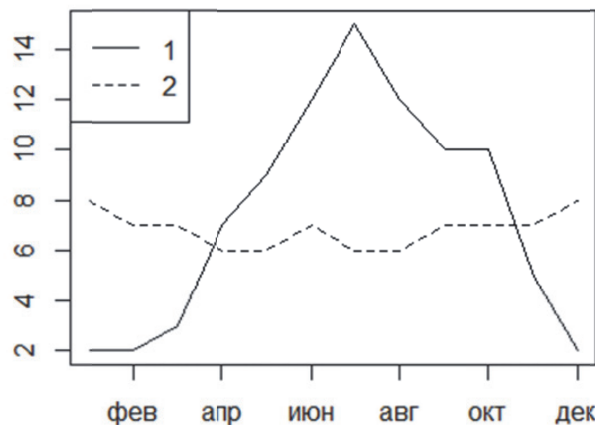


Рис. 5. Число дней с осадками в Апатитах (1) [13] и Самаре (2) [14]

В результате реальная инсоляция поверхности земли на севере ниже, чем на юге, распределение оценок солнечной радиации и средний ее уровень для северных территорий смещены влево относительно южных показателей (рис. 6).

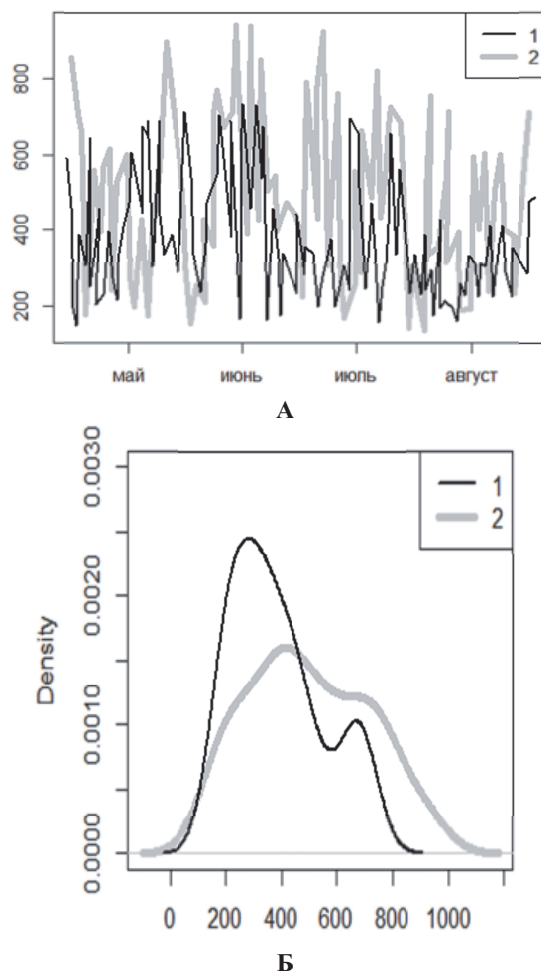


Рис. 6. Реальные значения посуточной солнечной радиации на горизонтальной поверхности (Вт/кв.м) для г. Апатиты (1, N67,6 °) и г. Самара (2, N58,2 °) летом 2022 г. [12]:
А – суточная динамика, Б – полигон частот

Таким образом, тепловые условия сравниваемых территорий существенно отличаются; у северных обитателей гораздо меньше возможности достигать и поддерживать высокую температуру тела продолжительное время в течение дня.

На наш взгляд, пониженные значения параметра максимальная добровольная температура у северных гадюк является адаптацией к низкому уровню инсоляции. Параметры терморегуляции, видимо, связаны с физиологическими особенностями функционирования организма пойкилотермных животных в условиях пониженной температуры [4]. Для этих животных важное значение имеет адаптация ферментных систем, обеспечивающих протекание жизненных процессов в условиях экстремальных температур [15]. Единообразие реакций особей обыкновенной гадюки из разных регионов указывает на наследственную природу этого феномена. Косвенную оценку оптимума для работы ферментов выполняют также с помощью регистрации предпочитаемых температур. В литературе есть сведения о наследственных отличиях показателей терморегуляции, в частности, преферендумы разных популяций или рас одного вида различаются [16]. Этот феномен выявлен и для островных популяций, что объясняется накоплением мутаций, т. е. величина предпочитаемой температуры наследуется [17].

