

На правах рукописи



Ганюшина Наталья Дмитриевна

ПАРАМЕТРЫ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ ЗМЕЙ НА СЕВЕРЕ

1.5.15. Экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Томск – 2024

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Петрозаводский государственный университет».

Научный руководитель

доктор биологических наук, профессор
Коросов Андрей Викторович

Официальные оппоненты:

Лада Георгий Аркадьевич, доктор биологических наук, доцент, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина», кафедра биологии и биотехнологии, профессор

Черлин Владимир Александрович, доктор биологических наук, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Дагестанский государственный университет», кафедра зоологии и физиологии, профессор

Куранова Валентина Николаевна, кандидат биологических наук, доцент, федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», кафедра зоологии позвоночных и экологии, доцент

Защита состоится 22 апреля 2024 г. в 12 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета «НИ ТГУ.1.5.02», созданного на базе Института биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства (Биологического института) федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (Научная библиотека ТГУ, малый конференц-зал).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на официальном сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru.

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ: <https://dissertations.tsu.ru/PublicApplications/Details/a876fb1b-f5b3-4f60-8bc4-a883ac089a30>

Автореферат разослан « ____ » марта 2024 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент



Франк Юлия Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Тепловой фактор в жизни рептилий определяет интенсивность течения всех физиологических процессов. Обитая в суровых климатических условиях Севера, теплолюбивые гелиотермные змеи, как и прочие виды пресмыкающихся, обладают широким спектром терморегуляторных адаптаций, нацеленных на поддержание достаточно высокой температуры тела.

Физиологические и поведенческие реакции рептилий, связанные с эктотермией, служат темой многих герпетологических исследований. Накоплен обширный фактологический материал, посвященный термобиологическим и терморегуляторным способностям разных видов (Андреев И. Ф., Morgareidge R. R. и White F. N., Vitt L. J. и мн. др.). В большей части широко известных работ для объяснения полученных фактов не используется какая-либо физиологическая теория регуляции. Черлиным В. А. предпринята попытка создания единой концепции термобиологии рептилий, в которой предлагается рассматривать не только температурные данные, но особое внимание уделяется терморегуляторному поведению. Получить более четкое и формализованное представление о механизме изменения температуры тела рептилий возможно с позиций теории физиологической регуляции посредством отрицательной обратной связи.

Эта теория заключается в наличии штатного параметра, значение которого хранится в памяти центра регуляции. Параметр контролирует величину некой физиологической переменной (содержание в крови сахара, углекислоты, уровень теплоты и пр.), изменяющейся в процессе жизнедеятельности, а отклонения значений переменной от предзаданного уровня параметра вызывают определенные реакции, направленные на возвращение значения переменной к «норме». Переменные, регулирующие разные физиологические процессы, могут быть количественно охарактеризованы. Для процесса терморегуляции также возможны определение и количественная оценка параметров, запускающих терморегуляторное поведение особи.

Оценка параметров терморегуляции возможна лишь на основе репрезентативных данных по температуре тела рептилии. Традиционные методы сбора информации по температуре тела разными исполнителями существенно отличаются, и полученные данные зачастую не сопоставимы друг с другом. Относительно недавно появившиеся в арсенале зоологов датчики (логгеры), автономно регистрирующие температуру, существенно увеличили качество и количество получаемых данных.

Сопоставление форм поведения рептилий с текущей температурой тела, замеренной логгерами, позволяет точно рассчитать термобиологические показатели и дополнить теорию терморегуляции рептилий количественно

оцененными параметрами. Однако пока у этой методики есть ограничение – логгеры имеют относительно большие размеры и могут быть имплантированы под кожу или в полость тела только достаточно крупным животным. В Карелии обитают два подходящих вида рептилий – обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) и обыкновенный уж *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758). На изучение терморегуляторных особенностей этих видов и направлено данное исследование.

Степень разработанности. Вопросы термобиологии рептилий затрагиваются в большом количестве российских и зарубежных исследований, число которых, по оценке Черлина В. А., составляет более 3,5 тысяч. Накоплен большой материал по термобиологии разных видов пресмыкающихся, но практически отсутствуют работы, рассматривающие терморегуляцию рептилий с позиций физиологической теории регуляции. Эта теория применительно к терморегуляции рептилий обсуждается в работах Mitchell D., Huey V. R., но не находит никакого приложения к практике герпетологических исследований и не встречается в современных обобщающих работах (Taylor E. N. et al.) по этой теме. Известны немногие работы по терморегуляции рептилий, в основе которых лежит физиологическая теория регуляции. В частности, в работах Коросова А. В. описывается опыт применения физиологической теории регуляции посредством отрицательных обратных связей и предлагается принцип регистрации параметров терморегуляции при одновременном наблюдении за поведением животного.

Феномен терморегуляции рептилий посредством физиологических и поведенческих реакций показан на многочисленных примерах и не вызывает сомнений. Использование теории регуляции на основе отрицательной обратной связи позволило бы выявить физиологические параметры терморегуляции, которые запускают специфические терморегуляторные реакции организма рептилии.

Цель и задачи. Цель работы – количественно оценить параметры терморегуляции северных видов змей на основе физиологической теории регуляции посредством отрицательной обратной связи.

Задачи исследования:

1. Представить процесс терморегуляции рептилий с помощью структурной схемы отрицательной обратной связи, включающей параметры терморегуляции.
2. Выявить температурные характеристики, имеющие смысл параметров терморегуляции, изучить их статистические свойства.
3. Проанализировать опыт использования температурных показателей, выделить показатели, подходящие для рептилий, и изучить их статистические свойства.
4. Выявить отличия параметров терморегуляции в разных частях ареала у двух видов змей.
5. Выявить межвидовые отличия параметров терморегуляции двух видов змей.

6. Разработать схему наблюдений за терморегуляторной активностью при вольерном содержании змей.

7. Апробировать и оптимизировать технологию регистрации температуры тела животных с помощью вживленных датчиков (логгеров).

8. Разработать структуру базы данных и программное обеспечение для ее обработки в среде программы R.

Научная новизна. Впервые организовано длительное термобиологическое наблюдение в естественных условиях в вольере за двумя видами рептилий с имплантированными логгерами. Проведены массовые эксперименты с использованием вживленных температурных датчиков, что позволило собрать обширный уникальный материал. Впервые интегрированы количественные температурные данные и количественные характеристики поведенческих реакций животных, что дало возможность выполнить оценки устойчивых термофизиологических параметров терморегуляции рептилий. Впервые предложен ряд термобиологических параметров, имеющих строгий физиологический смысл и хорошие статистические свойства; предложена оригинальная методика их оценки. На основе точно рассчитанных параметров переформулирована теория терморегуляции посредством отрицательной обратной связи.

Теоретическая и практическая значимость. В диссертации теория терморегуляции рептилий переформулирована в терминах строгой и формализованной физиологической теории регуляции посредством отрицательной обратной связи. На этой основе сконструированы 2 ключевых параметра и 8 дополнительных термобиологических характеристик с описанием алгоритмов их расчета, отмечены преимущества и недостатки каждого показателя, предложены варианты интерпретации их биологического смысла. Использование параметров терморегуляции дает возможность для строгого статистического сопоставления данных по разным видам или популяциям, полученных разными учеными. Сравнение термобиологических характеристик разных групп животных с применением предложенных унифицированных методик дополняет теоретические положения о температурном диапазоне жизни пресмыкающихся и может способствовать развитию общей концепции термобиологии рептилий.

Практическое применение полученные данные находят в образовательном процессе Петрозаводского государственного университета по дисциплинам «Герпетология», «Математические методы в биологии», «Имитационное моделирование». На базе биологического стационара, где размещается экспериментальная вольера со змеями, проводится полевая практика студентов.

Методология и методы диссертационного исследования. Работа выполнена при последовательном использовании принципов системного подхода. В процессе сбора данных по температуре тела и окружающей среды применялись общепринятые современные методы, проведен статистический анализ результатов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Механизм терморегуляции рептилий может быть описан в терминах физиологической теории регуляции посредством отрицательной обратной связи с помощью параметров терморегуляции.

