

## ЭКОЛОГИЯ

УДК 598.115.31+591.543.1 +591.543.2

### МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ СРЕДЫ В ТЕРМОБИОЛОГИИ УЖА ОБЫКНОВЕННОГО

*И.В. Петрова, Н.А. Чижикова, А.В. Павлов*

#### Аннотация

Изучены температура тела ужа обыкновенного из Западного Предкамья Республики Татарстан и показатели микроклиматических условий его обитания (температура приземного воздуха, относительная влажность). Для выявления половых и сезонных различий температуры тела рептилий и микроклиматических условий их обитания применяли различные параметрические и непараметрические статистические тесты. С помощью корреляционного анализа, обобщенных линейных регрессионных моделей установлена статистически значимая связь между температурой тела и температурой приземного воздуха. Показана взаимосвязь температурного режима самок и самцов с различиями в стратегиях реализации репродуктивной функции полов.

**Ключевые слова:** *Natrix natrix*, температура тела, микроклиматические условия обитания, сезонные различия, обобщенные линейные регрессионные модели.

---

#### Введение

Микроклиматические параметры среды (температура приземного слоя воздуха и субстрата, влажность, освещенность, солнечная радиация, конвекция воздуха) в естественных условиях взаимообусловлены [1, с. 250; 2, с. 274; 3; 4, с. 754; 5–9], но ведущим лимитирующим фактором является температура, определяющая подавляющее большинство процессов в организме рептилий и связанную с их протеканием активность животных [1, с. 250; 10; 11]. Суточный ход и сезонная динамика температуры тела пресмыкающихся, тем не менее, не связаны напрямую с температурой окружающей среды, и в определенной степени должны рассматриваться как видовая термоадаптация [6, 8]. Решение «термальных» проблем происходит на популяционном уровне: известны различия в предпочтении микроклиматических показателей у представителей разных полов одних и тех же видов [12]. Популяционные предпочтения обусловлены главным образом зональными особенностями и ландшафтно-географическим разнообразием территорий. Именно в этом аспекте на примере ужа обыкновенного *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) и были проведены настоящие исследования.

## 1. Материал и методы

Исследования проводили в течение полевых сезонов 2006–2009 гг. В весенне-осенний период активности изучаемого вида собрали данные ( $n = 105$ ) по температуре тела особей обоего пола, температуре приземного слоя воздуха и относительной влажности в Западном Предкамье (Ляишевский и Зеленодольский районы) Республики Татарстан (РТ).

За температуру тела мы принимали температуру, измеренную в пищеводе на глубине 4–5 см для змеи средних размеров, как наиболее стабильную [6]. Температуру приземного слоя воздуха и относительную влажность в процентах измеряли на высоте 1–3 см в месте обнаружения особи. Измерения производили непосредственно в момент находки змеи.

Изучение сезонной динамики показателей проводили на основе данных, полученных сразу после выхода ужей с мест зимовок (апрель), поздней весной (май), в середине лета (июнь, июль) и осенью (вторая половина августа).

Температуру тела рептилий фиксировали электротермометром Checktemp HI 98501 (Hanna Instruments) с цифровой индикацией и разрешением 0.1 °С. Для измерения относительной влажности и температуры приземного слоя применяли комбинированный прибор «ТКА-ПКМ» (изготовитель: ООО «Научно-техническое предприятие “ТКА”», г. Санкт-Петербург).

Связь температуры тела с микроклиматическими характеристиками оценивали в рамках корреляционного анализа, обобщенных линейных регрессионных моделей, которые подходят для анализа как линейных, так и нелинейных зависимостей [13].

Сравнение показателей температуры тела особей разных полов в различные сезоны, а также температуры и относительной влажности приземного слоя воздуха проводили с использованием параметрических тестов ( $t$ -тест Стьюдента для сравнения средних в случае равенства дисперсий (тест Фишера),  $F$ -тест Фишера для сравнения дисперсий) и непараметрических тестов (тест Крускал – Уоллиса [14, р. 83–92] для сравнения медиан, тест Ансари – Бредли [14, р. 83–92] для сравнения дисперсий). Параметрические тесты были применены к данным, для которых тест  $\chi^2$  подтвердил нормальность распределения. Статистически значимые различия принимали при уровне  $p < 0.001$ .

Анализ данных проводили с помощью программных пакетов статистического программирования языка R [15].

Для сравнительного анализа географических особенностей изучаемых параметров среды использовали литературные данные по ряду регионов Поволжья [6, 8].

