

К ОЦЕНКЕ МАКСИМАЛЬНОЙ ДОБРОВОЛЬНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Аннотация.

Актуальность и цели. Максимальная добровольная температура тела рептилий считается одним из важных показателей видовых термальных потребностей особей. Он оценивается по совокупности максимальных значений температуры тела животного в природе и имеет плохие статистические свойства, поскольку оценивает край распределения. Рекомендуется рассматривать максимальную добровольную температуру как физиологический параметр регуляции температуры тела, как пороговое значение, достижение которого включает поведенческий акт терморегуляции. Такой показатель будет обладать лучшими статистическими свойствами. Для оценки значений этого параметра терморегуляции предложено изменить технологию исследований: замеры температуры тела необходимо выполнять в момент смены характера поведения (при переходе в тень из зоны перегрева).

Материалы и методы. Наблюдения выполнялись в течение мая 2017 г. над двумя взрослыми самками обыкновенной гадюки, жившими в вольере (Карелия). Под кожу спины были вживлены микрологгеры, фиксирующие температуру тела каждые 2 мин. Все перемещения гадюки фиксировались на видео.

Результаты. Дешифрирование видео и показаний логгеров позволили выявить 29 и 25 случаев избегания перегрева. Анализ распределений показал левостороннюю асимметрию, вызванную внешними причинами, а также симметричный пик значений в правой части. Для обеих гадюк средние значения для этой области составили 33,8 °С, доверительный интервал – 33,1–34,5 °С.

Выводы. Максимальная добровольная температура как физиологический параметр терморегуляции имеет значения несколько ниже, чем собственно максимальные значения температуры тела, поскольку по пути в зону остывания гадюка часто еще немного нагревается (вынужденный перегрев).

Ключевые слова: терморегуляция рептилий, обыкновенная гадюка, максимальная добровольная температура тела.

А. В. Korosov, N. D. Ganyushina

ON ESTIMATING THE MAXIMUM VOLUNTARY TEMPERATURE OF THE COMMON ADDER

Abstract.

Background. The maximum voluntary body temperature of reptiles is considered one of the important indicators of species thermal needs of individuals. It is estimated by the totality of the maximum values of the body temperature of the animal in nature and has poor statistical properties, since it estimates the distribution edge. It is recommended to consider the maximum voluntary temperature as a physiologi-

cal parameter of the regulation of body temperature, as a threshold value, the achievement of which includes the behavioral act of thermoregulation. This indicator will have the best statistical properties. To estimate the values of this parameter of thermoregulation, it was proposed to change the research technology: body temperature measurements should be performed at the moment of changing the nature of the behavior (when moving to the shade from the overheating zone).

Materials and methods. During May 2017, observations were carried out on two adult females of the common viper, who lived in an open-air cage (Karelia). Microloggers were implanted under the skin of the back, fixing the body temperature every 2 minutes. All movements of the viper were recorded on video.

Results. Interpretation of video and logger readings 29 and 25 cases of avoiding overheating. An analysis of the distributions showed left-sided asymmetry caused by external causes, as well as a symmetric peak of values in the right-hand side. For both vipers, the mean values for this region were 33,8 °C, the confidence interval was 33,1–34,5 °C.

Conclusions. The maximum voluntary temperature, as a physiological parameter of thermoregulation, is slightly lower than the maximum body temperature itself, since the viper often heats up a little on its way to the cooling zone (forced overheating).

Keywords: reptilian thermoregulation, common viper, maximum voluntary body temperature.

Введение

Температура тела рептилий во многом зависит от объема доступной теплоты в окружающей среде. Обыкновенная гадюка летним днем для нагревания использует в основном энергию солнечного излучения. При этом температура ее тела не следует за температурой поверхности почвы или воздуха, но явно ограничена «сверху». Полевые замеры термометрами [1–3] или вживленными термодатчиками [4–6] обнаруживают максимальные температуры тела для этого вида в диапазоне от 34 до 37,5 °C.

