

УДК 598.115.33:574.24

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ (*VIPERA BERUS L.*)

А.В. Коросов

*Петрозаводский государственный университет
Россия, 185640, Республика Карелия, Петрозаводск, просп. Ленина, 33
E-mail: korosov@psu.karelia.ru*

Поступила в редакцию 17.05.2008 г.

На массовом материале многолетних исследований определены эмпирические характеристики терморегуляторного поведения обыкновенной гадюки (*Vipera berus L.*). Между самками и самцами не обнаружено различий по ключевым параметрам терморегуляции. В среде Microsoft Excel построена имитационная модель дневных переходов гадюки между укрытиями и модель почасовой динамики температуры тела, которая совпала с данными телеметрии. Показано, что максимальная добровольная температура играет роль псевдоцели, стремление к которой обеспечивает обыкновенной гадюке оптимальный уровень температуры тела.

Ключевые слова: *Vipera berus*, баскинг, модель, целевой параметр, тепловая чувствительность.

ВВЕДЕНИЕ

Процессы жизнеобеспечения пойкилотермных животных тесно связаны с их температурой тела, которая зависит как от величины потоков поступления тепла извне, так и от специфического терморегуляторного поведения, определяющего эффективность использования этих потоков (Шилов, 1985). Считается, что рептилии, как и теплокровные животные, стремятся поддерживать оптимальную температуру тела, но в основном с помощью поведенческой, а не физиологической терморегуляции (Шмидт-Ниельсен, 1982). По этой причине результаты сильно различаются. Так, если размах колебаний дневной температуры тела эктотермов кратен десятой градуса Цельсия, то для гадюки он составляет при самых благоприятных погодных условиях 5°C, а при переменной облачности – 20°C (Коросов, 2006; Saint-Girons, 1975). Феноменология терморегуляции рептилий достаточно хорошо изучена (Черлин, 1983, 1984, 1991; Bartholomew, 1982; Pough, Gans, 1982; Cossins, Bowler, 1987). Традиционное исследование состоит в определении температуры тела и среды с целью выявить некие критические значения, определяющие характер терморегуляторного поведения. В число таких показателей входят минимальная и максимальная добровольные, преферентная, оптимальная, верхняя и нижние критические и др. температуры, а в числе поведенческих актов – нагревание, баскинг, остывание, уход в укрытие и пр. Несмотря на большой объем накопленных данных, например, по термобиологии обыкновенной гадюки (Чан-Кьен, 1967; Дробенков, 1990; Литвинов, Ганщук, 2003; Saint-Girons, 1975; Schiemenz, 1978; Spaendonk et al., 1990), многие слагаемые механизма теплообмена и активной (физиолого-поведенческой) терморегуляции остаются неизвестными, а побудительные причины реакций вовсе не рассматриваются.

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Цель настоящего сообщения состоит в выяснении деталей терморегуляторного поведения, в построении общей имитационной модели и количественной оценке ключевых параметров этого процесса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы проводились с перерывами в 1978 – 2007 гг. в полевых условиях и в лаборатории. После отлова животных определяли ряд характеристик (Черлин, 1991): температуру спинной поверхности тела измеряли дистанционным термометром «Thermopoint» с точностью 1°C, внутреннюю температуру тела (ректальную и оральную) – ртутным контактным термометром с точностью 0.2°C, температуру поверхности субстрата вблизи от места отлова (обоими приборами). В тексте обычно приводится ректальная температура. Показания с ртутного термометра снимались через 1 мин экспозиции, с дистанционного – через 5 с. Исходные данные по температуре укрытий, почвы и потокам радиации были замерены нами в полевых условиях или взяты из литературы (Справочник по климату СССР, 1966, 1974, 1975; Климат Петрозаводска, 1982). Показателями суточной активности были количество особей, присутствующих в данный час на площадке наблюдений, и тип (номер) укрытия, где размещалась змея (табл. 1).

В основу количественных описаний были положены динамические имитационные модели, которые строили в среде пакета Microsoft Excel; адекватность полученных описаний оценивали с помощью критерия F Фишера (отношение модельной дисперсии к остаточной) (Коросов, 2002 а).

Таблица 1
Типы укрытий обыкновенной гадюки

n	Укрытия в природе	Камера актографа	Поток радиации
1	Нет; прямой свет	Открытая	Полный
2	Сухая трава; полутень	Полуоткрытая	Ослабленный
3	Живая трава, тень	Закрытая	Рассеянный
4	«Нора»; темнота	Закрытая	Нет

РЕЗУЛЬТАТЫ

Терморегуляторное поведение обыкновенной гадюки мы описывали, исходя из принципов системного подхода (Коросов, 2002 б) на трех уровнях иерархии, то есть рассматривали надсистему (организм и окружающие предметы, дающие тепло), систему (организм, представленный в модели ведущей характеристикой, переменной температурой тела) и подсистему (функциональные части организма как терморегуляторной системы, охарактеризованные серией констант).

При имитационном моделировании биологических объектов (в отличие от традиционного анализа полевых материалов) в поле зрения исследователя, помимо реального природного объекта, находится виртуальное образование – модель, «живущая» в компьютерной среде. Цель моделирования состоит в том, чтобы перенести на электронное подобие основные черты и свойства объекта исследования и на этой основе тщательно исследовать «поведение» модели при разных режимах функционирования (включая ненаблюдаемые в природе). Этот прием позволяет лучше понять механизмы природных явлений, численно оценить их параметры и определить диапазон возможных реакций биосистемы.

Температура тела и активность

Температура тела обыкновенной гадюки, находящейся на поверхности почвы в теплый период (май – сентябрь), составляла 9 – 35°C (Коросов, 2006). В любой сезон максимальная («добровольная») температура ($T_{\text{макс}}$) составляет 34 – 35°, что соответствует видовой норме и наблюдается в других точках ареала (Дробенков, 1991; Saint-Girons, 1975, 1978; Spaendonk et al., 1990).

Выборки значений T_t самок и самцов одинаковы по максимальным значениям, по диапазону изменчивости и дисперсии и по средним величинам (совпадают и линии регрессии) (рис. 1). Размеры особей (по крайней мере, в диапазоне $L.t.$ 40 – 65 см) не сказываются на средних характеристиках температурных предпочтений, они изменяются в течение лета: в мае $M_{T_t} \approx 26$, в сентябре $M_{T_t} \approx 17^\circ\text{C}$. Это очевидно связано как со снижением интенсивности теплового потока, так и с ухудшением погодных условий для баскинга (облачность в сентябре). В течение лета характер суточной терморегуляторной активности гадюки (как и многих других видов рептилий) меняется: как при слишком низком, так и при высоком уровне солнечной радиации большинство особей прячутся в укрытиях. В модели факт пребывания змеи в определенном укрытии задавали его номером (см. табл. 1).