Феномен поддержания физиологических характеристик обнаружен у игуаны – западной оградной ящерицы *Sceloporus occidentalis* Baird and Girard, 1852. В природных условиях животные в светлое время суток выбирают температуру выше, чем в темное. В лабораторных условиях при сохранении полной темноты циркадный ритм сохраняется [18]. Наследование особенностей метаболизма подтверждается данными по темпу развития и скорости потребления кислорода головастиков остро-мордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842 [19]. Головастиков, взятых из двух популяций (Московская и Брянская область), выращивали в одинаковых условиях. Обнаружено, что особи из более северной

популяции развиваются достоверно быстрее. Очевидно, что у особей с севера температурный оптимум работы ферментов, обеспечивающих метаболизм, смещен в сторону более низких температур. На наш взгляд, аналогичная ситуация наблюдается и у нашего вида. В более холодных условиях севера оптимальные температуры для работы ферментов ниже, чем на юге, и максимальная добровольная температура играет роль наследственно заданного механизма достижения необходимого пониженного уровня температуры тела.

Помимо изменения механизмов, осуществляемых через отбор, перестройка работы ферментативных систем организма посредством температурной компенсации, индивидуальной физиологической адаптации. В экспериментах наблюдается изменение уровня обменных процессов после достаточно продолжительного периода акклимации при разных температурных условиях [20]. Биохимические адаптации ферментных систем известны для некоторых рыб, например, инкубация при определенных температурах приводит к тому или иному уровню активности пищеварительных ферментов комплекса нейтральной протеиназы слизистой оболочки кишечника. У южных видов рыб, развивающихся в теплых водах эти ферменты активируются при 20 °C, а у большинства дальневосточных рыб – при 10 °C [21]. Косвенной оценкой оптимальных температур для активации ферментной системы могут быть и критические температуры. Сдвиг критических максимальных температур после акклимации был обнаружен у игуановых ящериц [22]. В лабораторных условиях ящериц содержали при трех уровнях температуры, в результате чего внутри вида было зафиксировано несколько критических максимальных температур, – чем выше температура акклимации, тем выше был критический максимум.

Существенным моментом для проявления указанных процессов является продолжительное (10–14 дней) пребывание животных в постоянных температурных условиях, что и является главной причиной изменения интенсивности экспрессии генов, кодирующих те или иные ферменты [23].

Однако в наших опытах полувольного содержания ни о каком постоянстве температур речи не идет. Типичным является изменение температуры тела гадюк от 5–10 °C ночью до 34–38 °C днем; даже в пасмурные (не дождливые) дни змеи поднимают температуру тела на 15–20 °C [24]. Возможно, физиологическая адаптация может развиваться и в условиях изменчивой суточной температуры тела, когда снижается общий уровень варьирования температуры; однако, публикаций об этом феномене найти не удалось. Рабочая версия обнаруженного явления состоит в том, что отбор в северных популяциях обыкновенной гадюки, направленный на усиление активности ферментативной системы в условиях пониженной температуры среды, привел и к изменению параметров терморегуляции, к снижению максимальной добровольной температуры.

ВЫВОДЫ

Параметры терморегуляции особей обыкновенной гадюки из разных точек ареала значимо отличаются, обнаружено явление «клинальной изменчивости» терморегуляторных параметров.

Особи обыкновенной гадюки с южной границы ареала терпят на 3 °C более высокую температуру тела, чем особи с северной границы.