2. При моделировании терморегуляторного поведения северных змей в дневное время достаточно учитывать только две реакции – тепловую чувствительность и избегание перегрева, которые могут быть количественно оценены как параметры терморегуляции.

3. Для внутривидовых и межвидовых сравнений параметров терморегуляции из широкого спектра рассмотренных температурных характеристик пригодны только два (максимальная добровольная и максимальная типичная температура), остальные в большей мере характеризуют экологические условия местообитания или индивидуальные физиологические особенности.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов диссертационного исследования обусловлена репрезентативной выборкой (5 250 000 чисел в базе данных), использованием современных методов исследования, которые соответствуют цели работы и поставленным задачам. Полученные данные подтверждают положения физиологической теории регуляции посредством отрицательной обратной связи.

Апробация результатов исследования. Материалы работы изложены на следующих научных мероприятиях: 5th Biology of the Vipers Conference (Chefchaouen, Марокко, 2017), 69-я Всероссийская (с международным участием) научная конференция обучающихся и молодых ученых (Петрозаводск, 2018), 7-й съезд Герпетологического общества имени А. М. Никольского (Махачкала, 2018), 70-я Всероссийская (с международным участием) научная конференция обучающихся и молодых ученых (Петрозаводск; 2018), международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2018» (Москва, 2018), 71-я Всероссийская (с международным участием) научная конференция обучающихся и молодых ученых (Петрозаводск, 2020), международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2020» (Москва, 2020), международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2021» (Москва, 2021), 8-й съезд Герпетологического общества имени А. М. Никольского (Звенигород, 2022), международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2022» (Москва, 2022).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 работ, в том числе 8 статей в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук (из них 2 статьи, переводные версии которых включены в российский научный журнал, входящий в Scopus; 1 статья в российском научном журнале, входящем в Scopus), 10 публикаций в сборниках материалов международных (из них 1 зарубежная) научных конференций и молодежных научных форумов, всероссийских (с международным участием) научных конференций, съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН.

Личное участие автора. Автором принято участие в большей части полевых исследований, содержании животных в вольере и проведении над ними экспериментов, статистической обработке данных. Текст диссертации написан по плану, согласованному с научным руководителем. Доля участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу соавторов.

Структура и объем диссертации. Диссертация включает введение, 6 глав, заключение, список использованной литературы (194 наименования, 65 из них на иностранных языках), приложение. Текст диссертации изложен на 139 страницах, проиллюстрирован 14 таблицами и 74 рисунками.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1 Принципы терморегуляции рептилий (литературный обзор)

Подготовлен аналитический обзор публикаций, посвященных термобиологии и терморегуляции рептилий. Даны определения основных терминов, рассмотрены тепловые потоки среды и тепловой баланс тела рептилий, влияние температуры на физиологические процессы рептилий, описаны общие представления о терморегуляции рептилий, показаны пути оценки различных температурных характеристик.

Терморегуляция посредством отрицательной обратной связи. Физиологическая регуляция заключается в реагировании организма на отклонение определенной характеристики внутренней среды от заданной нормы. Рассматриваются и сравниваются две основные величины: нормальный «штатный» параметр, который хранится в неких регистрирующих структурах, и текущая характеристика состояния особи. В конкретном акте регуляции можно выделить два этапа: обнаружение отклонения значения текущей характеристики от значения штатного параметра и выработка компенсаторных реакций, нивелирующих это отклонение (рисунок 1).

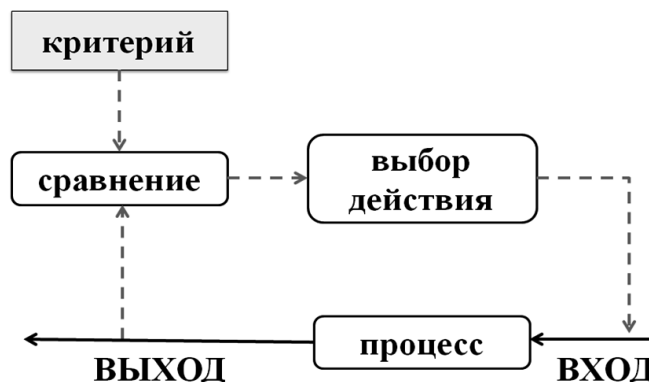


Рисунок 1 – Физиологическая регуляция с помощью отрицательной обратной связи

Схема обратной связи имеет универсальный характер, встречается во многих регуляторных системах и позволяет делать строгие количественные описания процессов управления.

2 Материалы и методы

Изучены 2 вида рептилий – обыкновенная гадюка (35 экз.) в трех точках ареала (N 57, 62, 66) и обыкновенный уж (5 экз.) в двух точках ареала (N 57, 61) с 2014 по 2022 гг. Проводились измерения температуры тела и окружающей среды, на основе которых рассчитаны терморегуляторные показатели и параметры (таблица 1).

Таблица 1 – Терморегуляторные показатели и параметры

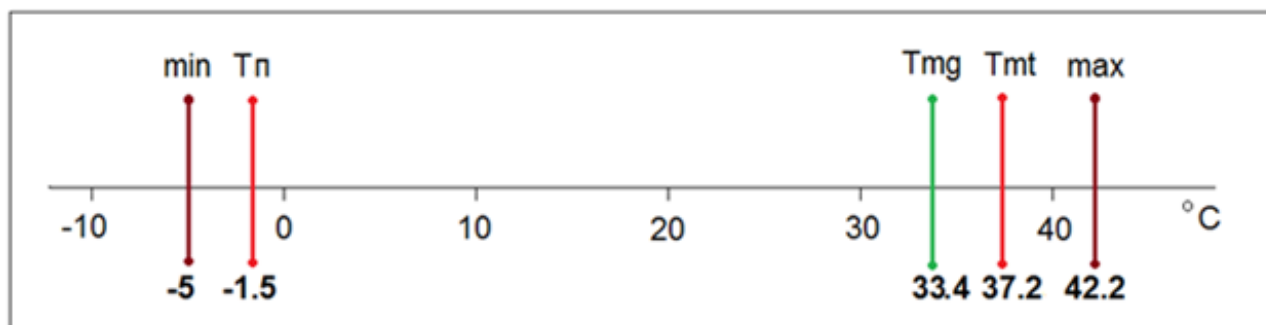
Обозначение	Название	Описание	Методика расчета
T_{min}	Минимальная температура	Минимальная температура тела, зафиксированная за все время наблюдений	Самая низкая температура у данной особи
t_e	Время выхода	Начало утреннего обогрева под лучами солнца	Количество минут от полуночи, показывающее момент начала утреннего нагревания
S	Относительная сумма температур	Теплолюбивость особи	Среднее значение всех температур тела, измеренных с 8 до 18 часов
V	Скорость нагревания	Способность к аккумуляции теплоты	Коэффициент пропорциональности линейной регрессии температуры от времени для утренней температуры тела змей
T_b	Средняя температура во время баскинга	Типичная температура тела на баскинге	Средняя температура тела при температуре воздуха в траве выше 23 °C
T_{mh}	Максимальная высшая температура	Максимальная температура тела, зафиксированная за все время наблюдений	Самая высокая температура у данной особи
T_n	Средняя нормированная температура	Среднее значение отклонения температуры особи от среднего для группы	Усредненная разность текущей температуры тела от температуры всех особей, деленная на стандартное отклонение
T_{mg}	Максимальная добровольная температура	Верхний порог толерантности, оцененный по поведению особи	Средняя температура тела в момент ухода змеи от перегрева
T_{mt}	Максимальная типичная температура	Статистически обоснованный верхний порог толерантности	Предел в правой части распределения значений температуры тела
T_{act}	Медианная активная температура	Правая часть распределения температур тела	Медиана выборки температур тела выше 30 °C

Животные содержались в вольере под открытым небом в условиях, полностью аналогичных естественным. Температура измерялась логгерами типа ДТНЗА-28 и DS1921. Датчики имплантировали посередине туловища под кожу спины и в полость тела. Температура среды регистрировалась в разных точках вольеры (укрытие, «трава», почва, открытая поверхность). За змеями велось видеонаблюдение, с последующей расшифровкой поведения. Общий объем базы данных по температуре тела и среды составил 750 000 строк (5 250 000 чисел). Количественная обработка выполнена в среде пакета R.