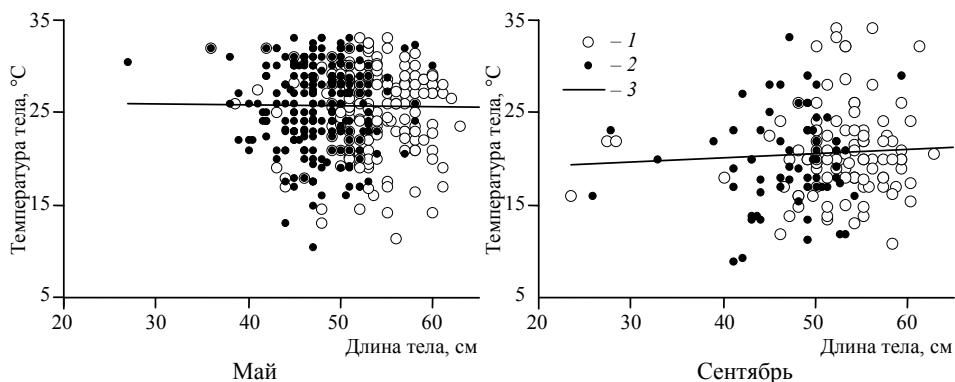


Рис. 1. Температура тела самок (1) и самцов (2) гадюки с разной длиной тела, отловленных 10 – 25 мая и 5 – 20 сентября; 3 – линии регрессии, совпадающие у самок и самцов

Построенные нами традиционные диаграммы встречаемости особей в течение суток (рис. 2) показывают, во-первых, сокращение периода активности в дневные часы (13 – 15 ч) в июне – июле, во-вторых, сжатие сроков активности в сентябре (очевидно, за счет сокращения длины дня); диаграммы для самок и самцов по всем сезонам практически совпали. Трехмерная диаграмма плотности встречаемости гадюк (рис. 3) показывает, что сезонная смена активности происходит пропорционально изменению длины дня и вполне плавно на протяжении почти всего теплого сезона, кроме ранней весны. Эллипс, хорошо описывающий изолинию частоты 6%, в левой части данных ровно срезан, что соответствует моменту массового появления гадюк, начиная примерно с 26 апреля.

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Аналогичные диаграммы, построенные для обитателей более южных районов (Окулова, 1969), по форме гораздо ближе к эллипсу. Очевидно, в Карелии некий фактор препятствует более раннему выходу гадюк на поверхность почвы. На наш взгляд, таким препятствием служит переохлажденные наружные слои зимовальных укрытий. Змеи зимой не впадают в анабиоз, подвижны (Калецкая, 1956; Ларионов, 1977; Viitanen, 1967; Sexton, Hunt, 1980) и имеют тот же поведенческий стереотип, что и летом – стремятся в более теплые области. Зимой, гонимые наружным холодом, они концентрируются в глубине укрытий. Весной отогревание промерзшей почвы идет как за счет солнца снаружи, так и снизу за счет подземного тепла. Однако между этими фронтами долго сохраняется зона охлажденной почвы, не выпускающая гадюк на уже хорошо прогретую поверхность почвы. Чувствуя, что внешние слои укрытия холоднее внутренних, гадюки остаются внутри зимовья до тех пор, пока температура поверхностных слоев почвы не превысит температуру внутренних слоев; для наших районов это происходит в конце апреля – начале мая (Справочник по климату СССР, 1975).

Главное в этом описании – температурная чувствительность змей, контролирующая их поведение. Очевидно, что способности гадюки к термолокации развиты слабее, чем у гремучников и удавов. Однако без учета этого свойства (которое практически никогда не рассматривается в работах по терморегуляции) невозможно понять побуждений к наблюдаемым актам терморегуляторного поведения. Под «температурной чувствительностью» мы понимаем не столько чувствительность кожных или внутритканевых рецепторов к потоку тепла, сколько тот критический уровень этого потока, превышение которого играет роль пускового раздражителя (Анохин, 1979), высвобождающего поведенческую реакцию – баскинг. Важно учитывать, что животное, даже имея сверхчувствительные рецепторы, не должно

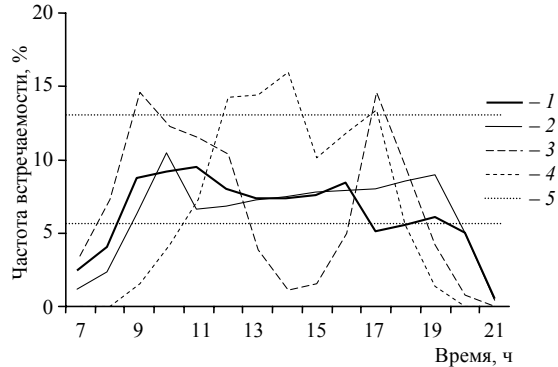


Рис. 2. Доля гадюк (%), встреченных в разное время суток в мае (1580 экз., 1 – самки, 2 – самцы), июне – июле (3, 216 экз. обоего пола) и сентябре (4, 575 экз.), 5 – секущие плоскости (см. рис. 3)

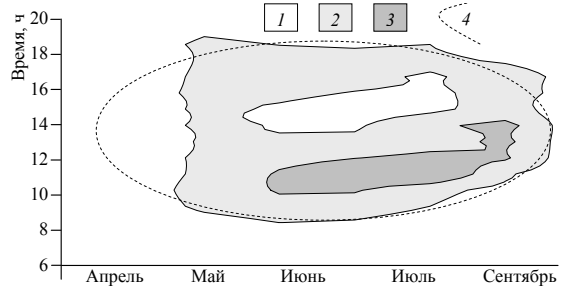


Рис. 3. Плотность встречаемости гадюк в течение лета в разные часы суток: 1 – 0 – 6%; 2 – 6 – 13%; 3 – 13 – 21%; 4 – контур эллипса

реагировать на тепловую обстановку немедленно, поскольку в этом случае оно находилось бы в постоянном, но нецелесообразном движении, расходуя на строгий контроль температуры тела всю энергию. Достаточно высокие пороги температурной чувствительности обеспечивают гадюке инерционность поведения, некую «ленивость» (Ивантер, 1975), которая имеет адаптивную природу и направлена на экономию энергии и улучшение маскировки. Судя по наблюдениям в природе и ряду лабораторных экспериментов (Коросов и др., 2003), гадюки начинают перемещаться к нагретым предметам, удаленных на 20 см, если перепад температур составит 4 – 8°C. Примерно такое расстояние обычно отделяет голову гадюки, находящейся утром в укрытии, от предметов на открытой поверхности, нагреваемых утренним солнцем или выглянувшим из-за облаков. Эта способность к локации

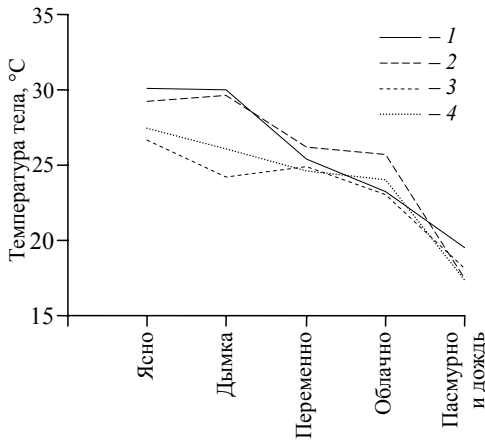


Рис. 4. Средний уровень температуры тела самок (1, 3) и самцов (2, 4) обыкновенной гадюки при различной погоде на открытой поверхности (1, 2) и в полутени (3, 4)

тепловой обстановки задана в модели значением $T_{л} = 6^{\circ}\text{C}$.
 Температура тела гадюки определяется в основном тепловым потоком, идущим от солнца, и сильно зависит от облачности (рис. 4). При ясной погоде диапазон изменчивости температуры тела составляет менее 10°C (23 – 33°C) и связан с переходами гадюк между укрытиями (рис. 5, а). В облачные дни при переменном режиме нагревания и остывания этот диапазон возрастает до 17°C (17 – 34, рис. 5, б). Очевидно, что начать построение простой модели терморегуляторного поведения нужно для условий прямой инсоляции. При этом для расчета температуры тела гадюки мы искали максимально простые формулы, исходя из окружающей тепловой обстановки. Один из вариантов такого рода выражений получен для варана (Целлариус, Целлариус, 1997): температура тела равна средней от температуры субстрата и воздуха $T_{т} = 0.5 \cdot T_{с} + 0.5 \cdot T_{в}$. В случае с обыкновенной гадюкой можно предложить соотношение $T_{т} = T_{с} + dT$ (°C): температура тела ($T_{т}$) равна температуре субстрата ($T_{с}$) плюс некая прибавка (dT). В разных укрытиях величина dT отличается.