Снижение верхней терморегуляторной границы мы рассматриваем как адаптацию, которая обслуживает оптимальный уровень метаболических процессов, протекающих на севере при более низких температурах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по теме Государственного задания ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН № 1023062000002-6-1.6.20; 1.6.19 «Наземные позвоночные Среднего Поволжья и сопредельных территорий и их паразитические черви: экологические, фаунистические, биологические аспекты организации и функционирования сообществ на фоне природных и антропогенных изменений».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России / Н.Б. Ананьева, Л.Я. Боркин, И.С. Даревский [и др.]. М.: ABF, 1998. 576 с.
2. Физико-географический атлас мира. М.: Издание АН СССР и Главного Управления геодезии и картографии ГТК СССР, 1964. 298 с.
3. Агроклиматическое районирование // Национальный Атлас России. Том 2. 2021. URL: <https://nationalatlas.ru/tom2/184.html>.
4. Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общая концепция. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «Блиц», 2012. 362 с.

5. Коросов А.В., Литвинов Н.А., Ганюшина Н.Д., Четанов Н.А. Параметры терморегуляции обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в разных частях ареала // Принципы экологии. 2021. № 3. С. 54-63. DOI: 0.15393/j1.art.2021.12122.
6. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А.Г. Банников, И.С. Даревский, В.Г. Ищенко [и др.]. М.: Просвещение, 1977. 414 с.
7. Коросов А.В., Ганюшина Н.Д. Методы оценки параметров терморегуляции рептилий (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.) // Принципы экологии. 2020. № 4. С. 88-103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322
8. Коросов А.В., Черлин В.А., Ганюшина Н.Д. Тезаурус по терморегуляции рептилий // Успехи современной биологии. 2024. Т. 144. № 6. С. 688-704. URL: <https://journals.rcsi.science/0042-1324/article/view/282005>
9. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
10. R: The R Project for Statistical Computing. 2023. URL: <https://www.r-project.org/>
11. Ганюшина Н.Д., Коросов А.В., Литвинов Н.А., Четанов Н.А. Сравнение параметров терморегуляции обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки // Принципы экологии. 2022. № 4. С. 34-43. DOI: 10.15393/j1.art.2022.13162.
12. Солнечная инсоляция в городах России и СНГ // Производственная компания «АНДИ Групп». 2025. URL: <https://andi-grupp.ru/informatsiya/stati/solnechnaya-insolyatsiya-v-gorodakh-rossii/>
13. Погода в Апатитах по месяцам // Портал "365 по Цельсию". 2025. URL: https://pogoda.365c.ru/russia/apatity/по_месяцам.
14. Климат Самара (Российская Федерация) // Climate Data. 2025. URL: <https://ru.climate-data.org/азия/российская-федерация/самарская-область/самара-460/>.
15. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа, 1971. 448 с.
16. Кауфман Б.З. Преферентное поведение экзотермных позвоночных. Петрозаводск, 1989. 148 с.
17. Herter K. Über Vorzugstemperaturen von Reptilien // Zeitschrift für vergleichende Physiologie. 1940. Band 28. S. 105-141.
18. Cowgell J., Uderwood H. Behavioral thermoregulation in lizards: A circadian rhythm // Journal of Experimental Zoology. 1979. Vol. 210. Issue 1. P. 189-194.
19. Ляпков С.М., Клеймёнов С.Ю. Межпопуляционные различия в темпе развития и потреблении кислорода головастиками остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842, Anura: Amphibia) // Онтогенез. 2021. Т. 52. № 2. С. 151-154.
20. Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 136 с.
21. Левченко О.Е., Неваленный А.Н., Коростелев С.Г. Влияние температуры инкубации на уровень активности некоторых пищеварительных ферментов лососевых видов рыб // Естественные науки. Журнал фундаментальных и прикладных исследований. Астрахань: Изд. дом «Астраханский университет», 2004. № 3(9). С. 8-12.
22. Kour E.L., Hutchison V.H. Critical Thermal Tolerances and Heating and Cooling Rates of Lizards from Diverse Habitats // Copeia. 1970. No. 2. P. 219-229).
23. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.
24. Ганюшина Н.Д., Коросов А.В. Изменчивость параметров терморегуляции обыкновенной гадюки // Труды Зоологического института РАН. 2021. Т. 325. № 1. С. 99-112. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.1.99>