3 Температурный диапазон жизни змей на севере

3.1 Границы толерантного диапазона

Нижний порог температурной толерантности гадюки. В результате экспериментов установлено, что взрослые гадюки могут выдерживать отрицательные температуры в состоянии переохлаждения вплоть до -5°C . Отмечено сохранение подвижности гадюк при температурах до $-1,5^{\circ}\text{C}$, это подтверждает предположение о перемещениях гадюк в зимовальных убежищах. Также при этих температурах гадюки проявляют оборонительные реакции, шипят, но не совершают попыток укуса. Полное замораживание обыкновенная гадюка не переносит, но после частичного – восстанавливается. Таким образом, температурным порогом ($T_{п}$) в области минимума является $-1,5^{\circ}\text{C}$ (рисунок 2).



min – летальная минимальная температура, $T_{п}$ – температура переохлаждения,
 T_{mg} – максимальная добровольная температура, T_{mt} – максимальная типичная температура,
 max – максимальная витальная температура

Рисунок 2 – Значения некоторых термобиологических показателей и параметров для обыкновенной гадюки

Верхний порог температурной толерантности гадюки. Общепринятый верхний порог выживания гадюки составляет $37,25^{\circ}\text{C}$. Зафиксированные логгерами максимальные значения температуры тела для разных особей лежат в диапазоне от $36,5$ до $42,2^{\circ}\text{C}$, средняя высшая максимальная температура равна $39,2 \pm 1,21^{\circ}\text{C}$.

Границы толерантного диапазона ужа. Специальных экспериментов по охлаждению ужей не проводилось, однако при подготовке к имплантации датчика охлаждение ужа наравне с гадюками до $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ вызвало остановку сердца. По этим косвенным данным можно предположить, что ужи менее холодостойки, чем гадюки. Максимальные высшие температуры ужей значительно ниже, чем таковые у гадюк ($36,7 \pm 1,2\text{ }^{\circ}\text{C}$), самое высокое значение температуры тела ужа $39,1\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Для северных змей не существует оптимальных значений температуры тела, а есть лишь границы выживаемости, а также верхний температурный порог. Температурные границы выживаемости рептилий определяются как значением температуры тела, так и продолжительностью действия этой температуры: чем дольше держится критическая температура тела, тем уже становятся пределы выносливости.

3.2 Годовой ход температуры тела и среды

Для оценки терморегуляторных способностей обыкновенной гадюки была построена частотная диаграмма, характеризующая продолжительность пребывания животного при той или иной температуре тела (рисунок 3). Под терморегуляцией мы понимаем изменение температуры тела в стремлении вывести ее на достаточно высокий уровень. В таком случае способность к терморегуляции может проявляться лишь тогда, когда температура среды превышает $23\text{ }^{\circ}\text{C}$.

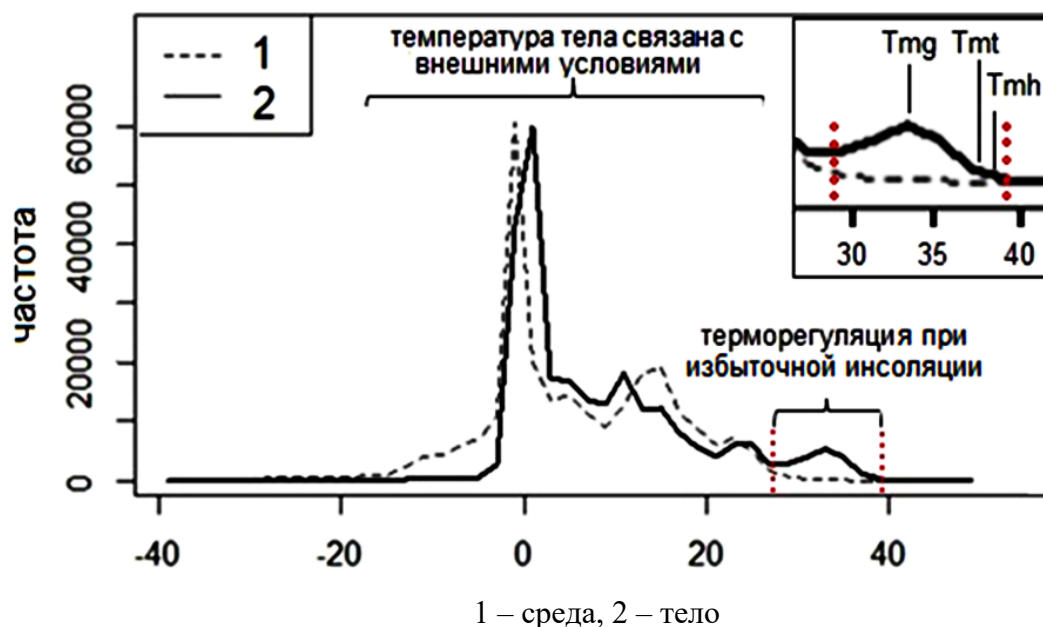


Рисунок 3 – Распределение значений температуры среды и тела гадюки за год (из выборок за 2013–2020 гг.)

Количество значений температуры тела, связанных с терморегуляцией в условиях достаточной и избыточной инсоляции, составляет около 8 % от общего объема выборки. Климатические условия Карелии благоприятствуют потребностям вида весьма непродолжительное время в течение года. Однако и этого гадюке достаточно для поддержания нормальной жизнедеятельности.

4 Терморегуляторные параметры и показатели

Изучение феномена терморегуляции у змей мы выполняли на основании физиологической теории регуляции. Наиболее разработанной теорией регуляции с понятными количественными параметрами является кибернетический механизм регуляции посредством отрицательной обратной связи, который можно применить для объяснения терморегуляции рептилий.

В системе терморегуляции млекопитающих штатный параметр, который задает уровень необходимой температуры тела (примерно 37 °С), является неизменным *двойным* критерием и используется для регистрации отклонения температуры тела от «нормы» – как в сторону перегрева, так и в сторону переохлаждения. Система терморегуляции рептилий устроена иначе – они не способны повысить температуру тела за счет внутреннего термогенеза. У гелиотермных северных рептилий существует верхнее пороговое значение, позволяющее избежать перегрева; такие значения температуры принято называть максимальной добровольной температурой. Важно отметить, что измерение максимальной добровольной температуры делают не в гипоталамусе (где хранится «нормальное» значение), а в разных частях тела. Очевидно, температура поверхности тела или внутренних слоев не будет равна истинной физиологической константе (рисунок 4), но полученные значения температуры тела, при которых змея осуществляет терморегуляторное поведение, должны жестко коррелировать с ней и будут служить ей хорошей косвенной оценкой, аналогичной оценке нормальной температуры в подмышечной впадине человека, хотя константа, хранящаяся в гипоталамусе, несколько выше.

Когда температура тела рептилии достигает порогового значения, включаются реакции избегания перегрева, они могут быть как физиологическими – вазомоторная регуляция, усиленная вентиляция слизистых оболочек; так и исключительно поведенческими – изменение позы, поиск прохладных мест и субстратов и т. д.

При этом у северных рептилий отсутствует видовой нижний температурный порог, который регулировал бы избегание охлаждения. Поскольку терморегуляция рептилий в основном поведенческая, наличие «нижнего» порога вынуждало бы их находиться в непрерывном поиске подходящих более теплых условий, т. к. прохладная погода Карелии очень часто не дает змеям нагреться до максимальных температур. Подобной повышенной

активности у змей при дефиците тепла на Севере не наблюдается: отсутствие необходимых условий (например, затенение облаком солнца) змеи пережидают, а когда температура тела становится слишком низкой, уходят в ночные укрытия. Есть основания полагать, что этот уход также контролируется своим параметром. Слишком интенсивное вечернее остывание вынуждает их уходить в убежище, в которое они уже привыкли прятаться от любых опасностей. К сожалению, пока нам не удалось обнаружить конкретное значение этого параметра.