Несмотря на включение температуры среды (субстрата) в формулу, она непосредственно почти не сказывается на температуре тела, поскольку змеи обычно выбирают в качестве подстилки субстрат с хорошими термоизоляционными свойствами (лишайники, пучки травы, ветки, бревна и пр.). Температура субстрата здесь играет роль индикатора общей тепловой обстановки, окружающей гадюку, включая излучение от солнца, а также от окружающих предметов – чем больше температура субстрата, тем больше должна быть температура тела гадюки (но в основном за счет инсоляции).

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Фактически зависимость между этими характеристиками существенно сложнее (рис. 6), поскольку определяется многими обстоятельствами. Множество наблюдаемых значений dT образует прямоугольный треугольник. Гипотенуза, отображенная пунктиром, соответствует ситуациям, при которых температура тела гадюки равна максимальной добровольной $T_T \approx 34 - 35^\circ\text{C}$. На это указывает сумма любых значений по осям координат (стрелки показывают суммы $15 + 19$ и $35 + 0^\circ\text{C}$). Правее и выше гипотенузы лежит область, в которой температура тела гадюки вышла бы за верхнюю границу видовой толерантности, такие наблюдения в природе отсутствуют.

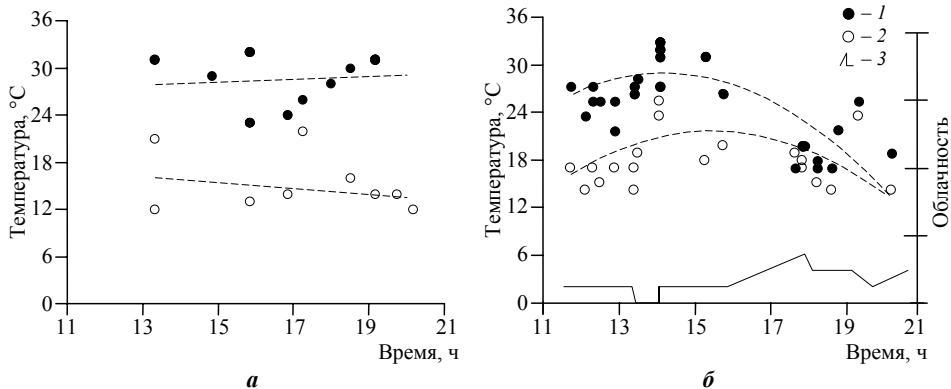


Рис. 5. Варьирование температуры тела гадюки (T_T , 1) и субстрата (T_C , 2) в течение суток при ясной погоде 10.05.1998 г. (а) и при смене погоды 7.09.1998 г. (б); 3 – плотность облаков

Под гипотенузой лежит область приемлемых для гадюки значений температуры тела. От простого физического объекта рептилий отличает активный регулируемый перенос тепла посредством крови. По этой причине температура тела гадюки обычно выше, чем температура окружающих предметов в среднем на $20 - 25^\circ\text{C}$ в утренние часы, и на 10°C днем. Вариации значений T_T в пределах выделенного треугольника определяются объемами поступления тепла к телу гадюки и способностью гадюки их воспринять. В пределах указанной области осуществляется весь комплекс терморегуляторных реакций – как физиологических (изменение пульса, вазомоторные реакции), так и поведенческих (смена формы тела, позы, переход в укрытия).

Слева от выделенного треугольника находится область редких случаев, когда температура субстрата низка, но солнечная

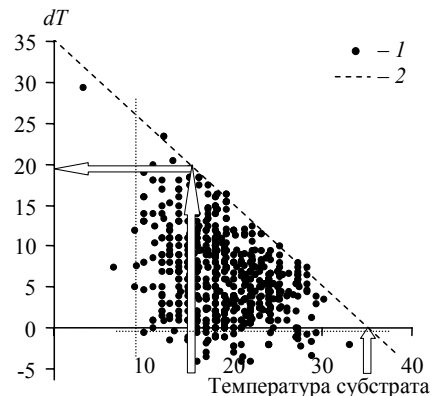


Рис. 6. Соотношение разности ($dT = T_T - T_C$, 1) с температурой субстрата; пунктиром дана изотерма $T_T = 35^\circ\text{C}$ (2)

активность достаточно высока, чтобы позволить гадюке прогреваться. Такие ситуации возможны ранней весной и ранней осенью ясным утром после заморозков, когда змея выбирает сухой участок среди покрытой инеем поверхности и быстро нагревается в лучах солнца. Левая верхняя точка соответствует случаю, когда при температуре субстрата 2°C гадюка нагрелась на 28°C выше!

Нижний катет треугольника ($dT = 0$) отделяет ситуации, когда температура тела змей, только что вышедших из укрытий, находится между значениями температуры поверхности субстрата и почвы.

Если ужесточить отбор данных, то можно получить более строгое соотношение между температурой тела и субстрата. На рис. 7 представлены наблюдения только днем (10 – 17 ч) при ясной сентябрьской погоде. Коэффициент корреляции между переменными составил $r = 0.62$. Разность $dT = T_T - T_C$ варьировала от -3 до $+10^\circ\text{C}$. Данные для других условий представлены в табл. 2. Ориентируясь на них, можно принять средние значения добавки dT в модельной формуле для разных укрытий: на поверхности почвы $dT_1 = 8$, в полутени $dT_2 = 9$ и в тени $dT_3 = 6^\circ\text{C}$.

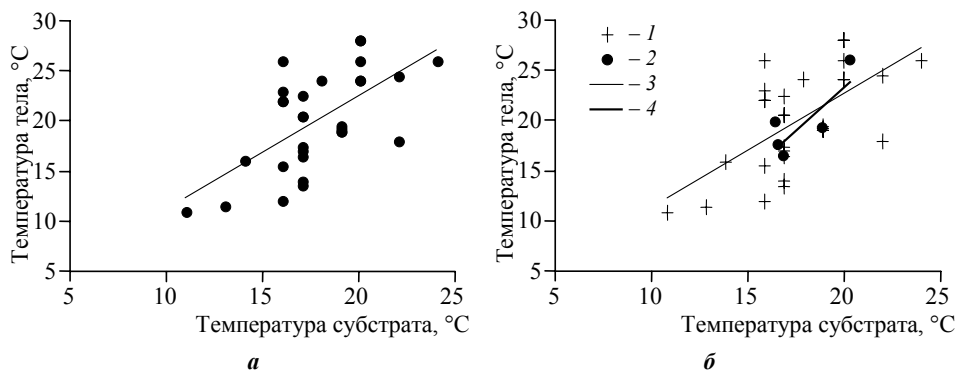


Рис. 7. Зависимость температуры тела гадюки от температуры субстрата в сентябре днем в ясную погоду. 1, 3 – значения непосредственных замеров и тренд для них; 2, 4 – средние значения для всех замеров, выполненных в течение часа: 10 – 11, 11 – 12, 12 – 13, 13 – 14, 14 – 15 ч

Принятые предварительные значения dT можно критиковать со многих позиций. Однако в модели все процессы имели пошаговое выражение, соответствующее одному часу. По этой причине прибавки dT имеют смысл среднечасовых значений и выражают некое итоговое «достижение» гадюки в процессе часовой ассимиляции тепла. Моментальные полевые замеры разности dT отражают весьма скоротечные процессы нагревания и остывания и поэтому широко варьируют (рис. 7, 1). После усреднения за каждый час соответствие между среднечасовой температурой тела и среднечасовой температурой субстрата становится более определенным (рис. 7, 2). Для нашего примера границы диапазона изменчивости почасовых средних M_{dT} сблизились до $-0.7 - +5.3^\circ\text{C}$, а коэффициент корреляции между среднечасовой температурой тела и субстрата вырос до уровня $r = 0.82$.