Оценить точность этих показаний с разных теоретических позиций можно существенно по-разному. Например, можно подойти к этому с позиций статистической теории и рассматривать этот небольшой интервал как характеристику точности замера крайнего значения «диапазона оптимальных температур». Как известно из статистики, эмпирические оценки экстремальных значений для небольших выборок не точны. С этой позиции представленный диапазон (всего 3,5 °C) мал, и можно считать, что максимальная добровольная температура тела гадюки оценена довольно хорошо.

На наш взгляд, подходить к этому вопросу следует с позиций теории физиологической регуляции, поскольку факт контроля гадюкой (в данном случае) верхнего предела температуры своего тела не вызывает сомнений. Анализ этого вопроса [3, 7, 8] приводит к иной интерпретации подобных наблюдений. Теория терморегуляции говорит, что животное в состоянии контролировать не «диапазон оптимальных температур», но только границы этого диапазона (в контексте ее текущего состояния), в нашем случае – верхнюю границу, «максимальную добровольную температуру». Когда характеристика внутреннего состояния организма превышает некий «штатный» (предзаданный) уровень, включается тот или иной физиологический механизм регуляторной компенсации. Так, гадюка избегает перегрева, отыскивая более прох-

ладные условия. Поскольку штатный физиологический порог – это одно число, представленный выше диапазон в 3,5 °С представляется довольно грубой его оценкой, не выражающей сути показателя.

Цель нашей работы состоит в уточнении оценки максимальной добровольной температуры обыкновенной гадюки как с позиции применения теории регуляции, так и посредством применения иных методик наблюдения.

Материалы и методы

Наблюдения выполнялись в Карелии на стационаре Института биологии Карельского научного центра с 8 мая по 6 июня 2017 г. (подробнее – см. Ганюшина и др., настоящее издание). Была построена вольера для гадюк (площадка 10 × 10 м огорожена вертикальным полиэтиленовым забором высотой 1 м) с каменной грядой, типичным укрытием этих змей в Карелии. С помощью мини-логгеров наблюдали за температурой тела нескольких особей обыкновенной гадюки, которые были отловлены на о. Кижы 5 мая 2017 г. и выпущены в вольеру 8 мая 2017 г. Логгеры ДТНЗА-28 (размер 8 × 5 мм, масса 0,8 г, точность 0,1 °С, период измерений 2 мин) были вшиты в спинную область примерно посередине тела. Для помещения и удаления логгеров оперировали глубоко гипотермированных гадюк (2–4 °С) в течение примерно 30 с. Отхода змей не было. В течение месяца наблюдений змеи не питались, несмотря на предложенную пищу (травяные лягушки разных размеров). У половины змей раны от логгеров зажили, у половины остались влажными, но без видимого воспаления. В течение указанного периода велась видеосъемка перемещения змей. Дешифрованные записи видеочамер и логгеров были синхронизированы и занесены в общую базу данных. Логгеры показывали температуру спинной поверхности тела. В качестве характеристик поведения приняли две переменные – номер позы животного (вытянута – 1, полуспираль – 2, спираль – 3, клубок – 4) и номер варианта поведения (неподвижна – 0, выход из норы – 1, движение – 2, перемещение в затененную или прохладную область – 3, уход в нору – 4, изменение позы – 5).

Принципиальное значение в нашем исследовании имеет метод подбора данных для анализа. Этому методу посвящена наша отдельная статья [8], основанная на обзоре кибернетических принципов строения обратной связи применительно к терморегуляции [7]. Следуя теории физиологической регуляции, когда температура тела превысит некий (генетически) заданный температурный порог, животноеотреагирует какой-либо терморегуляторной реакцией, например, поведенческой. Так, при начале перегрева гадюка уходит в тень, это вызывает падение температуры, не раз описанное в литературе. Здесь важно подчеркнуть, что пороговая температура, включенная в память обратной связи, является физиологической константой (видимо, слабо зависящей от состояния особи). Именно ее оценка представляет интерес с точки зрения теории терморегуляции. Из схемы обратной связи следует наше методическое положение: для оценки физиологической константы терморегуляции следует брать показания, полученные в момент осуществления терморегуляторной реакции. Для регистрации максимальной добровольной температуры нужно подбирать только те значения температуры тела гадюки, когда она начала перегреваться, т.е. которые она имела в момент ухода с хорошо прогреваемого участка, на котором в течение некоторого времени перед этим

ее температура поднималась (рис. 1). На диаграмме отмечены моменты смены форм поведения, связанные (2) и не связанные (3) с терморегуляцией, и значения, отбираемые для анализа (1).

