

УДК 574.2:591.1:591.5

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ КАК САМОСТОЯТЕЛЬНОЕ НАУЧНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ. ЧАСТЬ 1

© 2019 г. В. А. Черлин<sup>1,\*</sup>, Л. Ф. Мазанаева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

\*E-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 02.07.2018 г.

После доработки 11.07.2018 г.

Принята к публикации 11.07.2018 г.

Приведены материалы о появлении и начальном этапе развития физиологической экологии. Основоположником ее был русский/советский биолог Иван Дмитриевич Стрельников. Приведены данные о его исследованиях в области физиологической экологии насекомых, литоральных беспозвоночных, рептилий и грызунов.

*Ключевые слова:* экология, физиологическая экология, экологическая физиология

DOI: 10.1134/S0042132419010034

### ВВЕДЕНИЕ

Это первая в серии из двух статей, посвященных физиологической экологии. Физиологическая экология — словосочетание не новое. Молодые ученые, которые только приступают к серьезным биологическим исследованиям, особенно в области экологии, могут посчитать, что это вполне устоявшееся направление экологической науки. Это название, созвучное с экологической физиологией, иногда встречается в научной литературе как в русскоязычном сегменте (правда, редко), так и в англоязычном (намного чаще). И только серьезное погружение в материал, внимательное изучение литературы и собственные исследования начинают ставить простые и логичные вопросы, на которые не находится ответов...

Так существует ли на самом деле физиологическая экология, и если все-таки да, то что же это на самом деле такое? Каково ее место в системе биологических и экологических знаний? Попробуем внимательно и непредвзято в этом разобраться, чтобы снять непонимания и расставить, наконец, все точки над *i*.

Развитие науки — процесс сложный, и почти никогда не идущий прямолинейно, строго логично. Хотелось бы отметить лишь две особенности этого процесса.

Во-первых, перспективные, глобальные идеи и новые научные направления часто появляются совсем не в тех местах, где их логичнее всего ожидать. Оказывается, важно, прежде всего, не то, что конкретно изучает тот или иной исследователь, а то, в какой мере он готов взглянуть на ре-

зультаты конкретной работы с общих позиций. Изучение даже самых частных, мелких, не имеющих вроде бы серьезного значения проблем может привести к глобальным, прорывным результатам. Так, изучение августинским монахом Грегором Менделем в середине XIX в. совершенно частной проблемы — морщинистости семян гороха — привело его к описанию явления наследственности (Mendel, 1866), что стало началом генетики и, без преувеличения, одной из важнейших поворотных точек как в биологии, так и вообще в мировоззрении человечества.

Во-вторых, идеи, даже самые плодотворные и прорывные, оказываются замеченными и становятся базой для развития новых научных направлений лишь тогда, когда кто-то из исследователей оказывается готовым их воспринять и развивать. Часто получается так, что некий ученый (назовем его *A*), проведя свои замечательные исследования, публикует статьи или книги, в которых высказывает ряд важных для будущего мыслей. Но наука в тех областях, где эти идеи могли бы быть применены, еще недостаточно развита, и даже сам этот ученый не до конца оценивает значение своих идей. Но его опыт и научная интуиция позволяют ему увидеть то, чему пока еще нет строгого научного обоснования. Поэтому он хоть и высказывает эти важные мысли, но не акцентирует на них своего внимания и внимания читателей. Другие ученые также не обращают на эти идеи никакого внимания. Так и оказываются эти важные мысли надолго похоронены в эпистолярном наследии их автора. Проходят годы, иногда — десятилетия. И вот кто-то из ученых (назовем его *B*),

проводя собственные научные изыскания, выходит на темы и выводы, созвучные с теми, к которым давным-давно пришел ученый А. И только тогда, через длительное время, ученый Б, изучая его труды, наталкивается на вскользь упомянутую им идею, заметить и оценить которую он теперь готов, а до него на это никто не обращал внимания. Да и он сам увидел это только потому, что своими собственными исследованиями и их результатами оказался подготовлен к принятию того, что уже давно было сделано и упомянуто в публикациях.

Основоположником физиологической экологии, безусловно, должен считаться замечательный русский/советский биолог Иван Дмитриевич Стрельников. Обе отмеченные выше закономерности в развитии науки в полной мере относятся и к нему. Хотя его исследования, конечно же, интересны и сами по себе, но они очень важны и как методологические новшества, как замечательные идеи для будущего развития экологической науки. А мы, изучая термобиологию рептилий, спустя сорок лет после И.Д. Стрельникова, подошли очень близко к таким же выводам, что и он. Затем еще около сорока лет собственных исследований понадобилось, чтобы выйти на серьезные общебиологические обобщения в этой сфере. И только тогда, в общей сложности примерно через 80 лет после него, мы оказались, наконец, готовы увидеть научные прозрения и достижения Стрельникова, понять и оценить то новое направление экологических исследований, которое он открыл и развивал!

## 1. ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

Экология — наука о взаимодействии живых организмов с внешней средой.

Это самое общее, принимаемое всеми определение.

Но что представляет собой это взаимодействие? В чем заключается его суть?

Важнейшая форма взаимодействия живых организмов с внешней средой — их адаптация к внешней среде. Понятие адаптации очень сложное, многогранное, требующее глубокого понимания и аккуратного определения.