Соотношение между температурой тела гадюк (T_T) и температурой субстрата в разных укрытиях (T_c) при разной погоде

Параметры	Ясно			Облачно		Пасмурно			
	Открыто	Полутень	Тень	Открыто	Полутень	Открыто	Полутень	Тень	
T_T	<i>M</i>	26.2	29.8	25.4	24.3	25.8	23.4	24.6	22.0
	<i>S</i>	3.7	3.4	3.7	3.3	3.1	4.2	3.4	0.0
	<i>Me</i>	27	30.5	25.25	23.5	26	25	22.75	22
	<i>Min</i>	16	13	21	18	19	14.6	21	22
	<i>Max</i>	33	33	30	32	31	29.2	30.5	22
T_c	<i>M</i>	18.1	19.1	26.0	15.9	16.3	14.3	18.5	20.0
	<i>S</i>	3.6	5.1	2.2	3.6	1.9	3.7	5.3	0.0
	<i>Me</i>	18.0	18.0	26.5	16.0	17.0	14.0	19.5	20.0
	<i>Min</i>	11	2	23	9	12	10	11	20
	<i>Max</i>	27	28	28	25	18	24	24	20
$T_T - T_c$	<i>M</i>	8.1	10.6	-0.6	8.4	9.5	9.2	6.1	2.0
	<i>S</i>	4.8	6.1	2.4	4.5	4.0	4.0	6.0	0.0
	<i>Me</i>	9.0	10.0	-1.8	8.0	10.0	8.6	6.8	2.0
	<i>Min</i>	-1	-3	-2	-2	1	3	-0.5	2
	<i>Max</i>	20	28	3	19	19	17	14	2
<i>n</i>	83	53	4	64	17	31	8	4	

Структура имитационной модели

Наша модель терморегуляторного поведения гадюки в ясный день имитирует серию отдельных переходов животных из одних убежищ в другие, температурные условия в которых позволяют им по-разному нагреваться. Рассмотрены следующие акты: выход из ночного укрытия на поверхность почвы в тот момент, когда инсоляция становится достаточно интенсивной для нагревания змеи, переходы в укрытия с более благоприятными температурными условиями на поверхности почвы, уход в ночное убежище. Температура тела змеи вычислялась не по уравнениям теплового баланса, а с помощью упрощенных формул. Эффекты смены позы и осуществления вазомоторных реакций не рассматриваются. Переход к той или иной форме поведения определяется тремя ключевыми параметрами; в их числе:

- порог реакции на тепло (способность к термолокации), T_l ;
- максимальная добровольная температура (= целевая температура), T_m ;
- минимальная добровольная температура, T_{min} .

Цель моделирования состоит в том, чтобы с помощью небольшого набора операций добиться максимального сходства расчетной динамики температуры тела гадюки с наблюдениями в природе. Модель (точнее, имитационная система) содержит следующие четыре блока (рис. 8):

- 1) натурные данные о температуре в разных укрытиях ($T_{c1} - T_{c5}$);
- 2) расчетные возможные температуры тела (T_{Tj}) змеи в каждом из пяти укрытий. В расчетную формулу $T_{Tj} = T_{cj} + dT_j$ подставлялись следующие значения прибавки dT_j : для открытой поверхности $dT_1 = 8$, для полутени $dT_2 = 9$, для тени $dT_3 = 6$, в подземных укрытиях температура тела равна температуре почвы $T_{T4} = T_{c4}$, $T_{T5} = T_{c5}$ (см. табл. 2);

- 3) формулы выбора гадюкой определенного типа убежища в зависимости от состояния среды и температурной чувствительности особи (с помощью функции

ЕСЛИ). Выход змей из подземных убежищ (утром или после ненастья) осуществляется, когда температура среды становится выше температуры тела на величину T_l (рис. 9). Переход из жаркого укрытия (1, 2 или 3) в более комфортное (2, 3 или 4) определяется как момент, когда температура тела в данном укрытии превысит максимальную добровольную температуру тела T_m (рис. 10). Уход из наружных укрытий в подземные совершается, если температура тела снизится ниже добровольной минимальной $T_{мин}$ (рис. 11);

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин						Ф	
2							8	9	6					5	30			18						1846	
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5			1\4	2\1	3\2	4\3	4\123	Tт	замер	Tт	Ts	ф		
4	1	10	12	10	14	11	10	12	10	14	11			4	4	4	4	4	4	14					
5	2	9	12	10	12	11	9	12	10	12	11			4	4	4	4	4	12						
6	3	9	11	10	12	11	=ЕСЛИ(B5<B6,(B6+H\$2),B6)							4	4	4	4	4	12						
7	4	9	11	10	11	11	9	11	10	11	11			4	4	4	4	4	11						
8	5	10	11	10	11	11	18	11	10	11	11			4	4	4	4	4	11						
9	6	12	13	13	12	11	20	22	19	12	11			4	4	4	4	4	12						
10	7	16	16	16	12	11	24	25	22	12	11			4	4	4	4	4	12						
11	8	20	19	18	13	11	28	28	24	13	11			1	1	1	1	1	28		28	20			
12	9	23	21	20	13	11	31	30	26	13	11			1	2	3	3	3	26		26	34	62.2		
13	10	25	23	22	14	11	33	32	28	14	11			1	2	3	3	3	28		28	33	22.6		
14	11	29	25	24	14	11	37	34	30	14	11			1	2	3	3	3	30		30	34	14.1		
15	12	35	26	25	15	11	43	35	31	15	11			1	2	3	4	4	15			33	341		
16	13	42	27	25	15	11	50	36	31	15	11			1	2	3	4	4	15			35	383		
17	14	44	28	26	16	11	52	37	32	16	11			1	2	3	4	4	16			31	237		
18	15	43	28	26	16	11	51	37	32	16	11			1	2	3	4	4	16			34	300		
19	16	40	28	25	17	11	48	37	31	17	11			1	2	3	4	4	17			33	266		
20	17	38	27	24	17	11	=ЕСЛИ(B\$24<B20,(B20+H\$2),B20)							2	3	4	4	4	17			32	217		
21	18	33	26	23	18	11	41	35	29	18	11			1	2	3	3	3	29		29	31	2.45		
22	19	27	25	21	18	11	35	34	27	18	11			1	2	3	3	3	27		27				
23	20	24	23	19	17	11	32	32	25	17	11			1	2	3	3	3	25		25				
24	21	19	20	17	16	11	19	20	17	16	11			1	1	1	1	1	19		19				
25	22	13	18	14	15	11	13	18	14	15	11			1	1	1	1	4	15						
26	23	12	14	11	14	11	12	14	11	14	11			1	1	1	1	4	14						
27	24	11	13	11	14	12	11	13	11	14	12			1	1	1	1	4	14						
28																									

Рис. 8. Размещение на листе Excel модели терморегуляторного поведения гадюки в мае при ясной погоде (заданы критериальные значения $T_l = 5$, $T_m = 30$, $T_{мин} = 18^\circ\text{C}$). Выделены формулы для расчета возможной температуры тела гадюки на поверхности почвы, в которые включены следующие условия: солнце нагревает поверхность, то есть до 14 ч температура субстрата поднимается (например, $B5 < B6$), после 14 ч не опускается ниже, чем в момент заката, в 21 ч (например, $B\$24 < B20$). С помощью редактора растрового файла совмещены два скриншота листа Excel

4) формулы определения текущей температуры тела змеи (T_t) в выбранном ею укрытии (1, 2, 3 или 4): с их помощью определяется та возможная температура тела гадюки ($T_{тс}$), которая была рассчитана для выбранного ею типа укрытия (рис. 12).