CLINAL VARIABILITY OF THERMOREGULATION PARAMETERS IN THE COMMON VIPER *VIPERA BERUS* (LINNAEUS, 1758)

© 2025 A.V. Korosov¹, A.G. Bakiev², R.A. Gorelov³, N.D. Ganyushina¹,
T.P. Kukharchuk¹, A.A. Klenina²

¹Petrozavodsk State University, Republic of Karelia, Petrozavodsk

²Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of Volga River Basin RAS, Togliatti

³Zhigulyovsky State Nature Biosphere Reserve named after I.I. Sprygin, Samara Region, Bakhilova Polyana

Data on the thermoregulatory responses of *Vipera berus* from northern Karelia (Cape Kartesh – the northern boundary of its range), southern Karelia (Kizhi Island), and the city of Samara (the southern boundary of its range) are presented. In a series of long-term experiments (15 to 30 days) with 25 individuals housed in enclosures, a thermophysiological parameter (maximum voluntary temperature) was determined that characterizes the primary thermoregulatory response – avoidance of overheating. Body temperature data were obtained for seven snakes (40315 recordings) from northern Karelia, nine snakes (13040 recordings) from southern Karelia (Kizhi), and five snakes (14400 recordings) from Samara. The average maximum voluntary temperature for groups of individuals captured in northern Karelia was 33.6°C, in southern Karelia 34.59°C, and in Samara 35.05°C. All differences were statistically significant. Thus, latitudinal clinal variability in maximum voluntary temperature – a key parameter of thermoregulation – was detected. The topic of the species' physiological adaptation to extreme temperature conditions is discussed.

Keywords: common viper, thermoregulation parameters, latitudinal clinal variability.