## 2. Результаты

**2.1. Половые различия.** Средняя температура тела у самцов обыкновенного ужа ниже, чем у самок (табл. 1), но различия статистически не значимы. Усредненный показатель температуры тела самцов составил – 24.3 °С, самок – 11.9 °С (рис. 1). Основное различие по рассматриваемому параметру не случайно и обусловлено нижними температурными границами активности полов весной (апрель, май), что и подтверждается большими значениями дисперсии у самцов,

Табл. 1

Значения температур тела, приземного слоя воздуха и относительной влажности в точках находок *N. natrix*

Пол	♂♂	♀♀	♂♂ + ♀♀
<i>n</i>	76	29	105
Показатели	Температура тела, °C		
$M \pm m$	$26.7 \pm 0.49$	$27.6 \pm 0.51$	$26.9 \pm 0.38$
$s^2$	18.52	7.41	24.46
	Температура приземного воздуха, °C		
$M \pm m$	$23.9 \pm 0.46$	$24.7 \pm 0.67$	$24.1 \pm 0.38$
$s^2$	15.81	12.87	17.65
	Относительная влажность, %		
$M \pm m$	$44.4 \pm 2.12$	$49.2 \pm 3.34$	$45.7 \pm 1.79$
$s^2$	341.28	322.98	237.67

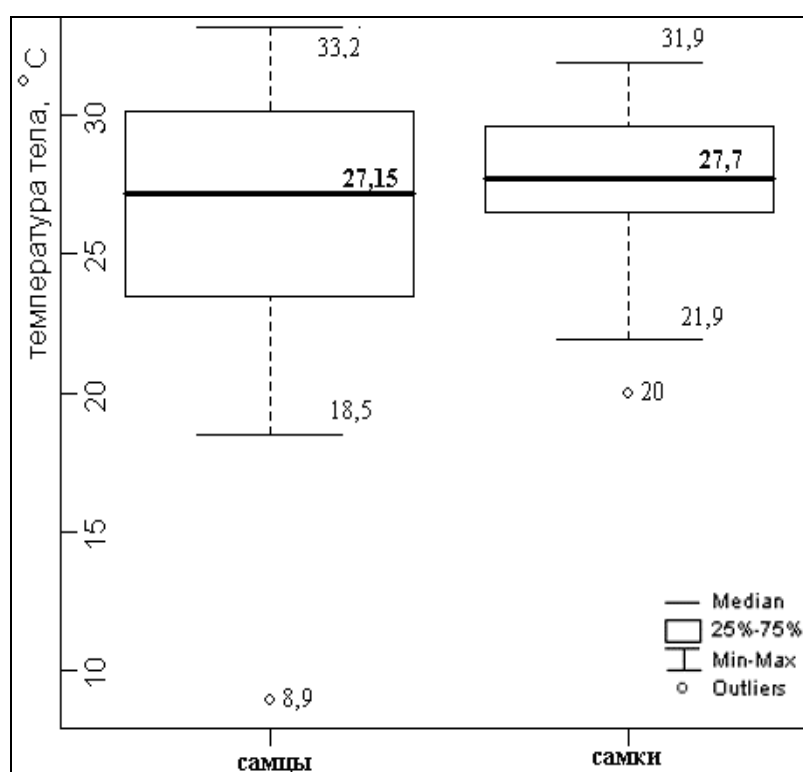


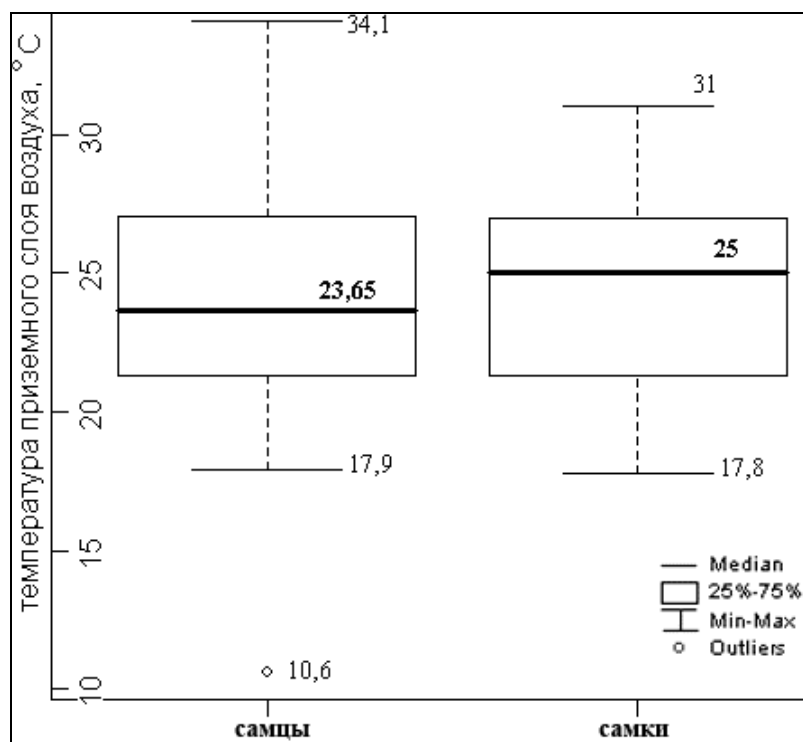
Рис. 1. Статистические показатели температуры тела *N. natrix*

чем у самок (табл. 1) ( $p = 0.008$ ). Верхние значения различаются всего на  $1.3\text{ }^{\circ}\text{C}$  (рис. 1). При этом температуры приземного слоя воздуха, предпочитаемые самцами и самками, статистически, с учетом соответствия данных закону нормального распределения (табл. 2), не отличаются ( $p = 0.37$  для средних значений,  $p = 0.55$  для значений дисперсии).