Рисунок 4 – Схема терморегуляции рептилий на основе отрицательной обратной связи

Кроме реакции избегания перегрева, на диаграмме суточного хода температур видны переходы от остывания к нагреванию, на наш взгляд, эти изменения контролируются параметром теплочувствительности. Побуждение к повышению температуры тела у рептилий выполняет относительный температурный порог, некоторая разница температур тела и среды, стимулирующая их к переходу в более благоприятные тепловые условия в том случае, если они имеются поблизости и доступны для восприятия органами чувств. Есть данные, подтверждающие наличие такого порога у гадюки. Зафиксировано, что она начнет перемещаться, если на расстоянии около 20 см температура субстрата будет выше температуры ее тела примерно на 5–8 °С.

Температура тела рептилий количественно соответствует параметрам терморегуляции лишь несколько раз в течение суток, а в остальное время она

свободно варьирует. Учитывая особенности терморегуляторного поведения гелиотермных рептилий, распределение температуры их тела в любой период теплого сезона будет иметь ожидаемый сложный характер, по большей части не связанный с терморегуляцией, но с температурой среды. В таком случае широко используемые статистические параметры, такие как средняя арифметическая, или различные диапазоны температур тела, не будут ничего сообщать о сущности терморегуляторных реакций рептилий. Попытка ограничить рассматриваемый диапазон температур внешними критериями (измерения только днем, только в ясную погоду, только во время «активности») не может изменить сути вопроса – полученный диапазон температур тела будет определяться в большей или меньшей степени тепловыми условиями среды, а не терморегуляторными реакциями.

В случае если цель термобиологических исследований – поиск видовых физиологических параметров терморегуляции, необходимо обнаружить и оценить именно пороговые значения температуры тела, достижение которых вызывает терморегуляторные поведенческие реакции. Именно эти значения будут оценками физиологических штатных параметров терморегуляции. Работа в этом направлении привела нас к разработке ряда новых показателей.

Из всех разработанных нами термобиологических характеристик точную и устойчивую характеристику физиологической константы терморегуляции дают максимальная добровольная (T_{mg}) и максимальная типичная (T_{mt}) температуры.

Максимальная добровольная температура (T_{mg}) – высокая температура тела рептилии, по достижении которой она осуществляет поведенческую терморегуляцию, направленную на снижение температуры тела.

Методически определение максимальной добровольной температуры подразумевает натурное наблюдение животных с целью фиксации передвижений, изменений позы и других реакций на перегрев. Для этого мы вели круглосуточное наблюдение за мечеными змеями и затем расшифровывали видеозаписи, снабжая базу данных соответствующей информацией о позе и поведении рептилий.

Чтобы рассчитать максимальную добровольную температуру, для всего ряда данных рассчитывали скользящую регрессию – зависимость температуры тела от номера шести соседних отсчетов и вносили в базу данных соответствующий данному отсчету коэффициент. Далее в базе данных отыскивали фрагменты хода температур, когда змея нагревалась в течение 12 минут, после чего начинала остывать. Момент времени, когда менялся знак коэффициента регрессии, и есть момент начала остывания, так как это точка перегиба на графике температурной кривой. Затем программа определяла, двигалась ли в этот момент змея (соответствующий индекс в графе поведения). Если животное не меняло позу и не двигалось, считали, что остывание связано

с факторами среды (остывание из-за ветра, облаков), а данные значения температуры тела не учитывали. Если же змея двигалась, то это значение температуры тела считали значением максимальной добровольной температуры Tmg . Часто наблюдалась ситуация, когда змея начинала двигаться в поисках прохладного места, но некоторое время вынужденно продолжала нагреваться, поэтому максимальная добровольная температура всегда ниже максимальных значений температуры, которые герпетологи часто фиксируют в природе. Полученные значения за весь период наблюдений усредняли для каждой особи и рассчитывали стандартное отклонение.

Максимальная добровольная температура не зависит от пола, возраста, размеров тела, окраски особи и погодных условий, а потому является термофизиологическим параметром.

Максимальная типичная температура (Tmt) – точка пересечения оси температур с линией тренда падения частот в правой ветви распределения. На температурной шкале это такая точка, правее которой температура тела гадюки обычно не встречается (рисунок 5).

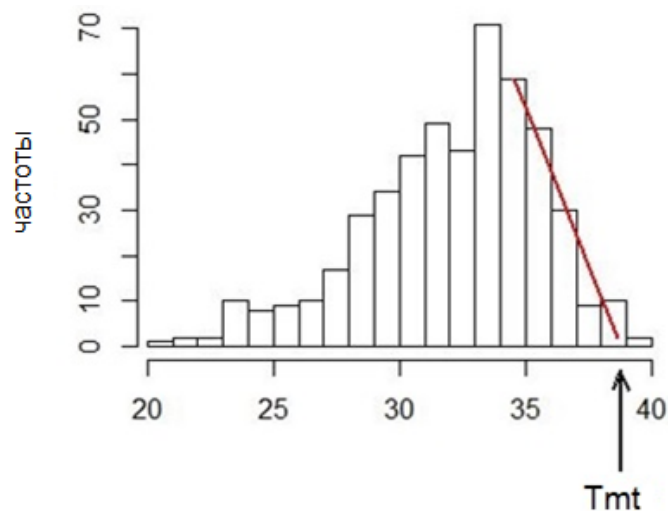


Рисунок 5 – Линия регрессии для правой ветви частотного распределения температуры тела

В распределении значений дневной температуры тела северных змей только правый скат похож на гауссиану; центром условного нормального распределения в области высоких значений можно принять класс с наибольшей частотой вариант, а на правой части можно выделить значение, отсекающее 5 % от выборки, это и будет значение максимальной типичной температуры.

Мы разработали три метода для оценки этого значения: метод квантилей, метод регрессии, метод квантилей по регрессии. Этот параметр не зависит от морфологических особенностей животных и от окружающей тепловой обстановки.

Максимальная типичная температура всегда будет выше максимальной добровольной, поскольку по достижении максимальной добровольной температуры змея ищет способ охладиться, но некоторое время неизбежно продолжает нагреваться, что формирует правую ветвь высоких температур, ограниченных значением максимальной типичной температуры.

4.1 Эмпирические оценки параметров терморегуляции на примере обыкновенной гадюки

В данном разделе приводятся оценки температурных показателей и параметров, рассчитанных для 26 особей обыкновенной гадюки, отловленных на о. Кизи. Обсуждается их изменчивость, взаимосвязь и зависимость от условий среды и размерных характеристик особи; дается биологическая интерпретация полученных значений.

По известной ранее классификации, температурные характеристики можно разделить на термоэкологические и термофизиологические.

Термоэкологические показатели характеризуют феномен изменения температуры тела вслед за изменчивыми потоками теплоты от среды. Эти показатели во многом зависят от метеорологических и сезонных факторов изменчивости потоков теплоты в среде, в силу чего при обобщении данных их значения широко и ненаправленно варьируют. Несмотря на то, что они записаны в единицах температуры тела, фактически они характеризуют температуру окружающей среды, а не способности особи к терморегуляции. По этой причине такие показатели мало годятся для сравнения групп животных разных видов, особей из разных регионов или наблюдаемых в разное время. Однако если условия наблюдения за животными совпадали (например, были синхронизированы по времени), эти показатели можно использовать для сравнения разных групп животных. К таким показателям мы относим минимальную температуру (T_{min}), время утреннего выхода (t_e), относительную сумму температур (S).

Термофизиологические показатели, в отличие от термоэкологических, характеризуют физиологические особенности животного в определенных экологических условиях. Из рассмотренных нами характеристик к термофизиологическим показателям относятся скорость нагревания (V), средняя нормированная температура (T_n), средняя температура во время баскинга (T_b), максимальная высшая температура (T_{mh}).

Термофизиологические параметры призваны характеризовать видовую физиологическую норму и не должны зависеть от среды (рисунок 6, рисунок 7).