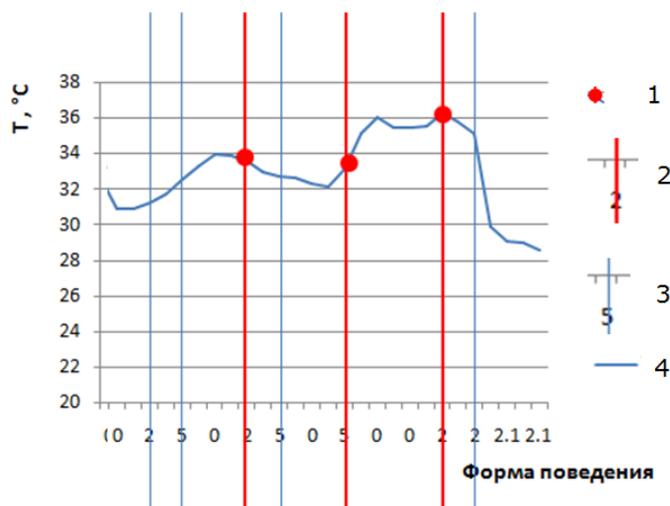


Рис. 1. Отбор значений температуры тела в момент перегрева:
 1 – отбираемое значение; 2 – определение момента ухода при перегреве;
 3 – определение моментов перемещения или смены позы без перегрева;
 4 – график температуры тела гадюки

Результаты и обсуждение

Просмотры сотен моментов смены форм поведения на видео и траекторий динамики температуры тела одной гадюки № 4 позволили выявить только 29 случаев явного избегания перегрева путем переползания в зоны остывания, у гадюки № 2 – 25 замеров. Причины изменения температуры или поведения в других случаях были связаны с воздействием внешних факторов (ветер, тень от облака, испуг, время суток и пр.). Интересно отметить, что при этом мы обнаружили новый способ остывания. Типичный вариант, неоднократно описанный в литературе, – это переход в полутень или тень от травы и крон деревьев. Однако в вольере он был невозможен, поскольку мы уничтожили травяной покров для наблюдения за перемещениями гадюк. Не имея возможности спрятаться в полутень, гадюки остывали, переползая на прохладный субстрат.

Распределение отобранных оценок температуры тела в момент ухода с солнцепека имеет сложную форму с явной левосторонней асимметрией, но ярко выраженным симметричным пиком в правой части (рис. 2). На наш взгляд, только этот пик и соответствует распределению значений искомого физиологического параметра «максимальная добровольная температура». Левая часть собирает в основном методические ошибки (см. ниже). После исключения из выборки этих значений рассчитали статистические параметры: среднее значение составило 33,8 °C, стандартное отклонение равно 2 °C, ошибка средней – 0,38, доверительный интервал: 33,1–34,5 °C. Полученную погрешность в 1,5 °C можно считать вполне приемлемой.

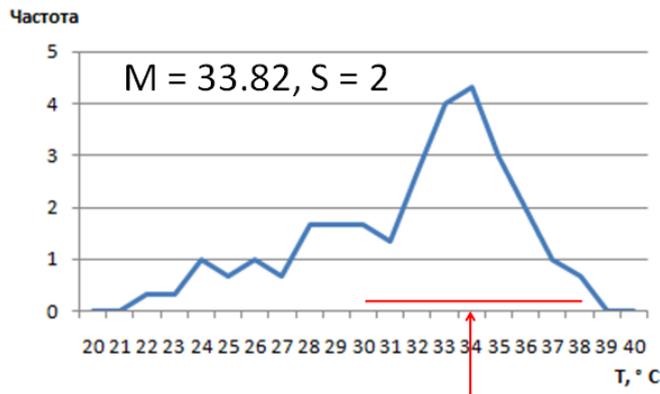


Рис. 2. Распределение (и его параметры) значений температуры тела обыкновенной гадюки в момент ухода от перегрева