Табл. 2

Соответствие данных в выборках полов *N. natrix* закону нормального распределения

Наименование выборки	<i>n</i>	$\chi^2$	<i>df</i>	<i>p</i>
Температура тела				
самцы	76	52.05	75	0.98
самки	29	7.50	28	1
Температура приземного воздуха				
самцы	76	49.58	75	0.989
самки	29	14.63	28	0.982
Влажность				
самцы	76	576.42	75	< 0.00001
самки	29	183.85	28	< 0.00001

Рис. 2. Статистические показатели температуры приземного слоя воздуха в точках обнаружения *N. natrix*

Активность самцов наблюдается при более низких показателях температуры приземного слоя воздуха (10.6 °С, апрель) по сравнению с таковыми для самок (17.8 °С). Максимальные температуры приземного слоя воздуха, отмечаемые в мае и июне, выше для самцов на 3.1 °С (табл. 1, рис. 2).

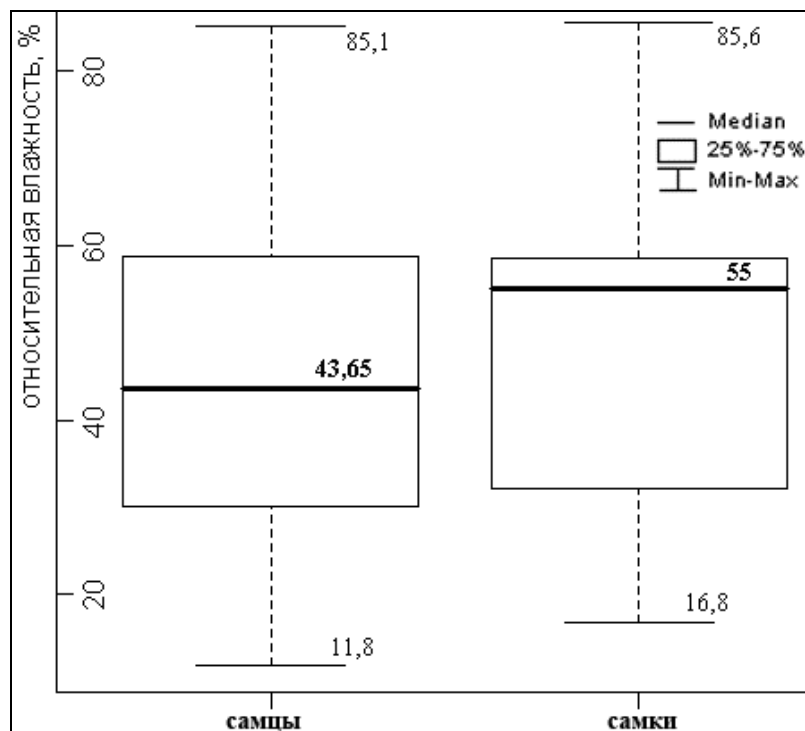


Рис. 3. Статистические показатели относительной влажности в точках обнаружения *N. natrix*

Сравнение показателей относительной влажности, полученных с помощью двух статистических тестов ( $p = 0.26$  для значений медианы,  $p = 0.95$  для значений дисперсии), значимых различий между полами не выявило (рис. 3).

Корреляционный анализ позволил выявить у *N. natrix* наличие связи между температурами тела и температурами приземного слоя воздуха ( $r = 0.75$ ,  $p < 0.00001$ ) без учета половой принадлежности.

Взаимосвязи между температурами тела и относительной влажностью ( $r = -0.14$ ,  $p = 0.16$ ), а также между температурами приземного слоя воздуха и относительной влажностью ( $r = -0.09$ ,  $p = 0.33$ ), не обнаружено. В последнем случае можно с осторожностью говорить о том, что в условиях низкой влажности (меньше 50%) уж встречается в более широком диапазоне температур, чем в условиях повышенной влажности (рис. 4).

В настоящем исследовании диапазон низких температур приземного слоя воздуха представлен неполно (единственное наблюдение – при  $10.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , причем разница со следующим значением составляет  $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), что может привести к смещенным оценкам при анализе температурных зависимостей для самцов. Следует заметить, что температура приземного слоя воздуха, зафиксированная нами в точке обнаружения самца ужа обыкновенного, не является исключительно низким показателем. Так, в материалах [6] для ужа Камского Предуралья указан температурный минимум в  $9.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ . С учетом всего вышеизложенного нами была предпринята попытка провести итерацию моделей с различными свойствами с включением указанной точки ( $10.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) и без нее.