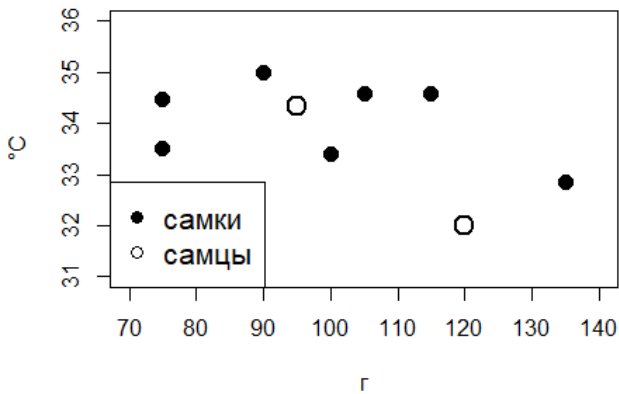


Рисунок 6 – Соотношение максимальной добровольной температуры особей обыкновенной гадюки и массы их тела

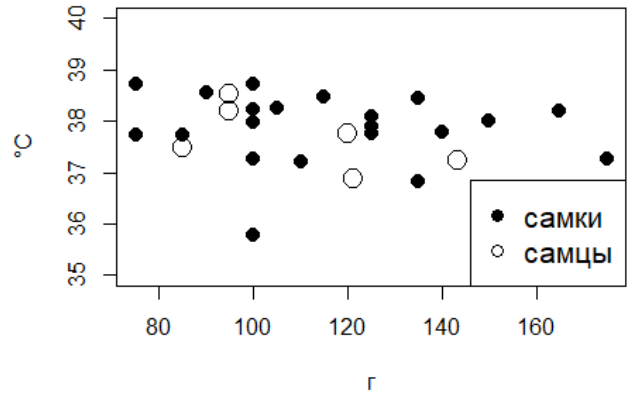


Рисунок 7 – Соотношение максимальной типичной температуры особей обыкновенной гадюки и массы их тела

Эти показатели являются константами, вызывающими физиолого-этологические реакции терморегуляции. Такие температурные характеристики неразличимы у разных особей, их можно назвать устойчивыми, или видовыми, термофизиологическими параметрами. В группу термофизиологических параметров входят максимальная добровольная (T_{mh}), максимальная типичная (T_{mt}) температуры, медианная температура активности (T_{act}).

Использование параметров терморегуляции позволяет обнаружить адаптации рептилий к разным условиям среды, доказательно проводить межпопуляционные и межвидовые сравнения (рисунок 8).

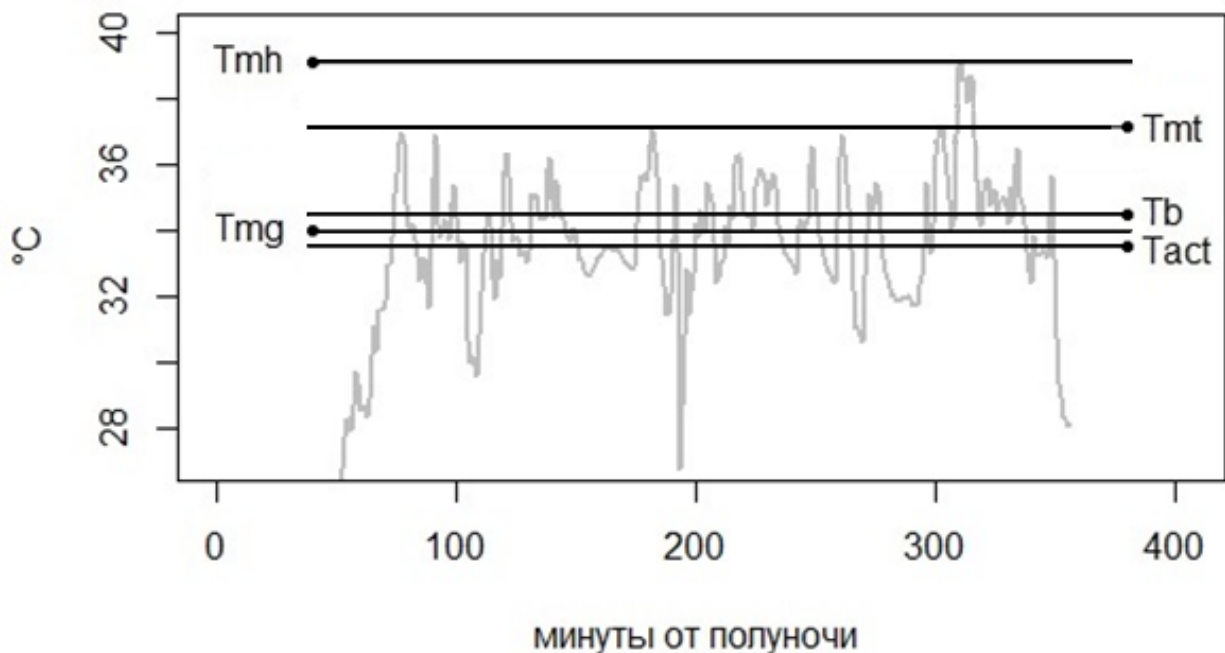


Рисунок 8 – Некоторые температурные характеристики на фоне типичной траектории дневной температуры тела гадюки

4.2 Отличия параметров терморегуляции, оцененных по наружной и внутренней температуре тела

Расчет параметров по данным логгеров, которые находились под кожей и в полости тела, производился по отдельности. Данные с датчиков, вживленных в полость тела, позволяют более точно оценить главный (физиологический) терморегуляторный параметр – верхний порог температурной толерантности. Подкожная имплантация датчиков является менее травматичной, но полученные данные смещены в сторону больших значений. Несмотря на это, мы рассматриваем наружные температуры как хороший индикатор температуры внутренних слоев тела, а рассчитанные по ним параметры терморегуляции – как надежную оценку истинной физиологической константы терморегуляции.

5 Отличия параметров терморегуляции в разных частях ареала

Использованный нами метод измерения температуры тела животного с помощью имплантированных датчиков позволяет выполнить точные статистические сравнения для разрешения вопроса о различии параметров терморегуляции в разных географических точках.

Материалы по гадюкам получены в трех точках: южная часть Карелии (остров Кижы), на северной границе ареала (с. Кереть, Лоухский район, Карелия) и в Пермском крае. Данные по ужам собраны на р. Укса (Карелия) и в Пермском крае.

5.1 Изменчивость термобиологических параметров и показателей в популяциях обыкновенной гадюки

Значения параметров и показателей терморегуляции обыкновенной гадюки характеризуются небольшой изменчивостью (таблица 2).

Анализ данных показал, что значимые отличия параметров терморегуляции наблюдаются только для приполярной популяции, у которой три параметра максимальной температуры (T_{mt} , T_{mg} , T_{act}) оказались ниже. Очевидно, гадюки адаптировались к пониженному уровню инсоляции на севере, и все необходимые метаболические процессы протекают при более низких температурах.

Ранее при использовании полевых измерений считалось, что ключевые параметры терморегуляции рептилий постоянны на протяжении всего ареала. Данные по температуре тела, полученные с помощью логгеров, не подтверждают это предположение.

Таблица 2 – Значения параметров терморегуляции для особей обыкновенной гадюки из разных частей ареала

Регион	Статистические характеристики	S, °C	Tmin, °C	Tmh, °C	Tmt, °C	Tmg, °C	Tact, °C	Tb, °C	V, °C/мин
Кижы	M	24,8	5,9	39,5	37,8	33,9	33,4	31,9	0,5
	sd	3,66	3,05	1,13	0,66	0,33	0,44	2,15	0,09
	n	12554	26	26	54518	153	44156	7875	2120
	Число особей	26	26	26	26	9	26	26	20
Кереть	M	28,5	9,9	38,8	36,7	32,6	32,9	31,9	0,4
	sd	0,69	0,86	1,39	1,06	0,87	0,47	0,58	0,07
	n	13042	7	7	72803	1423	64626	56573	1390
	Число особей	7	7	7	7	7	7	7	7
Пермь	M	27,8	5,2	37,8	37,0	–	33,5	33,3	–
	sd	0,69	4,68	0,56	0,24	–	0,17	0,39	–
	n	61	2	2	446	–	327	273	–
	Число особей	2	2	2	2	–	2	2	–

5.2 Изменчивость термобиологических параметров и показателей в популяциях обыкновенного ужа

Терморегуляторные параметры и показатели, рассчитанные для обыкновенного ужа в двух точках ареала, не имеют статистически значимых отличий (таблица 3).