Один из принципиальных теоретических вопросов, который ставится перед теорией терморегуляции, состоит в том, насколько широка индивидуальная, возрастная внутри- и межпопуляционная изменчивость физиологических параметров терморегуляции. Анализируя этот вопрос на примере большого ряда рептилий Евразии, В. А. Черлин [9] приходит к выводу о высоком постоянстве ключевых терморегуляторных характеристик (обозначенных им как «Физиолого-экологическая матрица», ФЭМ) каждого изучаемого вида на всем ареале. И хотя методы оценки этих характеристик у нас и В. А. Черлина отличались, наши данные подтверждают этот вывод. Разные особи гадюки имеют сходные распределения значений температур ухода от перегрева и почти идентичные их статистические параметры (рис. 3).

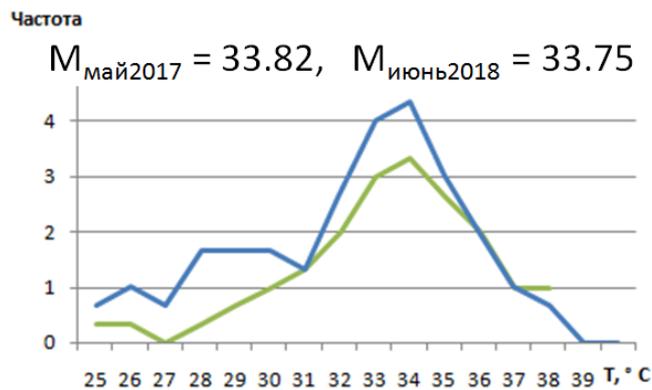


Рис. 3. Распределение значений температуры тела в момент ухода от перегрева для разных особей обыкновенной гадюки (самка, 100 г; самец, 80 г)

Обсуждая соотношение оценок, полученных нами и другими исследователями, следует коснуться: а) причин варьирования полученных параметров, которые теоретически должны быть константами; б) отличий варьирования оценок разного рода и в) отличий наших оценок максимальной добровольной температуры от оценок других авторов.

В практике терморегуляторных исследований доминирует один традиционный универсальный подход. Сначала определяется и выявляется некий

общий тип поведения рептилий, например, «баскинг» (поведение, направленное на поддержание повышенной температуры тела в дневное время), затем все измерения температуры тела, полученные за выделенный период, обобщаются, и делается заключение о неких средних значениях и диапазонах изменчивости. Эти диапазоны часто называют зоной оптимальных температур для данного вида. Уточнение таких оценок с помощью самых современных технологических решений [6, 10] их стабилизируют, но все же не сообщают им нового смысла. Вслед за В. А. Черлиным [9] такие характеристики следует называть экологическими показателями терморегуляции, поскольку их изменчивость в большей мере определяется изменчивостью экологических факторов (погода, растительность, сезон, местность, размер тела и пр.), поставляющих или отнимающих теплоту тела животного, чем реакцией самого животного. В стремлении сузить весьма широкий диапазон для экологических термобиологических оценок В. А. Черлин предлагает гораздо точнее выделять разные формы поведения и по отдельности для каждой такой формы давать свои термобиологические характеристики, которые поэтому должны называться эколого-физиологическими. Температурные диапазоны для разных форм поведения становятся существенно более узкими, чем для всех форм поведения вместе, а интересующие нас показатели «оптимальных температур на баскинге» – более точными и высокими. Однако и при таком подходе экологическая компонента все же вносит свой вклад в оценку термобиологических параметров, сообщая им дополнительную изменчивость. В поисках конкретизации термобиологических показателей в развитие наработок В. А. Черлина и технологии Н. А. Литвинова мы предложили метод оценки границ для диапазонов эколого-физиологических характеристик отдельных форм терморегуляторного поведения [8]. Если регистрировать температуру тела животного в момент смены форм поведения, то эта температура будет оценкой штатного параметра поведенческой терморегуляции, включающей нужную форму поведения. Такой параметр по праву можно назвать физиолого-экологическим, поскольку он призван характеризовать именно физиологическую константу терморегуляции, которая, к сожалению, в силу экологических причин также не может быть абсолютно точно оценена. В целом по уровню изменчивости и по величине средних значений параметров терморегуляции выстраивается следующий ряд: экологические > эколого-физиологические > физиологические.