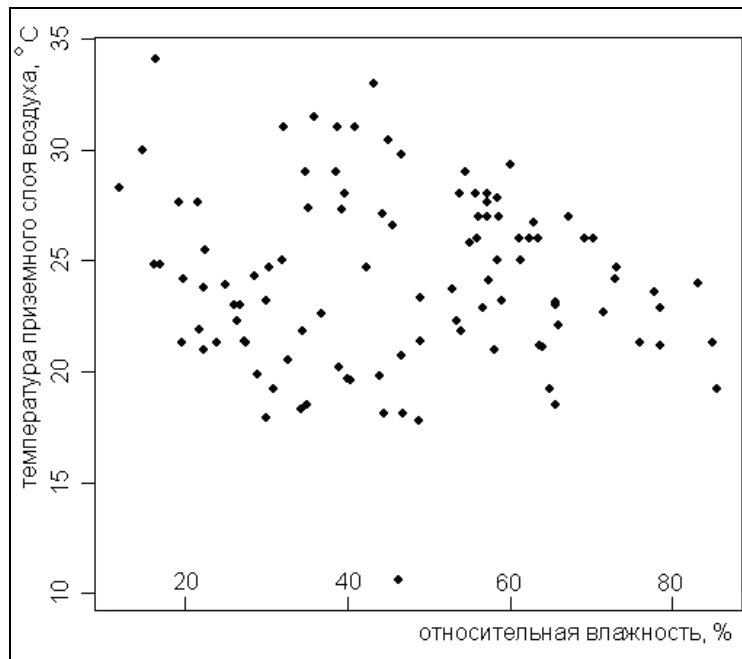


Рис. 4. Отношение температуры приземного слоя воздуха и относительной влажности в точках обнаружения *N. natrix*

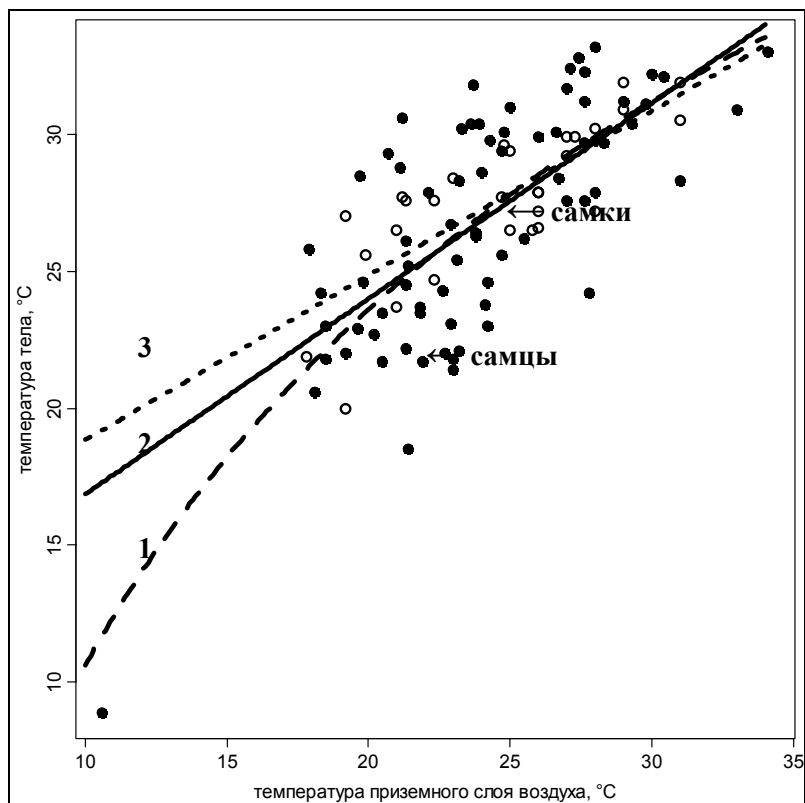


Рис. 5. Измеренные температурные данные (точки) и модели зависимостей (линии)

Полученные данные по самцам лучше всего описываются в рамках логарифмической зависимости следующего вида (рис. 5, кривая 1, формула 1):

$$T_{\text{тела}} = 18.75 \text{ Log}(T_{\text{воздуха}}) - 32.55. \quad (1)$$

Эта модель имеет несколько лучшие свойства ( $AIC = 374$ , дисперсия отклонений модели от измеренных значений  $7.6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) по сравнению с полиномом второй степени ( $AIC = 376$ , дисперсия отклонений  $7.6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) и линейной моделью ( $AIC = 380$ , дисперсия отклонений  $8.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Наблюдающаяся закономерность свидетельствует в пользу нелинейности связи температуры тела самцов и температуры окружающей среды. Однако дисперсионный тест не показал значимого превосходства логарифмической модели над остальными (отношение дисперсий отклонений около 1 и  $p > 0.05$  в обоих случаях сравнения). Необходимо отметить, что представленной модели следует доверять со значительной осторожностью. Возможно, полученные в дальнейшем результаты позволят уточнить модель или выявить соотношение рассматриваемых параметров с региональными, сезонными или иными климатическими отличиями.