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Построенная модель в деталях показывает, как осуществляется суточная терморегуляторная активность гадюки (все ее параметры были определены заранее). Разные компоненты модели можно модифицировать, наблюдая

за активностью виртуальной гадюки. Подставляя данные по температуре субстрата для разных сезонов, получали оценки сезонных различий активности гадюки.

Изменяя уровень прибавки dT для разных укрытий, подбирали более адекватные кривые суточного хода температуры тела. Варьируя параметры $T_l = 5$, $T_m = 30$ или $T_{мин} = 18^\circ\text{C}$ имитировали поведение особей, имеющих разные запросы к тепловой обстановке. В качестве контроля за работой модели служили усредненные оценки температуры тела змей, находившихся в природе, а также литературные данные телеметрии (Saint-Girons, 1975).

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин		
2								8	9	6				5	30			18		
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123	Tт			
4	1	10	12	10	14	11		10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14
5	2	9	12	10	12	11		9	12	10	12	11		=ЕСЛИ((B5-N\$2)>K5,1,N4)						
6	3	9	11	10	12	11		9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	14

Рис. 9. Формула, определяющая переход гадюки из подземного убежища (4) на поверхность почвы (1), когда температура на поверхности превысит температуру укрытия на величину порога чувствительности $T_l = 5^\circ\text{C}$

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин		
2								8	9	6				5	30			18		
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123	Tт			
4	1	10	12	10	14	11		10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14
5	2	9	12	10	12	11		9	12	10	12	11		=ЕСЛИ(H5>O\$2,2,N5)						
6	3	9	11	10	12	11		9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	14
7	4	9	11	10	11	11		9	11	10	11	11		4	4	4	4	4	4	14

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин		
2								8	9	6				5	30			18		
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123	Tт			
4	1	10	12	10	14	11		10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14
5	2	9	12	10	12	11		9	12	10	12	11		=ЕСЛИ(I5>O\$2,3,O5)						
6	3	9	11	10	12	11		9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	12
7	4	9	11	10	11	11		9	11	10	11	11		4	4	4	4	4	4	11

Рис. 10. Формулы, определяющие переход гадюки с открытой поверхности (1) в полутьму (2), и из полутьмы (2) – в тень (3), если температура тела превысит максимальную добровольную температуру ($T_m = 30^\circ\text{C}$)

Имитация терморегуляции

Результаты работы имитационной модели с исходно принятыми параметрами представлены на рис. 13. Суточная динамика температуры тела демонстрирует два пика – в 8 – 11 ч и 18 – 19 ч. Утром в ясную погоду под прямыми лучами солнца происходит быстрое нагревание сначала поверхности почвы (T_{c1}), а затем и гадюки T_t , которая выползает из ночного укрытия, привлеченная теплом. Нагреваясь до максимальной добровольной температуры ($T_m = 30^\circ\text{C}$), гадюка переходит с поверхности почвы (y_1) сначала в легкие укрытия (y_2), затем в более густую тень (y_3) и даже в подземные (подкаменные) укрытия (y_4). Выйдя из укрытия после спада дневной жары (17 – 18 ч), гадюка вновь получает существенный прирост температуры тела, которая затем плавно снижается до минимальной добровольной температуры, после чего змея уходит в ночные убежища (y_4). Это типичное поведение не раз описано в литературе.

Верификация и настройка

Сопоставление графиков модельного хода динамики модельной температуры (T_t) с представленными в литературе данными телеметрии (T_s , Saint-Girons, 1975) показывает их существенное расхождение (рис. 13). Численно его можно выразить

R5		=ЕСЛИ(ВЫБОР(Q5,H5,I5,J5,K5,L5)<R\$2,4,Q5)																		
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
1								дТ1	дТ2	дТ3					Тл	Тм			Тмин	
2								8	9	6					5	30			18	
3	t	Te1	Te2	Te3	Te4	Te5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123		Tr		
4	1	10	12	10	14	11		10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14
5	2	9	12	10	12	11		9	12	10	12	11		4	4	4	4	4	4	12
6	3	9	11	10	12	11		9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	12

Рис. 11. Формула, определяющая уход гадюки в подземное укрытие (4), если температура тела в любом наружном укрытии упадет ниже минимальной добровольной температуры ($T_{мин} = 18^{\circ}\text{C}$). Функция ВЫБОР позволяет вызвать то значение из указанного списка ячеек, номер которого указан первой ссылкой. В примере первой идет ссылка на ячейку Q5, содержащую номер 4, поэтому функция ВЫБОР возвращает четвертое значение из списка H5,I5,J5,K5,L5, то есть K5 = 12. Это число использует функция ЕСЛИ: поскольку K5 < R\$2 (12 < 18), в ячейке R5 сохраняется значение 4

ки были иными, чем принятые в данном варианте модели. К сожалению, при включении в модель логических операторов ЕСЛИ в среде Excel нельзя пользоваться программой оптимизации моделей «Поиск решения» (см. Коросов, 2002 а), поэтому точная настройка осуществлялась путем последовательного ручного перебора значений параметров. Были подобраны такие параметры, при которых модельная и эмпирическая кривые почти совпали (суммарная невязка сократилась на два порядка и составила $\Phi = 10.5$) (рис. 14, 15). В результате после настройки значения «прибавки» dT

F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X
	дТ1	дТ2	дТ3						Тл	Тм			Тмин					Φ
	8	9	6						5	30			18					1846
с5	Trc1	Trc2	Trc3	Trc4	Trc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\123		Tr	замер Tr	Тs	φ			
11	10	12	10	14	11		4	4	4	4	4	4	14					
11	9	12	10	12	11		4	4	4	4	4	4	=ВЫБОР(R5,H5,I5,J5,K5,L5)					
11	9	11	10	12	11		4	4	4	4	4	4	12					

Рис. 12. Формула определения температуры тела гадюки в выбранном укрытии (см. комментарии к рис. 11)

ной чувствительности T_l увеличился до 8°C (против исходных 5°C), а значение максимальной добровольной температуры совпало с видовым пределом $T_m = 35^{\circ}\text{C}$. При этом модель ясно показывает, каким образом гадюке удается поддерживать относительно постоянную температуру тела – за счет ухода в дневные часы во все более глубокую тень.

Несмотря на довольно примитивную конструкцию, представленная модель очень хорошо описывает динамику температуры тела обыкновенной гадюки (см.

как квадрат разности значений для каждого часа наблюдения $(T_t - T_s)^2$ (столбец ф на рис. 8), а для всего периода наблюдений – как сумму квадратов; в примере она составит $\Phi = 1846$ (это пятый блок имитационной системы X1:X21).

Указанное отличие модели и реальности связано, на наш взгляд, с тем, что ключевые параметры терморегуляторного поведения живой наблюдаемой гадюки

были иными, чем принятые в данном варианте модели. К сожалению, при включении в модель логических операторов ЕСЛИ в среде Excel нельзя пользоваться программой оптимизации моделей «Поиск решения» (см. Коросов, 2002 а), поэтому точная настройка осуществлялась путем последовательного ручного перебора значений параметров. Были подобраны такие параметры, при которых модельная и эмпирическая кривые почти совпали (суммарная невязка сократилась на два порядка и составила $\Phi = 10.5$) (рис. 14, 15). В результате после настройки значения «прибавки» dT

для расчета температуры тела гадюки в разных укрытиях стали немного выше средних, но не вышли из естественного диапазона изменчивости (см. табл. 2). Параметр температур-

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

рис. 15). Обращает на себя внимание совпадение даже отдельных фрагментов эмпирической и расчетной кривых T_s и T_T : быстрое снижение температуры тела в первом укрытии (с 9 до 10 ч) и плавное снижение в более глубоких укрытиях во второй половине дня (15 – 18 ч). Достоинство имитационного моделирования (в отличие от описательного регрессионного анализа) в том и состоит, что оно дает объяснение феномену с помощью ограниченного числа ключевых параметров (в нашем случае их шесть: $dT_1 = 12$, $dT_2 = 10$, $dT_3 = 8$, $T_L = 8$, $T_M = 35$, $T_{\min} = 18^\circ\text{C}$). Теперь цель дальнейших исследований может быть сформулирована как поиск набора параметров терморегуляторного поведения специфичного для змей разного статуса, при различных состояниях и условиях жизни.