В число основных факторов изменчивости оцениваемого нами физиолого-экологического параметра «максимальная добровольная температура» входят следующие. Во-первых, логгер фиксирует температуру отдельной части тела, в которой вряд ли находится термочувствительный орган. Это важный и не решенный вопрос – каким местом гадюка оценивает критические температуры? У разных змей области вшивания логгеров немного отличались, это тоже может вызывать различия в показаниях. В любом случае полученные нами значения температуры являются лишь индикаторами; они близки, но не равны значению собственно физиологической константы терморегуляции. Иными словами, этот фактор вызывает систематическую ошибку, смещение показателя от истинного в сторону меньших значений. Во-вторых, переменная облачность, соседние змеи, не видные на видеосъемке факторы испуга могли вызывать смену формы поведения, хотя критиче-

ская температура тела еще не была достигнута. Фактор обеспечивает появление в выборке невысоких значений и, видимо, ответственен за появление левосторонней асимметрии общего распределения. Третий фактор – режим работы логгеров: температура считывается 1 раз в 2 мин. Поскольку скорость нагревания и остывания гадюк может достигать 0,5–1 °С/мин [3, 10], за две минуты температура может сместиться от критического уровня на 2 °С. Смещение возможно как в сторону меньших, так и в сторону больших значений: видимо, в этом кроется причина изменчивости изучаемого показателя и появления симметричного конуса в правой части распределения.

Последнее рассуждение подводит к объяснению отличий между нашими оценками максимальной добровольной температуры (33,1–34,5 °С) и данными из литературы (34–37,5 °С, см. введение). Полученные нами оценки, во-первых, ниже, во-вторых, имеют меньшую изменчивость. Для нас очевидны две причины – инерционность процесса нагревания и стохастичность процесса измерения. По нашим наблюдениям при непрерывной записи температуры логгером, после ухода с места перегрева верхняя поверхность тела гадюки не перестает нагреваться некоторое время и температура тела повышается, даже если змея переползла на прохладный субстрат и начинает снизу остывать. Когда же измерение температуры тела выполняется термометром, на нее может оказать влияние процесс отлова животного, который не бывает моментальным; за это время животное дополнительно нагревается. Этот «вынужденный перегрев» не опасен для животного, но фиксируется герпетологами в полевых условиях и приводит к завышенным оценкам максимальной добровольной температуры. Возможен еще и «добровольный перегрев» при некоторых формах поведения рептилий, но их мы не изучали.

Заключение

Мы предлагаем новый путь изучения терморегуляции рептилии, который состоит в точечной оценке параметров обратной связи – физиологических по сути, но физиолого-экологических по методу получения. Оценить физиологический терморегуляторный параметр можно, если зафиксировать температуру тела животного в момент «включения» терморегуляторной реакции.

В данной работе были получены оценки чувствительности обыкновенной гадюки к перегреву. Физиолого-экологический параметр «максимальная добровольная температура» обыкновенной гадюки составляет в среднем 33,8 °С.

Физиолого-экологический параметр «максимальная добровольная температура» обыкновенной гадюки меньше по величине, чем максимальные замеры температуры тела гадюки в полевых условиях.

Благодарности. Мы выражаем искреннюю признательность Н. А. Литвинову и Н. А. Четанову, которые принимали участие в исследовании и обучили нас методике наблюдений за температурой гадюк с помощью логгеров.

Библиографический список

1. **Spaendonk, V. G.** Thermal ecology of the adder (*Vipera berus* L.) / V. G. Spaendonk, V. R. Damme, R. F. Verheyen // The Belgian Journal of Zoology. – 1990. – Suppl. 120, № 1. – P. 62–63.