DOI: 10.37313/1990-5378-2025-27-4(2)-256-263

EDN: YDINCL

REFERENCES

1. Zemnovodnyye i presmykayushchiyesya. Entsiklopediya prirody Rossii / N.B. Anan'yeva, L.Ya. Borkin, I.S. Darevskiy [et al.]. Moskva: ABF, 1998. 576 p.
2. Fiziko-geograficheskiy atlas mira. Moskva: Izdaniye AN SSSR i Glavnogo Upravleniya geodezii i kartografii GGK SSSR, 1964. 298 p.
3. Agroklimaticheskoye rayonirovaniye // Natsional'nyy Atlas Rossii. Tom 2. 2021. URL: <https://nationalatlas.ru/tom2/184.html>.
4. Cherlin V.A. Termobiologiya reptiliy. Obshchaya kontseptsiya. Sankt-Peterburg: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy tsentr «Blits», 2012. 362 p.
5. Korosov A.V., Litvinov N.A., Ganyushina N.D., Chetanov N.A. Parametry termoregulyatsii obyknovennoy gadyuki (*Vipera berus* L.) v raznykh chastyakh areala // Printsipy ekologii. 2021. No. 3. P. 54-63. DOI: 0.15393/j1.art.2021.12122.
6. Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR / A.G. Bannikov, I.S. Darevskiy, V.G. Ishchenko [et al.]. Moskva: Prosveshcheniye, 1977. 414 p.
7. Korosov A.V., Ganyushina N.D. Metody otsenki parametrov termoregulyatsii reptiliy (na primere obyknovennoy gadyuki, *Vipera berus* L.) // Printsipy ekologii. 2020. No. 4. P. 88-103. DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322
8. Korosov A.V., Cherlin V.A., Ganyushina N.D. Tezaurus po termoregulyatsii reptiliy // Uspekhi sovremennoy biologii. 2024. Vol. 144. No. 6. P. 688-704. URL: <https://journals.rcsi.science/0042-1324/article/view/282005>
9. Shitikov V.K., Rozenberg G.S. Randomizatsiya i butstrep: statisticheskiy analiz v biologii i ekologii s ispol'zovaniyem R. Togliatti: Kassandra, 2013. 314 p.
10. R: The R Project for Statistical Computing. 2023. URL: <https://www.r-project.org/>
11. Ganyushina N.D., Korosov A.V., Litvinov N.A., Chetanov N.A. Sravneniye parametrov termoregulyatsii obyknovennogo uzha i obyknovennoy gadyuki // Printsipy ekologii. 2022. No. 4. P. 34-43. DOI: 10.15393/j1.art.2022.13162
12. Solnechnaya insolyatsiya v gorodakh Rossii i SNG // Proizvodstvennaya kompaniya «ANDI Grupp». 2025. URL: <https://andi-grupp.ru/informatsiya/stati/solnechnaya-insolyatsiya-v-gorodakh-rossii/>
13. Pogoda v Apatitakh po mesyatsam // Portal «365 po Tsel'siyu». 2025. URL: https://pogoda.365c.ru/russia/apatity/po_mesyacam.
14. Klimat Samara (Rossiyskaya Federatsiya) // Climate Data. 2025. URL: <https://ru.climate-data.org/aziya/rossiiskaya-federatsiya/samarskaya-oblast'/samara-460/>
15. Slonim A.D. Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnykh. Moskva: Vysshaya shkola, 1971. 448 p.
16. Kaufman B.Z. Preferentnoye povedeniye ekzotermnykh pozvonochnykh. Petrozavodsk, 1989. 148 p.
17. Herter K. Über Vorzugstemperaturen von Reptilien // Zeitschrift für vergleichende Physiologie. 1940. Band 28. S. 105-141.
18. Cowgell J., Uderwood H. Behavioral thermoregulation in lizards: A circadian rhythm // Journal of Experimental Zoology. 1979. Vol. 210. Issue 1. P. 189-194.
19. Lyapkov S.M., Kleymonov S.Yu. Mezhpopolyatsionnyye razlichiya v tempe razvitiya i potreblenii kisloroda golovastikami ostromordoy lyagushki (*Rana arvalis* Nilsson, 1842, Anura: Amphibia) // Ontogenez. 2021. Vol. 52. No. 2. P. 151-154.
20. Khlebovich V.V. Akklimatsiya zhivotnykh organizmov. Leningrad: Nauka, 1981. 136 p.
21. Levchenko O.E., Nevalenny A.N., Korostelev S.G. Vliyaniye temperatury inkubatsii na uroven' aktivnosti nekotorykh pishchevaritel'nykh fermentov lososevykh vidov ryb // Yestestvennyye nauki. Zhurnal fundamental'nykh i prikladnykh issledovaniy. Astrakhan': Izdatel'skiy dom «Astrakhanskiy universitet», 2004. No. 3(9). P. 8-12.
22. Kour E.L., Hutchison V.H. Critical Thermal Tolerances and Heating and Cooling Rates of Lizards from Diverse Habitats // Copeia. 1970. No. 2. P. 219-229.
23. Khochachka P., Somero Dzh. Biokhimicheskaya adaptatsiya. Moskva: Mir, 1988. 568 p.
24. Ganyushina N.D., Korosov A.V. Izmenchivost' parametrov termoregulyatsii obyknovennoy gadyuki // Trudy Zoologicheskogo instituta RAN. 2021. Vol. 325. No. 1. P. 99-112. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.1.99>.

Andrey Korosov, Doctor of Biological Sciences, Professor, Professor in the Department of Zoology and Ecology.

E-mail: korosov@mail.ru

Andrey Bakiev, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Senior Researcher in the Laboratory of Zoology and Parasitology. E-mail: herpetology@list.ru

Roman Gorelov, Candidate of Biological Sciences, Director. E-mail: gorelov.roman@mail.ru

Natalia Gunyushina, Candidate of Biological Sciences, Senior Lecturer in the Department of Zoology and Ecology.

E-mail: ekoni@mail.ru

Timofey Kukharchuk, Master's Student. E-mail: qwc75@mail.ru

Anastasia Klenina, Candidate of Biological Sciences, Researcher in the Laboratory of Zoology and Parasitology.

E-mail: colubrida@yandex.ru