Таблица 3 – Средние значения температурных показателей для ужа обыкновенного из Карелии (3 экз.) и Пермского края (2 экз.) и уровень значимости их различий

Регион	Статистические характеристики	S, °C	Tmin, °C	Tmh, °C	Tmt, °C	Tact, °C	Tb, °C
Карелия	M	22,4	11	36,7	34,5	31,5	27,4
	S	0,75	1,14	1,22	0,45	0,20	1,54
	n	2172	3	3	2736	2370	984
Пермь	M	18,2	8,5	37,5	35,5	31,4	26,5
	sd	0,51	4,19	0,85	1,06	0,32	0,24
	n	160	2	2	265	241	1042
p		0,2	0,8	1	0,7	0,8	0,8

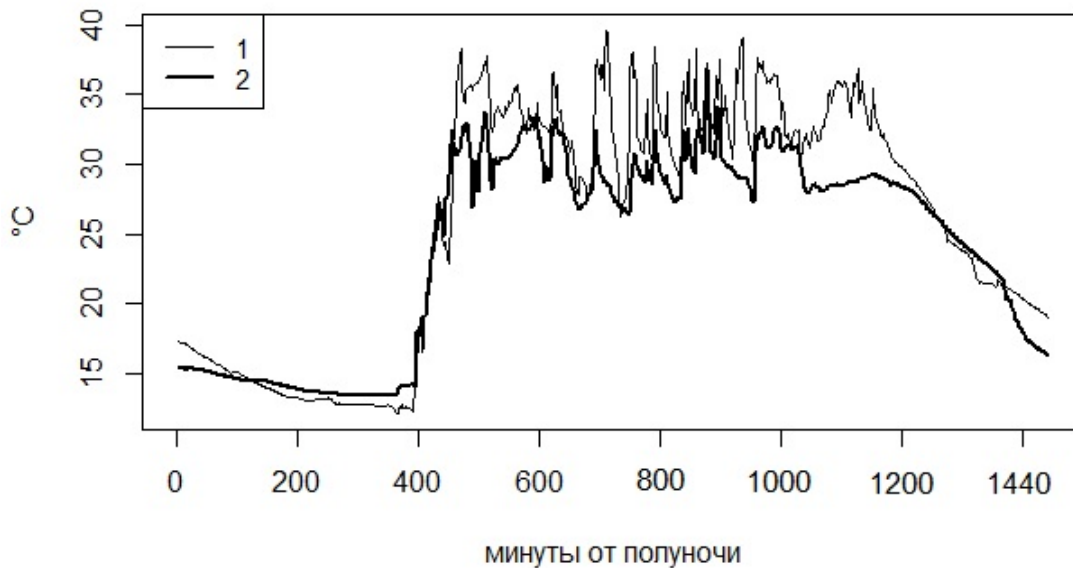
Большая часть значений температурных показателей, рассчитанных для ужей из Карелии, выше, чем таковые для ужей из Пермского края. Необходимо отметить, что ужи в Карелии распространены не повсеместно, а некоторыми анклавами, где условия среды благоприятствуют развитию яиц, то есть более северное (на 450 км) местообитание может существенно не отличаться по условиям среды от южного.

Отсутствие достоверных отличий не позволяет сделать заключение об отличии параметров терморегуляции на протяжении изученной части ареала обыкновенного ужа.

6 Межвидовые отличия параметров терморегуляции

6.1 Суточный ход температуры тела гадюки и ужа

Наблюдения показали, что поведение ужей и гадюк в течение суток имеет как сходные черты, так и существенные отличия. Период дневной активности у обоих видов связан с инсоляцией и примерно совпадает (рисунок 9). Оба вида проявляют теплолюбивость и стремление в тепло, однако «предпочитаемые» температуры тела гадюки на 3–5 °С выше, чем у ужа.



1 – гадюка обыкновенная, 2 – уж обыкновенный

Рисунок 9 – Суточный ход температуры тела двух видов змей в ясный день (04.07.2019)

6.2 Отличия параметров терморегуляции гадюки и ужа

Все температурные показатели и параметры у гадюки выше, чем у ужа (таблица 4). Исключение составляет лишь минимальная температура, не имеющая значимых отличий.

Таблица 4 – Средние значения температурных параметров и показателей обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки и уровень значимости их различий

Вид	Статистические характеристики	Tmin, °C	te, мин	S, °C	V, °C/мин	Tb, °C	Tmh, °C	Tmg, °C	Tmt, °C	Tact, °C
гадюка	M	6,68	471	25,73	0,48	31,99	39,25	33,35	37,58	33,33
	sd	3,21	52,4	3,53	0,09	1,89	1,22	0,90	0,86	0,46
	n	35	3510	25657	3510	64721	35	1576	127767	109109
уж	M	9,97	497	20,71	0,29	26,09	37,02	–	34,88	31,44
	sd	3,09	74,44	2,33	0,13	1,13	2,21	–	1,25	0,21
	n	5	232	2332	232	2026	5	–	3001	2611
p		0,05	0,4	0,007	0,02	0,0006	0,01	–	–	0,0004

Малоподвижная гадюка посредством баскинга целенаправленно стремится обеспечить себе высокую температуру тела, избегая перегрева.

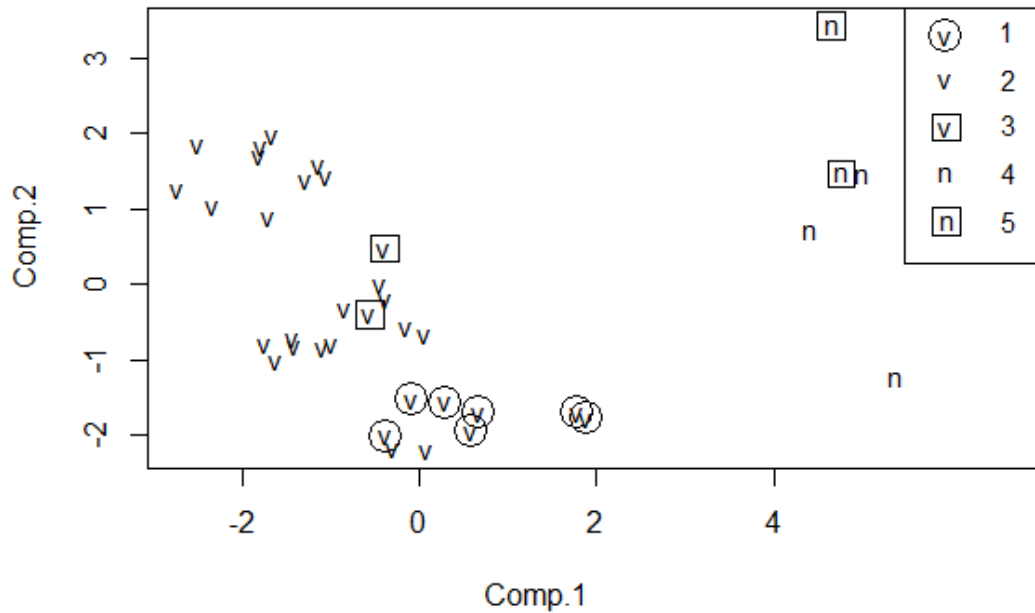
6.3 Анализ данных с помощью многомерной статистики

В поиске общих тенденций различия между ужами и гадюками был выполнен компонентный анализ по всем полученным показателям, характеризующим змей. Исходная матрица имеет 7 столбцов (температурные характеристики особей: *Tmin*, *te*, *S*, *Tb*, *Tmh*, *Tmt*, *Tact*) и 38 строк – полный набор показателей для каждой особи. В двух главных компонентах, объясняющих около 75 % информации об общей изменчивости, выделились не пересекающиеся группы показателей (таблица 5).

Таблица 5 – Факторные нагрузки в двух первых компонентах при изучении структуры корреляции между показателями и параметрами терморегуляции для всех изученных особей

Температурные характеристики	Компонента 1	Компонента 2
S	-0,14	-0,63
Tmin	0,29	-0,54
Tmh	-0,41	-0,20
Tmt	-0,51	-0,05
Tact	-0,49	-0,17
Tb	-0,39	-0,05
te	0,28	-0,49
sd, %	49	25
Примечание – полужирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции.		