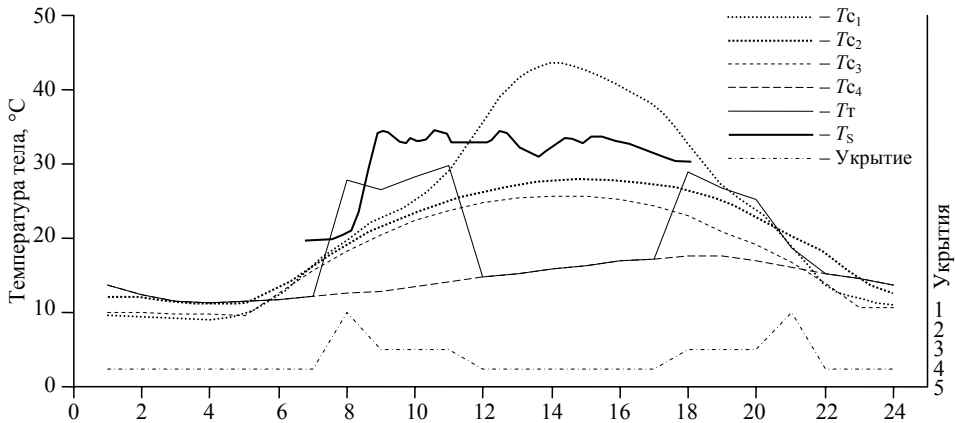


Рис. 13. Моделирование терморегуляторного поведения обыкновенной гадюки: смена укрытий (нижняя пунктирная линия) в зависимости от уровня температур ($T_{c1} - T_{c3}$) (для Карелии в мае), суточный ход расчетной температуры тела гадюки (T_T) и наблюдаемой при телеметрии (T_S) (Saint-Girons, 1975). Приняты следующие значения параметров: $dT_1 = 8$, $dT_2 = 9$, $dT_3 = 6$, $T_L = 5$, $T_M = 30$, $T_{\min} = 18^\circ\text{C}$ (см. рис. 8)

ОБСУЖДЕНИЕ

Существенным моментом описанной динамики суточной температуры тела гадюки является полуденный «провал» кривой, связанный с переходом змей во все более изолированные от солнца укрытия. Не только для нашего, но и для других видов рептилий показано, что переход в какое-либо укрытие всегда связан с падением температуры тела ниже максимальной добровольной (Морев, 1980 и мн. др.). На реальность этого явления указывает и тот факт, что средняя температура тела, отмеченная у рептилий в дневное время (в ясную погоду), всегда ниже максимальной добровольной температуры, определенной в лаборатории. Уже давно, вслед за М.Л. Калецкой (1956) и Чан-Къеном (1967) отмечается, что оптимальная температура тела обыкновенной гадюки составляет для самцов 25°C , для самок 28°C (Банников и др., 1977) или чуть выше – $27 - 30^\circ\text{C}$ (Литвинов, Сипатов, 2006). Лаборатор-

ные же и некоторые натурные наблюдения показывают, что максимальная добровольная температура много выше и составляет $T_T = 34 - 34.5^\circ\text{C}$.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	
1								dT1	dT2	dT3				Tл	Tм			Tмин.						Ф			
2								12	10	8				8	35			18						10.4			
3	t	Tc1	Tc2	Tc3	Tc4	Tc5	Ttc1	Ttc2	Ttc3	Ttc4	Ttc5	1\4	2\1	3\2	4\3	4\1	23	Tт	замер	Tт	Ts	φ					
4	1	10	12	10	14	11	10	12	10	14	11	4	4	4	4	4	4	14									
5	2	9	12	10	12	11	9	12	10	12	11	4	4	4	4	4	4	12									
6	3	9	11	10	12	11	9	11	10	12	11	4	4	4	4	4	4	12									
7	4	9	11	10	11	11	9	11	10	11	11	4	4	4	4	4	4	11									
8	5	10	11	10	11	11	22	11	10	11	11	4	4	4	4	4	4	11									
9	6	12	13	13	12	11	24	23	21	12	11	4	4	4	4	4	4	12									
10	7	16	16	16	12	11	28	26	24	12	11	4	4	4	4	4	4	12									
11	8	20	19	18	13	11	32	29	26	13	11	4	4	4	4	4	13				20						
12	9	23	21	20	13	11	35	31	28	13	11	1	1	1	1	1	35		35	35	34	0.04					
13	10	25	23	22	14	11	37	33	30	14	11	1	2	2	2	2	33		33	33	33	0.02					
14	11	29	25	24	14	11	41	35	32	14	11	1	2	2	2	2	35		35	35	34	= (T14-W14)^2					
15	12	35	26	25	15	11	47	36	33	15	11	1	2	3	3	3	33		33	33	33	0.12					
16	13	42	27	25	15	11	54	37	33	15	11	1	2	3	3	3	33		33	33	35	1.49					
17	14	44	28	26	16	11	56	38	34	16	11	1	2	3	3	3	34		34	34	31	6.67					
18	15	43	28	26	16	11	55	38	34	16	11	1	2	3	3	3	34		34	34	34	0					
19	16	40	28	25	17	11	52	38	33	17	11	1	2	3	3	3	33		33	33	33	0.03					
20	17	38	27	24	17	11	50	37	32	17	11	1	2	3	3	3	32		32	32	32	0.06					
21	18	33	26	23	18	11	45	36	31	18	11	1	2	3	3	3	31		31	31	31	0.19					
22	19	27	25	21	18	11	39	35	29	18	11	1	2	2	2	2	35		35	35							
23	20	24	23	19	17	11	36	33	27	17	11	1	2	2	2	2	33		33	33							
24	21	19	20	17	16	11	19	20	17	16	11	1	1	1	1	1	19		19	19							
25	22	13	18	14	15	11	13	18	14	15	11	1	1	1	1	4	15										
26	23	12	14	11	14	11	12	14	11	14	11	1	1	1	1	4	14										
27	24	11	13	11	14	12	11	13	11	14	12	1	1	1	1	4	14										
28																											

Рис. 14. Имитация на листе Excel терморегуляторного поведения гадюки в мае при ясной погоде (заданы критериальные значения $T_l = 8$, $T_m = 35$, $T_{min} = 18^\circ\text{C}$). Выделена формула для расчета различий между моделью и реальностью. Для 8 ч утра разность между температурами тела не рассчитывалась, поскольку она в это время зависела не от терморегуляторного поведения гадюки, а от температуры укрытий, которая во Франции выше, чем в Карелии

Складывается парадоксальная ситуация: стремясь к максимальной добровольной температуре, гадюка почти никогда ее не достигает. В легких укрытиях или вне их гадюки быстро перегреваются и вынуждены искать более затененные укрытия, в которых они уже не получают достаточно тепла для нагревания до наибольшей температуры. Избегая перегрева в одном убежище, гадюка переходит в другое, и приобретает температуру тела заведомо ниже максимальной добровольной.

Это значит, что так называемая «оптимальная» температура тела есть статистический феномен, средняя арифметическая (экологическая характеристика) – она соответствует тепловой обстановке того укрытия, которую змеи выбирали и где были пойманы. Однако эти значения всегда на 5 – 7°C ниже максимальной добровольной температуры – той, которую гадюка предпочла бы «оптимальной» (физиологическая характеристика).