Для сравнения связи *температура тела – температура приземного слоя воздуха*, характерной как для самок, так и самцов, были выбраны данные из диапазона температур местообитания от  $18 \text{ }^{\circ}\text{C}$  до  $35 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . Обе зависимости были аппроксимированы с помощью линейной регрессии. Логарифмические модели для самцов (рис. 5, кривая 2, формула 2) и самок (рис. 5, кривая 3, формула 3) имеют следующий вид:

$$T_{\text{тела}\text{♂}} = 0.71 T_{\text{воздуха}} + 9.7, \quad (2)$$

$$T_{\text{тела}\text{♀}} = 0.60 T_{\text{воздуха}} + 12.8. \quad (3)$$

Для самок регрессионная прямая более пологая (рис. 5, кривая 3), то есть при увеличении температур приземного слоя воздуха самки по сравнению с самцами способны сохранять более низкие температуры тела и задерживать их рост (рис. 5, кривая 2). Коэффициенты корреляции температуры тела и окружающей среды, характеризующие угол наклона прямых, составили для самцов и самок 0.79 и 0.69 соответственно, однако их статистически значимое различие не подтвердилось ( $p > 0.05$ ). Также можно отметить, что при одних и тех же температурах приземного слоя воздуха самки нередко имеют большую температуру тела, чем самцы.

**2.2. Сезонные различия.** Ввиду наиболее полных рядов данных (табл. 3) для самцов в различные сезоны активности анализ межсезонных различий показателей проведен только для одного пола. Выявленные различия средних, медиан и дисперсий по температурам тела и приземного слоя воздуха статистического подтверждения не получили.

Относительная влажность в точках обнаружения особей возрастает от ранневесеннего периода (табл. 4) до начала осени: достоверные различия выявлены на основе сравнения показателей ранней весны и лета ( $p < 0.00001$ ), ранней весны и ранней осени ( $p = 0.002$ ), поздней весны и лета ( $p < 0.00001$ ), поздней весны и ранней осени ( $p = 0.001$ ). Сравнение дисперсий ( $p = 0.009$ ) указывает на неслучайный характер различий между летними и ранневесенними показателями.

Табл. 3

Соответствие данных в различные сезоны активности *N. natrix* закону нормального распределения

Наименование выборки	<i>n</i> (76)	$\chi^2$	<i>df</i>	<i>p</i>
Температура тела				
ранняя весна (апрель)	8	2.82	7	0.9
поздняя весна (май)	26	14.65	25	0.95
лето (июнь, июль)	35	19.11	34	0.98
ранняя осень (август)	6	2.26	5	0.81
Температура приземного слоя воздуха				
ранняя весна (апрель)	8	0.64	7	0.99
поздняя весна (май)	26	16.9	25	0.89
лето (июнь, июль)	35	22.56	34	0.93
ранняя осень (август)	6	1.12	5	0.95
Влажность				
ранняя весна (апрель)	8	5.45	7	0.61
поздняя весна (май)	26	203.42	25	< 0.00001
лето (июнь, июль)	35	120.53	34	< 0.00001
ранняя осень (август)	6	6.83	5	0.23

Табл. 4

Динамика исследуемых показателей в различные сезоны активности *N. natrix*

Период	Показатель	$M \pm m$	<i>Me</i>	min–max	$s^2$
Ранняя весна, <i>n</i> = 9	Температура тела, °С	23.9 ± 2.13	26.20	8.9–30.4	40.91
	Температура приземного слоя воздуха, °С	21.9 ± 1.48	23.80	10.6–25.5	19.75
	Относительная влажность, %	27.8 ± 2.69	25.00	21.7–46.2	65.00
Поздняя весна, <i>n</i> = 26	Температура тела, °С	26.7 ± 0.78	26.25	18.5–33	15.64
	Температура приземного слоя воздуха, °С	23.9 ± 0.79	23.05	17.7–34.1	16.13
	Относительная влажность, %	32.9 ± 3.21	30.15	11.8–78.6	267.95
Лето, <i>n</i> = 35	Температура тела, °С	27.4 ± 0.66	28.30	20.6–33.2	15.40
	Температура приземного слоя воздуха, °С	24.4 ± 0.68	24.00	18.1–33	16.18
	Относительная влажность, %	53.7 ± 2.33	53.00	31.9–85.1	190.19
Ранняя осень, <i>n</i> = 7	Температура тела, °С	26.5 ± 1.41	26.45	22.1–30.4	11.94
	Температура приземного слоя воздуха, °С	24.4 ± 0.95	23.85	21.3–27.6	5.46
	Относительная влажность, %	65.1 ± 3.85	61.00	57.3–77.9	88.88

### 3. Обсуждение результатов

**3.1. Температура тела.** В ходе анализа мы сравнили данные с-территории РТ с таковыми для других регионов Поволжья [6, 8]: Камское Предуралье (Пермский край), Среднее Поволжье (южная часть – Самарская и Ульяновская обл.) и Нижнее Поволжье (Саратовская, Волгоградская и Астраханская обл.).