В первой главной компоненте высокие нагрузки имеют характеристики: максимальная высшая температура (Tmh), максимальная типичная температура (Tmt), медианная температура активности ($Tact$), средняя температура во время баскинга (Tb), которые мы ранее отнесли к термофизиологическим параметрам и показателям, описывающим физиологические особенности видов. На диаграмме компонент (рисунок 10) вдоль этой оси виды отчетливо делились: слева гадюки, справа ужи. Между этими видами имеются реальные различия в терморегуляторных способностях.



1 – гадюки (Кереть), 2 – гадюки (Кижы), 3 – гадюки (Пермь),
4 – ужи (Укса), 5 – ужи (Пермь)

Рисунок 10 – Размещение всех особей гадюки обыкновенной и ужа обыкновенного в осях двух первых главных компонент

Во второй главной компоненте высокие факторные нагрузки имеют другие показатели: относительная сумма температур (S), минимальная температура ($Tmin$), время утреннего выхода (t_e). Эти характеристики мы рассматривали как термоэкологические, которые зависят от тепловой обстановки. На диаграмме главных компонент по этой оси особи разных видов представлены вперемешку, что отражает отличие тепловой обстановки во время проведения конкретных экспериментов.

Отличия параметров терморегуляции ужа и гадюки обусловлены, главным образом, особенностями поведения змей. Гадюка целенаправленно нагревается при каждой возможности, тогда как спонтанная активность ужа, в ходе которой он приобретает температуру окружающих предметов, не дает ему нагреться до того же уровня.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В основу данного исследования терморегуляции северных змей положена физиологическая теория регуляции посредством отрицательной обратной связи, которая подразумевает наличие значения «нормальной» температуры в памяти центра терморегуляции (физиологическая константа терморегуляции). Отклонение текущей температуры от «нормы» запускает физиологические и поведенческие реакции для возвращения температуры тела к предзаданному значению.

В нашем исследовании тщательно разработан только один контур обратной связи, регулирующий избегание змеями перегрева. Истинная физиологическая константа терморегуляции хранится в гипоталамусе, ее измерение пока не представляется возможным. Для выявления терморегуляторных параметров, жестко связанных с истинной константой, была сконструирована и апробирована серия разнообразных показателей и выбраны устойчивые параметры с низкой изменчивостью.

Технология применена для анализа внутривидовой изменчивости и анализа межвидовых отличий, таким образом, выполнено законченное исследование четко определенной части большой научной проблемы. Использование параметров терморегуляции позволяет обнаружить адаптации рептилий к разным условиям среды, доказательно проводить межпопуляционные и межвидовые сравнения.

В ходе работы выявились терморегуляторные реакции змей, представляющие собой другие контуры обратной связи в схеме терморегуляции; их необходимо оценить аналогичным образом, выявить количественные параметры и использовать для сравнения популяций и видов. К числу таких реакций относятся тепловая чувствительность, реакции, запускающие изменение формы тела (уплощение и скручивание в клубок), остановка в новых условиях (например, после перегрева), вечерний уход в укрытие.

Мы можем рассматривать нашу работу как открывающую научное направление, которое позволяет привести исследования по терморегуляции рептилий в жесткие количественные рамки согласно строгой теории.

По итогам выполнения диссертационной работы сделаны следующие **выводы:**

1. Представление процесса терморегуляции с помощью кибернетической схемы отрицательной обратной связи выявило ограниченный набор терморегуляторных поведенческих актов: перемещение с целью нагревания, изменение формы тела для регуляции скорости нагревания и остывания, перемещение для избегания перегрева.

2. Выявленные параметры терморегуляции позволяют косвенно оценить значение истинной физиологической константы терморегуляции. У северных рептилий физиологическая константа терморегуляции задает верхний порог,

запускающий избегание перегрева; косвенную оценку физиологической константы дают параметры «максимальная добровольная температура» и «максимальная типичная температура», которые для карельской популяции обыкновенной гадюки составляют 33,9 °С и 37,8 °С соответственно.

3. Нижний терморегуляторный порог у северных змей отсутствует; на примере обыкновенной гадюки обнаружено сохранение подвижности и реакций на раздражитель вплоть до достижения температуры переохлаждения, равной -1,5 °С.

4. Точная оценка позволила количественно задать деление термобиологических характеристик на термоэкологические и термофизиологические.

Термоэкологические показатели (сумма накопленных температур, минимальная температура, время утреннего выхода) зависят в основном от тепловой обстановки в среде; *термофизиологические показатели* (средняя нормированная температура, скорость нагревания, средняя температура во время баскинга и максимальная высшая температура) в основном определяются терморегуляторными способностями особей, но испытывают влияние и тепловой обстановки; *термофизиологические параметры* (максимальная добровольная, максимальная типичная температуры и медианная активная температура) оценивают видоспецифические, независимые от среды физиологические константы терморегуляции.

5. Внутривидовые различия параметров терморегуляции обнаружены только для приполярной популяций обыкновенной гадюки, у которой максимальная добровольная и максимальная типичная температуры оказались ниже, чем у популяции с о. Кижы. Значимые различия терморегуляторных параметров между двумя популяциями уже не выявлены.

6. Сравнение параметров терморегуляции гадюки обыкновенной и ужа обыкновенного обнаруживает значимые межвидовые различия. Значения параметров терморегуляции гадюки выше, чем у ужа, что обусловлено характером размножения – откладка яиц ужом и яйцеживорождение у гадюки.

7. Точная оценка параметров терморегуляции возможна лишь при наличии данных непрерывной регистрации температуры тела рептилий и их поведения.

Использование параметров терморегуляции, рассчитанных по предложенной унифицированной методике, позволит получать сопоставимые значения для особей из разных частей ареала и разных видов, что способствует развитию общей концепции терморегуляции рептилий.

В дальнейших исследованиях необходимо разработать остальные контуры обратной связи, определяющие терморегуляторное поведение, и уточнить параметры, запускающие эти реакции (теплочувствительность, изменение формы тела, остановку в определенном укрытии). Целесообразно использовать более широкий спектр видов рептилий, проводить сравнения особей из разных частей ареала (в особенности на границах их местообитаний).

Благодарности. Выражаю глубокую признательность и благодарность научному руководителю профессору кафедры зоологии и экологии Петрозаводского государственного университета, доктору биологических наук, профессору Коросову А. В. за наставления, бесценную помощь и поддержку на всех этапах работы. Благодарю доцентов кафедры биологии и географии Пермского государственного гуманитарно-педагогического университета, кандидата биологических наук Литвинова Н. А. и кандидата биологических наук Четанова Н. А. за совместное проведение экспериментов, помощь в овладении технологией имплантации датчиков, предоставление собственных данных по температуре тела ужей и гадюк; главного научного сотрудника лаборатории биоценологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН (г. Магадан), доктора биологических наук, профессора Бермана Д. И. и заведующего лабораторией биоценологии Института биологических проблем Севера ДВО РАН (г. Магадан), кандидата биологических наук Булахову Н. А. за реализацию экспериментов по охлаждению гадюк и совместные публикации; руководителя лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН (г. Петрозаводск), кандидата биологических наук Бугмырина С. В. за содействие в организации исследований на базе биологического стационара лаборатории; техника-лаборанта лаборатории функциональной зоологии Петрозаводского государственного университета Кирееву М. Л. и студента Института биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета Кухарчука Т. П. за помощь в расшифровке поведения змей по видеозаписям. Благодарю мою большую семью за терпение и понимание, и отдельно – маму, без которой ничего бы не состоялось.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:

1. **Ганюшина Н. Д.** Наружная и внутренняя температуры тела обыкновенной гадюки / Н. Д. Ганюшина, А. В. Коросов, Н. А. Литвинов, Н. А. Четанов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2019. – № 2 (26). – С. 17–27. – DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-2. – 0,62 / 0,15 а. л.

2. Коросов А. В. К оценке максимальной добровольной температуры обыкновенной гадюки / А. В. Коросов, **Н. Д. Ганюшина** // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. – 2019. – № 2 (26). – С. 96–104. – DOI: 10.21685/2307-9150-2019-2-10. – 0,56 / 0,28 а. л.