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

Такой существенный отрыв физиологического показателя от экологического, на первый взгляд, характеризуют терморегуляторные способности обыкновенной гадюки как весьма неразвитые. В самом деле, в первом приближении (без учета эффекта акклимации: Ибраимова, 1982) можно сказать, что по закону Аррениуса скорость метаболических реакций замедлится в 1.6 раза, то есть на 40% от нормы. Никакой организм не может выдержать постоянный дефицит необходимого ресурса в таком объеме. Теория заставляет искать другое объяснение ситуации.

Ключ к такому объяснению дает наша модель. Максимальная добровольная температура (T_m) может рассматриваться как физиологическая константа терморегуляции. Она играет роль целевого параметра – к нему система стремится, но достичь почти никогда не может (на долю температуры тела выше 30°C приходится менее 10% наблюдений). Обычно достигается менее высокая температура – $28 - 30^\circ\text{C}$. Видимо, это и есть искомая (оптимальная с физиологической точки зрения) температура тела гадюки (T_0), при которой должным образом идут процессы обмена, развития, роста, пищеварения и пр. Тонкость состоит в том, что если бы гадюка стремилась к «оптимальной температуре» тела 30°C , то она смогла бы достичь в среднем лишь уровня $22 - 25^\circ\text{C}$! Имитационная модель ясно показывает, что «притягательная» для гадюки температура должна быть примерно на 5°C выше, чем физиологически оптимальная. Оптимальная температура тела не является для гадюки параметром, определяющим ее терморегуляторное поведение; таким параметром служит максимальная добровольная температура. Стремясь к ней, гадюка в наших экологических условиях автоматически достигает оптимальной температуры тела. Здесь T_m является псевдоцелью, стремление к которой обеспечивает истинную цель, физиологически оптимальную температуру тела.

Такая ситуация достаточно обычна для физиологических функций. Например, прием пищи прекращается при «насыщении», когда стенки желудка окажутся достаточно натянутыми, чтобы механорецепторы сообщили мозгу о достижении псевдоцели – «желудок наполнен». Поступление же питательных веществ в клетки организма (истинная цель питания) начнется лишь через несколько часов. В случае с гадюкой ситуация усложняется тем, что в достижении истинной цели (оптимум

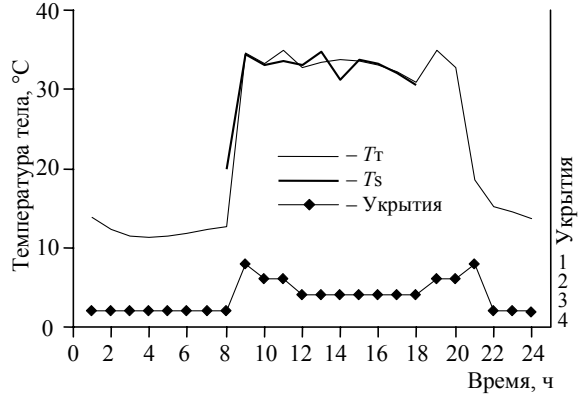


Рис. 15. Моделирование терморегуляторного поведения обыкновенной гадюки в мае: смена укрытий с разным уровнем температур ($T_{c1} - T_{c5}$), суточный ход расчетной температуры тела гадюки (T_t) и наблюдаемой при телеметрии (T_s) (Saint-Girons, 1975). Приняты следующие значения параметров: $dT_1 = 12$, $dT_2 = 10$, $dT_3 = 8$, $T_l = 8$, $T_m = 35$, $T_{\text{мин}} = 18^\circ\text{C}$ (см. рис. 14)

28°C) участвуют не только органы гадюки, но и факторы внешней среды. Тем не менее принципиальных отличий от «чисто физиологических» процессов здесь нет. Подобные механизмы регуляции могут быть выражены с помощью двухконтурной схемы отрицательной обратной связи (Коросов, 2008).

Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что статистические характеристики температуры тела самок и самцов направленно и значимо не отличаются. Это уже третий вывод о сходстве температурных предпочтений разнополых особей (см. рис. 1 и 2), который в целом противоречит устоявшимся представлениям о том, что оптимальные температуры тела у самок (30°C) выше, чем у самцов (28°C) (Чан-Кьен, 1967; Банников и др., 1977 и др.). Причина противоречия состоит в том, что в обсуждаемом экологическом контексте понятие «оптимальная температура» представляет собой не физиологическую характеристику особи, а экологическую характеристику группы особей, полученную путем статистического обобщения (усреднения). Одно из существенных отличий одновозрастных самок от самцов (определения возраста выполнены по слоистым структурам) состоит в том, что они крупнее (Коросов, 2001), поэтому они медленнее нагреваются, но и медленнее остывают (Коросов, 2006). Дольше нагреваясь до максимальной добровольной температуры, они позже самцов покидают поверхность и в целом больше находятся на поверхности почвы, тогда как перешедшие в укрытия самцы уже остывают. Проводя случайный отлов небольшого количества особей разного пола, в среднем получаем значимые отличия между ними по температуре тела. Если же проводить массовый отлов, в выборку попадут все варианты соотношения температур, и статистические характеристики самок и самцов станут примерно равными. Фактически же и минимальные, и максимальные (см. рис. 1), и преферентные температуры (Хилков, Коросов, 1997) у самок и самцов одинаковы. Иными словами, физиологический температурный оптимум у обоих полов одинаков, но самцы менее, чем самки, способны его достичь. Конечно, температурные потребности (значит, и показатели) не остаются постоянными в течение жизни, при размножении, питании и пр. Наши лабораторные опыты показывают, что температурные предпочтения даже у животных одного статуса постоянно меняются в зависимости от сроков и объема наполнения желудка, времени, проведенном в различных условиях. Однако вся архитектура терморегуляторного поведения может определяться изменением лишь одного ключевого параметра, целевой температуры.

Мы предлагаем иное (модельное) видение феномена терморегуляции, которое отличается от предложенного ранее (Черлин, 1984): многочисленные статистические характеристики терморегуляторного поведения гадюки следует свести всего к двум ключевым параметрам – к целевой температуре T_m (аналог максимальной добровольной температуры) и к показателю температурной чувствительности T_l (способность к локации температурной обстановки).

Понятие «целевая температура» призвано акцентировать внимание на его физиологическом смысле – это «штатный параметр» обратной связи, контролирующей поведенческие реакции особи. Определение конкретных значений целевой температуры для особей данного статуса и определенного состояния можно выполнить только с помощью точных наблюдений и моделирования – подбирая та-

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

кие значения T_m , при которых модельная динамика температуры тела совпадет с наблюдениями в природе.

Экологическое понятие «максимальная добровольная температура» несет эмпирико-статистический смысл и соответствует всего лишь максимальному значению в выборке наблюдений (величина которого будет зависеть от репрезентативности выборки). Этого простого содержания недостаточно для теоретического видения терморегуляторного поведения животных.

В заключение отметим, что показатель температурной чувствительности T_l дополняет список характеристик высокой толерантности обыкновенной гадюки к отклонению сиюмоментной тепловой обстановки от наиболее благоприятной. Гадюка не уходит в укрытия и переносит падение температуры тела в тени до 10°C , она терпит без изменения позы перепад внешней и внутренней температуры тела до 1.5°C (Коросов, 2006) и не меняет место баскинга на более благоприятное, пока перепад температур между ними не составит более в $4 - 8^{\circ}\text{C}$.

ВЫВОДЫ

1. Для построения простой и достаточно точной модели терморегуляторного поведения гадюки нужны всего два действительно важных параметра – это целевая температура T_m (аналог максимальной добровольной температуры) и показатель температурной чувствительности T_l (способность к локации температурной обстановки).

3. Параметр «целевая температура» численно выражает псевдоцель терморегуляторного поведения эктотермного животного, которая почти никогда не достигается в природных условиях, но стремление к которой обеспечивает поддержание температуры тела на физиологически оптимальном уровне.