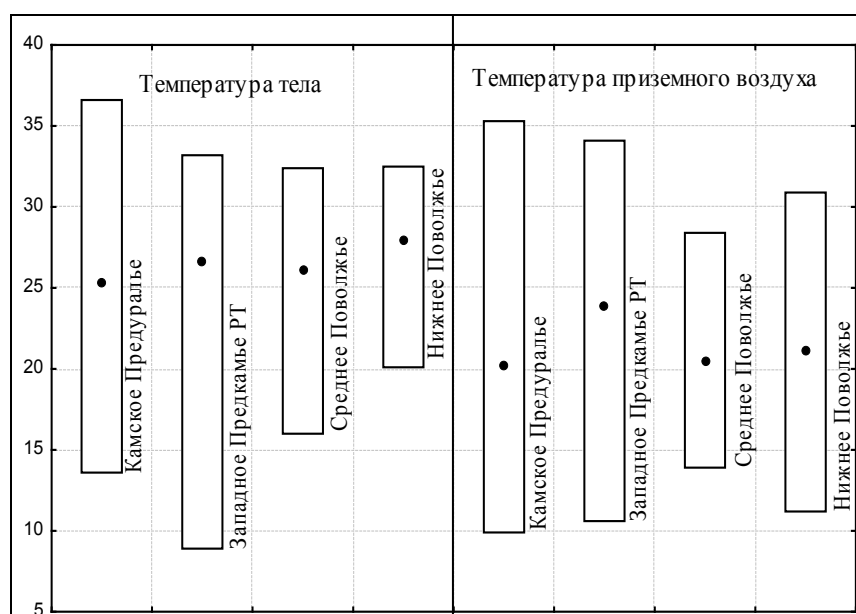


Рис. 6. Диапазон и средние значения температуры тела и температуры приземного слоя воздуха

В результате можно говорить об общем соответствии средних значений температур тела в популяциях обыкновенного ужа природно-климатическим особенностям территорий региона (рис. 6). Незначительное увеличение температур тела в популяциях *N. natrix* происходит в направлении с северо-востока ( $25.3 \pm 0.18$  °C, Пермская обл.) к юго-западу ( $27.9 \pm 0.64$  °C в Саратовской, Волгоградской и Астраханской областях), при этом существенных отличий по признаку *температура тела* в популяциях ужей Татарстана, Ульяновской, Самарской областей и Нижнего Поволжья не отмечается.

Вместе с тем фиксируемые значения пределов признака, на наш взгляд, существенно отличаются. Верхняя граница значений температур тела, являясь наиболее критичной, варьирует от  $32.4$  °C на юге Среднего Поволжья до  $36.6$  °C на северо-востоке в Камском Предуралье; нижняя граница – от  $8.9$  °C (Татарстан) и  $13.6$  °C (Камское Предуралье) до  $20.1$  °C (Нижнее Поволжье) и  $21.9$  °C (юг Среднего Поволжья). Самые низкие значения параметра, полученные для территории Татарстана, связаны с различиями в активности самцов и самок (см. п. 3.5).

**3.2. Температура приземного слоя воздуха.** Анализ средних значений температур приземного слоя воздуха в целом также показывает соответствие изменчивости этого параметра среды природно-климатической зональности, за исключением данных с территории Западного Предкамья РТ. Здесь среднее арифметическое значение фактора оказалось выше ( $24.1$  °C) в сравнении с другими регионами Поволжья (рис. 6).

**3.3. Относительная влажность.** Относительная влажность воздуха – весьма значимый, но не оказывающий воздействия на рептилий напрямую фактор. Высокое варьирование его значений в пространстве (даже в пределах одной точки

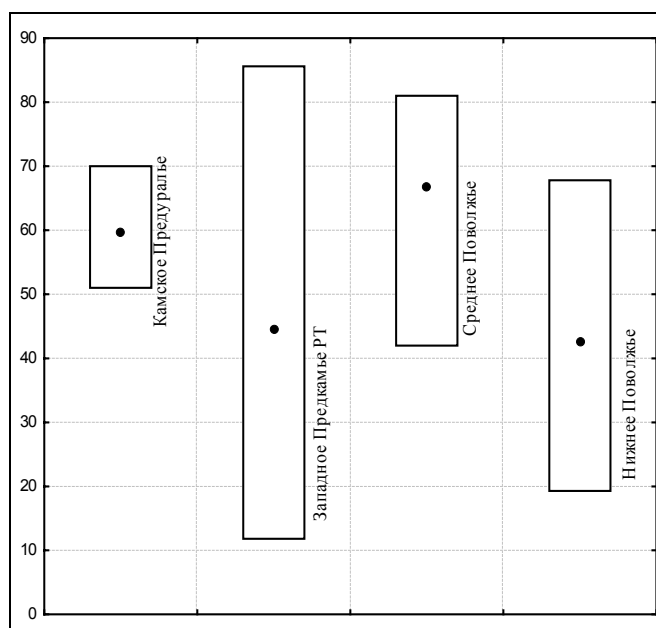


Рис. 7. Диапазон и средние значения относительной влажности в местах обнаружения *N. natrix*

находки особи) и времени (в пределах 10–15 мин) обуславливает более широкую независимость в отношении него у таких высокоподвижных животных, как уж обыкновенный.