3. Коросов А. В. Методы оценки параметров терморегуляции рептилий (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.) / А. В. Коросов, **Н. Д. Ганюшина** // Принципы экологии. – 2020. – № 4 (38). – С. 88–103. – DOI: 10.15393/j1.art.2020.11322. – 1,1 / 0,55 а. л.

4. Берман Д. И. Холодостойкость и зимовка обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, Reptilia, Viperidae) на острове Кижы, Карелия / Д. И. Берман, Н. А. Булахова, А. В. Коросов, **Н. Д. Ганюшина** // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99, № 9. – С. 1014–1022. – DOI: 10.31857/S0044513420080048. – 0,8 / 0,2 а. л.

переводная версия статьи в журнале, входящем в Scopus:

Berman D. I. Cold Resistance and Wintering of the Common Viper (*Vipera berus*, Reptilia, Viperidae) on Kizhi Island, Karelia / D. I. Berman, N. A. Bulakhova, A. V. Korosov, **N. D. Ganyushina** // Biology Bulletin. – 2021. – Vol. 48, № 7. – P. 1022–1029. – DOI: 10.1134/S1062359021070074.

5. Коросов А. В. Максимальная температура тела как параметр терморегуляции рептилий: опыт статистической оценки на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) / А. В. Коросов, **Н. Д. Ганюшина** // Зоологический журнал. – 2021. – Т. 100, № 3. – С. 307–316. – DOI: 10.31857/S0044513421010025. – 0,96 / 0,48 а. л.

переводная версия статьи в журнале, входящем в Scopus:

Korosov A. V. Maximum Body Temperature as a Parameter of Thermoregulation in Reptiles: Experience from a Statistical Evaluation Using the Common Adder (*Vipera berus*) as an Example / A. V. Korosov, **N. D. Ganyushina** // Biology Bulletin. – 2021. – Vol. 48, № 9. – P. 1494–1502. – DOI: 10.1134/S1062359021090107.

6. **Ганюшина Н. Д.** Изменчивость параметров терморегуляции обыкновенной гадюки / Н. Д. Ганюшина, А. В. Коросов // Труды Зоологического института РАН. – 2021. – Т. 325, № 1. – С. 99–112. – DOI: 10.31610/trudyzin/2021.325.1.99. – 1,11 / 0,56 а. л.

Scopus:

Ganyushina N. D. Variability of thermoregulation parameters of the common viper / N. D. Ganyushina, A. V. Korosov // Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. – Vol. 325, № 1. – P. 99–112. – DOI: 10.31610/trudyzin/2021.325.1.99.

7. Коросов А. В. Параметры терморегуляции обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в разных частях ареала / А. В. Коросов, Н. А. Литвинов, **Н. Д. Ганюшина**, Н. А. Четанов // Принципы экологии. – 2021. – № 3 (41). – С. 54–63. – DOI: 10.15393/j1.art.2021.12122. – 0,68 / 0,17 а. л.

8. **Ганюшина Н. Д.** Сравнение параметров терморегуляции обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки / Н. Д. Ганюшина, А. В. Коросов, Н. А. Литвинов, Н. А. Четанов // Принципы экологии. – 2022. – № 4 (46). – С. 34–43. – DOI: 10.15393/j1.art.2022.13162. – 0,5 / 0,13 а. л.

Публикации в сборниках материалов конференций:

9. Bulakhova N. A. Cold tolerance of the common adder, *Vipera berus* in Karelia / N. A. Bulakhova, E. N. Meshcheryakova, A. V. Korosov, **N. D. Ganjushina**, D. I. Berman // 5th Biology of the Vipers Conference : proceedings. Chefchaouen, Morocco, May 10–20, 2017. – Chefchaouen : [s. n.], 2017. – P. 46. – 0,06 / 0,01 а. л.

10. **Ганюшина Н. Д.** Модель остывания гадюки / Н. Д. Ганюшина // Научно-исследовательская работа обучающихся и молодых ученых : материалы 69-й Всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых. Петрозаводск, 10–28 апреля 2017 г. – Петрозаводск : Изд-во Петрозав. гос. ун-та, 2017. – С. 31–33. – 0,15 а. л.

11. **Ганюшина Н. Д.** Суточная динамика наружной и внутренней температуры тела обыкновенной гадюки / Н. Д. Ганюшина // ЛОМОНОСОВ-2018 : материалы международного молодежного научного форума. Секция «Биология», подсекция «Зоология позвоночных». Москва, 09–13 апреля 2018 г. – М. : МАКС Пресс, 2018. – 2 с. – URL: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2018/data/12718/74666_uid249629_report.pdf (дата обращения: 20.06.2023). – 0,08 а. л.

12. **Ганюшина Н. Д.** Факторы изменчивости температуры тела обыкновенной гадюки / Н. Д. Ганюшина // Научно-исследовательская работа обучающихся и молодых ученых : материалы 71-й Всероссийской (с международным участием) научной конференции обучающихся и молодых ученых. Петрозаводск, 08–27 апреля 2019 г. – Петрозаводск : Изд-во Петрозав. гос. ун-та, 2019. – С. 38–40. – 0,11 а. л.

13. **Ганюшина Н. Д.** Индивидуальная изменчивость суточного хода температур обыкновенной гадюки / Н. Д. Ганюшина, А. В. Коросов // Современная герпетология: проблемы и пути их решения : материалы Второй Международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран, посвященной 100-летию отделения герпетологии Зоологического института РАН. Санкт-Петербург, 25–27 ноября 2019 г. – Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2019. – С. 37. – 0,05 / 0,03 а. л.

14. **Ганюшина Н. Д.** Оценки максимальной температуры тела обыкновенной гадюки / Н. Д. Ганюшина // ЛОМОНОСОВ-2020 : материалы международного молодежного научного форума. Секция «Биология», подсекция «Зоология позвоночных». Москва, 10–27 ноября 2020 г. – М. : МАКС Пресс, 2020. – 2 с. – URL: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2020/data/19225/106780_uid249629_report.pdf (дата обращения: 20.06.2023). – 0,08 а. л.

15. **Ганюшина Н. Д.** Изменчивость параметров терморегуляции наружной и внутренней температуры обыкновенной гадюки / Н. Д. Ганюшина // ЛОМОНОСОВ-2021 : материалы международного молодежного научного форума. Секция «Биология», подсекция «Зоология позвоночных». Москва, 12–23 апреля 2021 г. – М. : МАКС Пресс, 2021. – 2 с. – URL: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2021/data/21881/131381_uid249629_report.pdf (дата обращения: 20.06.2023). – 0,08 а. л.

16. **Ганюшина Н. Д.** Отличие параметров терморегуляции обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) и обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Карелии / Н. Д. Ганюшина, А. В. Коросов // Вопросы герпетологии: VIII съезд

Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии» : программа и тезисы докладов. Звенигород, 03–09 октября 2021 г. – М. : КМК, 2021. – С. 57–58. – 0,08 / 0,04 а. л.

17. Коросов А. В. Тепловой бюджет обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Карелии за год / А. В. Коросов, **Н. Д. Ганюшина** // Вопросы герпетологии: VIII Съезд Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии» : программа и тезисы докладов. Звенигород, 03–09 октября 2021 г. – М. : КМК, 2021. – С. 136–137. – 0,09 / 0,04 а. л.

18. **Ганюшина Н. Д.** Параметры терморегуляции обыкновенной гадюки в разных частях ареала / Н. Д. Ганюшина // ЛОМОНОСОВ-2022 : материалы международного молодежного научного форума. Секция «Биология», подсекция «Зоология позвоночных». Москва, 11–22 апреля 2022 г. – М. : МАКС Пресс, 2022. – 2 с. – URL: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2022/data/25891/142698_uid249629_report.pdf (дата обращения: 20.06.2023). – 0,07 а. л.

Подписано в печать 06.03.2024. Формат 60x84 1/16.
Бумага офсетная. 1 уч.-изд. л. Тираж 100 экз. Изд. № 23

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Отпечатано в типографии Издательства ПетрГУ
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33