2. Параметр температурной чувствительности гадюки (поток тепла от соседних предметов, вызывающий реакцию перемещения греющейся особи на новое место баскинга) был востребован моделью при ее конструировании (в литературе не встречается). В природной обстановке гадюка реагирует на перепад температур не ниже $T_l \approx 4 - 8^{\circ}\text{C}$ (при удалении вероятной позиции баскинга на $20 - 40$ см).

4. Обширные выборки данных, полученных в природе и в эксперименте, показали, что физиологические характеристики терморегуляции (минимальные, максимальные и преферентные температуры) самок и самцов гадюки совпадают. Известные отличия среднестатистических (экологических) температурных показателей связаны в основном с различной массой животных разного пола и соответствующей разной тактикой баскинга, а также от состояния особей, сезона, объема собранной выборки и прочих особенностей частных выборок.

Благодарности

Автор выражает признательность С.Н. Фомичеву за профессиональную помощь при сборе материала и заведующему отделом природы музея-заповедника «Кижский» Ю.Г. Протасову за разностороннюю помощь в организации исследований.

Исследования осуществлены при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05-04-97506-р_север_а) и Программы «Университеты России» (ур.07.01.244).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохин П.К. 1979. Системные механизмы высшей нервной деятельности. М.: Наука. 453 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Опередитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Дробенков С.М. 1991. Терморегуляторное поведение гадюки обыкновенной (*Vipera berus* L.) в условиях Белоруссии. Минск. 18 с. Деп. ВИНТИ 03.01.91, № 50 – В91.
- Ибраимова Г.И. 1982. Акклимация (акклиматизация) и температурная компенсация у пойкилотермных организмов // Экологическая физиология животных. Ч. 3. Физиология животных в различных физико-географических зонах. Сер. Руководство по физиологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 24 – 41.
- Ивантер Э.В. 1975. Земноводные и пресмыкающиеся. Петрозаводск: Изд-во «Карелия». 96 с.
- Калабухов Н.И. 1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. наука. 177 с.
- Калецкая М.А. 1956. К биологии обыкновенной гадюки // Природа. № 5. С. 101 – 102. Климат Петрозаводска. 1982. Л.: Гидрометеиздат. 214 с.
- Коросов А.В. 2001. Возрастной состав островной популяции обыкновенной гадюки // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетол. о-ва. Пущино; М.: Изд-во МГУ. С. 130 – 132
- Коросов А.В. 2002 а. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. № 2. С. 144 – 147.
- Коросов А.В. 2002 б. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та. 212 с.
- Коросов А.В. 2006. Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. Вып. № 9. С. 88 – 108.
- Коросов А.В. 2008. Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки // Учен. зап. Петрозавод. гос. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. № 1. С. 74 – 82.
- Коросов А.В., Сапунова О.В., Хилков Т.Н. 2003. Реакция обыкновенной гадюки на тепло // Змеи Восточной Европы: Материалы Междунар. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 34.
- Ларионов П.Д. 1977. К экологии обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Якутии // Зоол. журн. Т. 56, вып. 6. С. 919 – 923.
- Литвинов Н.А., Ганицук С.В. 2003. Термобиология змей Волжско-Камского края // Змеи Восточной Европы: Материалы Междунар. конф. / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. С. 50 – 53.
- Литвинов Н.А., Сипатов Н.Н. 2006. Термобиологическая характеристика змей Нижнего Поволжья // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти. № 9. С. 115 – 118.
- Морев Б.Ю. 1980. Предпочитаемые температуры среды и поведения ящериц в пустыне // Температурные компенсации и поведенческий гомеостаз. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. С. 101 – 105.

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ БАСКИНГА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

- Окулова Н.М. 1969. Влияние внешних температур на активность, поведение и температуру тела разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) // Зоол. журн. Т. 48, вып. 10. С. 1500 – 1506.
- Справочник по климату СССР. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. Ч. 1. Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. 1966. Л.: Гидрометеиздат. 81 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 1. Вологодская область и Карельская АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Ч. 6. Облачность и солнечное сияние. 1974. Л.: Гидрометеиздат. 332 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 3 а. Карельская АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Ч. 8. Температура почвы. 1975. Л.: Гидрометеиздат. 210 с.
- Хилков Т.Н., Коросов А.В. 1997. Факторы суточной активности обыкновенной гадюки // Проблемы экологии и токсикологии. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та. С. 118 – 126.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю. 1997. Температурные условия активности серого варана (*Varanus griseus*, Reptilia, Sauria) // Зоол. журн. Т. 76, вып. 2. С. 206 – 211.
- Чан-Кьен. 1967. Систематика и экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L., 1758): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 14 с.
- Черлин В.А. 1983. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Журн. общ. биол. Т. 44, № 6. С. 753 – 764.
- Черлин В.А. 1984. Популяционные аспекты термальных адаптаций пресмыкающихся // Зоология позвоночных. Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ. Т. 17. С. 135 – 172.
- Черлин В.А. 1991. Методы исследований по термобиологии пресмыкающихся // Позвоночные животные Узбекистана. Ташкент: АН УзССР. С. 70 – 79.
- Шилов И.А. 1985. Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк. 328 с.
- Шмидт-Нильсен К. 1982. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир. 800 с.
- Bartholomew G.A. 1982. Physiological control of body temperature // Biology of the Reptilia. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology / Eds. C. Gans, F.H. Pough. London: Academic Press. P. 167 – 211.
- Pough F.H., Gans C. 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation // Biology of the Reptilia. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. London: Academic Press. P. 58 – 66.
- Cossins A.R., Bowler K. 1987. Temperature biology of animals. London; New York: Capman and Hall. 339 p.
- Saint-Girons H. 1975. Observations preliminaires sur la thermoregulation des Viperes d'Europe // Vie et Milieu. Série C: Biologie terrestre, Paris. Vol. 25. P. 137.
- Saint-Girons H. 1978. Thermoregulation comparee des viperes d'Europe. Etude biotelemetrique // Terre et vie. 32. № 3. P. 417–440.
- Schiemenz H. 1978. Zur Ökologie und Bionomie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) Ergebnisse mehrjähriger Beobachtungen Tieren (Teil 1: Abulte Mannchen und Weibchen) // Zool. Abh. Staate. Mus. Tierk. Dresden. Bd. 35, № 1–14. P. 203 – 218.
- Sexton O.J., Hunt S.R. 1980. Temperature relationship and movements of snakes (*Elaphe obsoleta*, *Coluber constrictor*) in a cave hibernaculum // Herpetologica. Vol. 36, №1. P. 20 – 26.
- Spaendonk V.G., Damme V.R., Verheyen R.F. 1990. Thermal ecology of the adder (*Vipera berus* L.) // Belgian J. of Zoology, Brussels. Vol. 120, Suppl. № 1. P. 62 – 63.
- Viitanen P. 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus* (L.), in southern Finland // Annales Zoologici Fennici, Helsinki. Vol. 4, № 4. P. 472 – 546.

A.B. Копосов

A SIMPLE MODEL OF BUSKING OF *VIPERA BERUS* L.

A.V. Korosov

*Petrozavodsk State University
33 Lenina prosp., Petrozavodsk 185640, Russian Federation
E-mail: korosov@psu.karelia.ru*

Empirical features of the thermoregulation behavior of the common viper are determined on mass material of our perennial surveys. No difference between females and males on key thermoregulation parameters has been discovered. A simulation model of viper turning between shelters and a hour-scale simulation model of the body temperature were designed in Microsoft Excel in full accordance with our telemetry data. The maximum voluntary temperature is shown to play a role of some pseudo-purpose, tending to which provides the viper an optimum level of its body temperature.

Key words: *Vipera berus*, basking, model, target parameter, heat sensitivity.