По нашему мнению, влияние влажности на исследуемый вид опосредовано и обусловлено в большей мере пространственным распределением предпочитаемых им объектов питания (амфибии), тесно связанных с определенными диапазонами рассматриваемого фактора в различных биотопических условиях. Это подтверждается фактами обнаружения особей вида на значительном удалении от водных объектов. Именно трофическое значение относительной влажности объясняет широкий диапазон варьирования (11.8–83.3%) значений. Подтвержденная достоверность различий при возрастании влажности в ряду «весна – лето – осень» обусловлена общим изменением значений фактора на протяжении сезона. В целом определение «веса» фактора влажности во всем комплексе абиотических явлений среды возможно при их максимальном учете в исследованиях, как, например, в работах, посвященных изучению мокасинового щитомордника (*Agkistrodon contortrix*) (см. [16], цит. по [17]) или одного из видов безлегочных саламандр (*Plethodon elongatus*) (см. [18], цит. по [17]).

Сравнение наших данных по относительной влажности с литературными показало их значительное отличие. Нижние пределы фактора в РТ оказались ниже даже значений с территории с более аридным климатом – Нижнего Поволжья (19.3–67.8%). Существенное отличие данных из Западного Предкамья от аналогичных в популяциях Предуралья, юга Среднего и Нижнего Поволжья [6, 8] как по средним показателям, так и по пределам варьирования относительной влажности (рис. 7) можно объяснить смещенным характером выборок, обусловленным неполнотой охвата диапазона встреч вида в указанных регионах.

**3.4. Сезонная динамика показателей.** Сравнительный анализ температурного фона среды, демонстрирующего различия в температуре приземного слоя воздуха и, в большей степени, субстрата [6, 19], свидетельствует о том, что выявленные различия не оказывают существенного влияния на температуру тела ужа, средние значения которой остаются практически постоянными и колеблются в пределах 13 °С.

**3.5. Половые различия по температуре тела и микроклиматическим условиям.** В пределах Западного Предкамья РТ средняя температура тела у самок *N. natrix* выше, чем у самцов. При этом диапазон температур тела самцов шире за счет значительного смещения нижней границы (ниже на 8.6 °С) по сравнению с соответствующим смещением у самок в весеннее (апрель) время. Таким образом, очевидно, что самки термофильнее самцов. Однако, по-видимому, механизмы, определяющие весеннюю активность мужского пола при более низких значениях температур, в значительной степени обусловлены, помимо влияния собственно температурного фактора, внутренними физиологическими процессами в организмах самцов, связанными с реализацией репродуктивной функции. В противоположность этому репродуктивное усилие самок гораздо выше при более высоких значениях температур, что обусловлено продолжительностью процессов, связанных с вынашиванием потомства. Данный период в пределах Волжско-Камского края длится как минимум до середины июня [6]. Именно такие различия и показывают полученные модели отношения температуры тела и приземного слоя воздуха для обоих полов. При этом два варианта зависимости этих параметров (с минимальным значением в 10.4 °С и без него) для самцов находятся в рамках данного заключения, а сама зависимость может меняться от линейной к другим типам в свойственных для вида пределах. Высказанное предположение можно подкрепить данными из работы Чан Кьена по *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) [20] о различиях температур тела беременных и небеременных самок. Указанные автором различия несомненно связаны с различиями «статуса» этих групп.

В отношении факторов температуры приземного слоя воздуха и относительной влажности различия между полами выглядят более размытыми и статистически не отличаются, однако при этом в целом повторяют характер изменчивости температуры тела змей: для самцов имеют более широкий диапазон варьирования по сравнению с таковым для самок. Практически сходные показатели влажности в точках находок как для самцов, так и для самок лишь раз подтверждают высказанное нами предположение о ее второстепенном значении для успешной жизнедеятельности исследуемого вида.

Резюмируя обсуждение, обратим внимание на ряд моментов.

На основании анализа как собственных, так и литературных данных отметим, что в пределах различных природно-климатических частей Поволжья существуют небольшие различия в терморегимах населяющих их популяций ужа обыкновенного.

Четко видимая разница в диапазонах значений всех факторов между популяциями вида на северо-востоке, в средней и южной частях Поволжья может быть интерпретирована двояко. Во-первых, узкий диапазон значений, указы-

ваемых в публикациях в качестве предпочитаемых ужом *N. natrix* микроклиматических параметров, может быть объяснен не полным охватом их спектра, в пределах которого отмечается активность особей данного вида.

Второе объяснение связано с возможным различием биотопических условий обитания вида: узкий диапазон значений на юге Среднего и в Нижнем Поволжье определяется высокой дискретностью комфортных биотопических условий в этих частях ареала. Под дискретностью мы понимаем резкие перепады значений факторов среды. В целом такого рода дискретность может зависеть от дискретности ландшафта и его единиц, зональных и климатических условий, влияющих на микроклимат, степени антропогенного преобразования экосистем. Дискретность среды в этом случае не позволяет особи находиться в маргинальных для нее условиях даже в течение короткого времени. Так, гадюка обыкновенная случайно попадая на раскаленный солнцем субстрат быстро погибает [21, 22].

Влажность как фактор несет для ужа обыкновенного скорее трофическое, обусловленное распространением предпочитаемых им объектов питания, нежели средовое значение. По-видимому, как фактор среды влажность для обыкновенного ужа имеет ровно такое же значение, как и для других наземных рептилий умеренных широт.