2. **Дробенков, С. М.** Терморегуляторное поведение гадюки обыкновенной (*Vipera berus* L.) в условиях Белоруссии / С. М. Дробенков // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. – 1990. – С. 18.
3. **Коросов, А. В.** Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели) / А. В. Коросов. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2010. – 264 с.
4. **Saint-Girons, H.** Observations préliminaires sur la thermoregulation des Vipères d'Europe / H. Saint-Girons // Vie et Milieu. – 1975. – Vol. 25. – Fasc. 1. – Ser. C. – P. 137.
5. **Saint-Girons, H.** Thermorégulation comparée des vipères d'Europe. Etude biotélé-métrique / H. Saint-Girons // Terre et Vie. – 1978. – № 3. – P. 417–440.
6. **Литвинов, Н. А.** Непрерывная регистрация температуры тела обыкновенной гадюки летом / Н. А. Литвинов, Н. А. Четанов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, № 5. – С. 430–435.
7. **Коросов, А. В.** Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки / А. В. Коросов // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2008. – № 1. – С. 74–82.
8. **Коросов, А. В.** Новое слово в термобиологии рептилий? / А. В. Коросов // Принципы экологии. – 2015. – № 1. – С. 77–85.
9. **Черлин, В. А.** Термобиология рептилий. Общая концепция / В. А. Черлин. – Санкт-Петербург : Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2012. – 362 с.
10. **Литвинов, Н. А.** К вопросу об оценке температуры тела рептилий, ее соотношении с внешней температурой и адаптивности размеров и окраски / Н. А. Литвинов // Принципы экологии. – 2015. – № 1. – С. 4–16.

References

1. Spaendonck V. G., Damme V. R., Verheyen R. F. *The Belgian Journal of Zoology*. 1990, suppl. 120, no. 1, pp. 62–63.
2. Drobekov S. M. *Izvestiya Natsional'noy akademii nauk Belarusi. Seriya biologicheskikh nauk* [Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Series: Biological sciences]. 1990, p. 18. [In Russian]
3. Korosov A. V. *Ekologiya obyknovennoy gadyuki (Vipera berus L.) na Severe (fakty i modeli)* [Ecology of the common adder (*Vipera berus* L.) in the north (facts and models)]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010, 264 p. [In Russian]
4. Saint-Girons H. *Vie et Milieu* [Life and environment]. 1975, vol. 25, fasc. 1, ser. C, p. 137.
5. Saint-Girons H. *Terre et Vie* [The Earth and life]. 1978, no. 3, pp. 417–440.
6. Litvinov N. A., Chetanov N. A. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of RAS]. 2014, vol. 16, no. 5, pp. 430–435. [In Russian]
7. Korosov A. V. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tekhnicheskie nauki* [Proceedings of Petrozavodsk State University. Series: Natural and engineering sciences]. 2008, no. 1, pp. 74–82. [In Russian]
8. Korosov A. V. *Printsipy ekologii* [Principles of ecology]. 2015, no. 1, pp. 77–85. [In Russian]
9. Cherlin V. A. *Termobiologiya reptilii. Obshchaya kontseptsiya* [Thermobiology of reptiles. The general conception]. Saint-Petersburg: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy tsentr «BLITs», 2012, 362 p. [In Russian]
10. Litvinov N. A. *Printsipy ekologii* [Principles of ecology]. 2015, no. 1, pp. 4–16. [In Russian]

Коросов Андрей Викторович

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Петрозаводский государственный
университет (Россия, г. Петрозаводск,
проспект Ленина, 33)

E-mail: korosov@mail.ru

Korosov Andrey Viktorovich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Petrozavodsk State University
(33 Lenina avenue, Petrozavodsk,
Russia)

Ганюшина Наталья Дмитриевна

аспирант, Петрозаводский
государственный университет (Россия,
г. Петрозаводск, проспект Ленина, 33)

E-mail: ekoni@mail.ru

Ganyushina Natal'ya Dmitrievna

Postgraduate student, Petrozavodsk State
University (33 Lenina avenue,
Petrozavodsk, Russia)

Образец цитирования:

Коросов, А. В. К оценке максимальной добровольной температуры обыкновенной гадюки / А. В. Коросов, Н. Д. Ганюшина // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 96–104. – DOI 10.21685/2307-9150-2019-2-10.