Сезонные различия температуры тела ужа обыкновенного не велики и для Западного Предкамья РТ колеблются в пределах 20–33 °С. Имеются различия в терморегимах полов вида: самки более теплолюбивы по сравнению с самцами, что связано с различиями и особенностями реализации репродуктивной функции.

### Summary

*I.V. Petrova, N.A. Chizhikova, A.V. Pavlov. Microclimatic Conditions of Environment in Termobiology of *Natrix natrix*.*

The body temperature and microclimatic conditions of habitat (surface temperature and ambient humidity) of *Natrix natrix* from Tatarstan Republic are studied. The sex and seasonal difference are analyzed using parametric and non-parametric test. Statistical relation between body temperature and surface temperature is revealed. The interrelation of a temperature mode of females and males with distinctions in strategy of reproductive function of sexes is shown.

**Key words:** *Natrix natrix*, body temperature of reptilians, microclimatic conditions of habitat, seasonal differences, generalized linear regression models.

### Литература

1. Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоол. журн. – 1944. – Т. XXIII, Вып. 5. – С. 250–257.
2. Черномордников В.В. О температурных реакциях пресмыкающихся // Зоол. журн. – 1943. – Т. XXII, Вып. 5. – С. 274–279.
3. Хозацкий Л.И., Захаров А.М. Реакции некоторых ядовитых змей на температуру и свет // Ядовитые животные Средней Азии и их яды. Материалы Среднеазиатской конф., 1–3 окт. 1968. – Ташкент, 1970. – С. 164–176.
4. Черлин В.А. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 44, № 6. – С. 753–764.

5. Павлов А.В. Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) в зависимости от условий естественной и искусственной среды: Дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 1998. – 174 с.
6. Литвинов Н.А. Термобиологические исследования // Змеи Волжско-Камского края. – Самара: Изд-во Самар. центра, 2004. – С. 109–146.
7. Литвинов Н.А. Микроклиматические условия обитания и температура тела пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens*, Reptilia, Sauria) // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86, Вып 2. – С. 236–241.
8. Литвинов Н.А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87, Вып. 1. – С. 62–74.
9. Литвинов Н.А. Термобиология обыкновенной гадюки (*Vipera berus*, Reptilia, Serpentes) в Волжском бассейне // Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук. – 2009. – Т. 11, № 1. – С. 89–95.
10. Шмидт-Ниельсен К. Температура // Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда: в 2 кн. – М.: Мир, 1982. – Кн. 1. – С. 297–408.
11. Исабекова С.Б. Термобиология рептилий. – Алма-Ата: Гылым, 1990. – 227 с.
12. Kapfer J.M., Pauers M.J., Reineke D.M., Coggins J.R., Hay R. Environmental, behavioral, and habitat variables influencing body temperature in radio-tagged bullsnakes, *Pituophis catenifer sayi* // J. Therm. Biol. – 2008. – V. 33, No 3. – P. 174–179.
13. Dobson A.J. An Introduction to Generalized Linear Models. – London: Chapman and Hall, 2002. – 221 p.
14. Hollander M., Wolfe D.A. Nonparametric Statistical Inference. – N. Y.: John Wiley & Sons, 1973. – 503 p.
15. R Development Core Team R: A language and environment for statistical computing. – Viena: R Foundation for Statistical Computing, 2006. – URL: <http://www.R-project.org>, свободный.
16. Reinert H.K. Habitat Separation between Sympatric Snake Populations // Ecol. – 1984. – V. 65, No 2. – P. 478–486.
17. Morrison M.L., Marcot B.G., Mannan W.R. Measuring Wildlife Habitat: What to Measure and How to Measure It // Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. – Washington: Island Press, 2006. – P. 151–181.
18. Welsh H.H., Lind A.J. Habitat correlates of Del Norte salamander, *Plethodon elongatus* (Caudata: Plethodontidae), in northwestern California // J. Herpetol. – 1995. – V. 29. – P. 198–210.
19. Isaac L.A. The Thermal Ecology of the European Grass Snake, *Natrix natrix*, in south-eastern England: Master of Science. – University of Victoria, 2003. – 93 p.
20. Чан Кьен. Систематика и экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linnaeus, 1758): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1967. – 14 с.
21. Пестов М.В., Маннапова Е.И. Тепловой шок как причина гибели обыкновенных гадюк в естественных условиях // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. – Тольятти, 1999. – Вып. 3. – С. 87–89.
22. Гаранин В.И., Павлов А.В. К экологической дивергенции амфибии и рептилии // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. – Тольятти, 2004. – Вып. 7. – С. 38–44.

Поступила в редакцию  
04.12.09

**Петрова Инга Васильевна** – аспирант кафедры общей экологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: *Inga.Petrova@ksu.ru*

**Чижикова Нелли Александровна** – кандидат биологических наук, ассистент кафедры математического моделирования Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: *chizhikova\_n@rambler.ru*

**Павлов Алексей Владиленович** – кандидат биологических наук, доцент кафедры общей экологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: *zilant@ksu.ru*