Адаптация — процесс приспособления организма, популяции или сообщества к определенным условиям внешней среды.

Такое общее определение можно найти, практически, в любом учебнике по экологии или в справочнике. Но в этом случае получается, что адаптация определяется через приспособление, которое точно так же, как и сама адаптация, требует разъяснения. Определение одного термина через другой, также требующий объяснения, вряд

ли можно назвать удачным вариантом решения проблемы.

Приспособления живой системы любого уровня (организма, популяции или сообщества) к определенным условиям внешней среды — процесс оптимизации необходимых и достаточных для нее энергетических и материальных (вещественных) затрат, обеспечивающих благополучную и конкурентоспособную жизнедеятельность особей, популяций, сообществ, процветание вида.

Таким образом, возникает формулировка № 1:

“Адаптация (приспособление) организма, популяции и сообщества к условиям внешней среды — это процесс оптимизации необходимых и достаточных, энергетических и вещественных затрат, который, благодаря комплексу поведенческих и других регуляторных реакций, биохимических, физиологических и морфологических перестроек, обеспечивает благополучную и конкурентоспособную жизнедеятельность особей и популяций, процветание вида в различных условиях внешней среды” (Черлин, 2015, с. 48).

В этом определении описывается лишь один из аспектов явления адаптации. В рамках этого аспекта исследователями внимательно и подробно изучаются влияния внешних экологических факторов на внутреннее состояние, на эндогенные характеристики живых организмов. Изучается влияние температуры, влажности воздуха, других факторов на показатели крови, физиологические процессы в организме, его реакции и т.п. Потом эти биохимические, физиологические, эколого-физиологические реакции и свойства экстраполируются на экологию вида. Это позволяет делать заключения о том, как факторы внешней среды могут влиять на видоспецифичное, функциональное, эндогенное устройство живых организмов, как это эндогенное устройство может подстраиваться под условия внешней среды, то есть как оно способствует адаптации организмов к внешним условиям. Такой подход — решение эколого-физиологических задач — в значительной мере раздел физиологии.

Однако этим смысл взаимодействия организма и среды не ограничивается; это только одна сторона взаимодействия. Должна быть и другая сторона, поскольку взаимодействие — это дорога в двух направлениях.

Когда речь идет о регуляторных, компенсаторных и других реакциях, чаще всего изучаются сами эти реакции, трактующиеся как адаптивные, но нередко упускается из виду вторая, не менее важная сторона проблемы: зачем нужна эта регуляция, почему регулируются именно эти параметры и зачем необходимо их сохранение на данном уровне или в данном диапазоне?

Дело в том, что у всех живых организмов любого вида имеется комплекс видоспецифичных,

стабильных, неизменных биохимических, физиологических, морфологических и других характеристик гомеостаза. Здесь речь идет о критичном наборе внутренних свойств (требований), который в различных условиях внешней среды обеспечивает, поддерживает и защищает: а) нормальное функционирование живой системы на уровне организма и любого сообщества; б) идентичность живой системы (организма, популяции, вида). Этот комплекс эволюционно закреплён в генетике как строго видоспецифичный (данная тема в области термобологии рептилий подробно рассмотрена нами (Черлин, 2015)).

Важнейшая задача живого организма, связанная с сохранением своей жизнеспособности и видовой идентичности – сохранение (охрана) комплекса видоспецифичных, эндогенных, неизменных характеристик гомеостаза за счет регуляторных реакций, компенсаторных изменений, то есть реакций пластичных эндогенных характеристик, их сочетаний и поведения. Эти поведенческие реакции, модифицирующие пространственно-временную структуру активности животных, направлены на то, чтобы животные данного вида оказывались в том месте и в то время, где и когда им требовались бы в данных экологических условиях наименьшие (или компромиссные) энергетические и материальные (вещественные) затраты для поддержания успешной и конкурентоспособной жизнедеятельности, для процветания вида и сохранения его специфической идентичности.

В рамках этого адаптивного направления исследователями изучается влияние внутренних характеристик живой системы на ее экологическую структуру (пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности, режимы питания и размножения, биотопическое распределение, географическое распространение и т.п.), то есть на ее экологические проявления. Изучается комплекс видоспецифичных, эндогенных, неизменных характеристик гомеостаза и то, каким образом он через различные видоспецифичные системы регуляции (биохимические, физиологические и поведенческие) формирует видоспецифичную же экологическую структуру вида в данных условиях внешней среды. В результате вскрывается механизм формирования экологической структуры вида в разных экологических условиях. Такой подход – решение физиолого-экологических задач – в большой мере раздел экологии. Именно это направление исследований можно считать основой для физиологической экологии.

В этой связи, возникает формулировка № 2:

“Адаптация – биологический процесс, смысл которого заключается в сохранении комплекса видоспецифичных, ключевых, стабильных параметров гомеостаза животного в различных условиях среды с помощью видоспецифичного набо-

ра биохимических, физиологических и поведенческих приемов регуляции с целью обеспечения благополучной и конкурентоспособной жизнедеятельности особей, популяций, процветания вида” (Черлин, 2015, с. 49).

В этом определении описывается иная, в сравнении с формулировкой № 1, аспект явления адаптации.

Таким образом, экзогенный и эндогенный аспекты взаимодействия живой системы и окружающей среды объединяются в единый комплекс, а результат этого взаимодействия может быть выражен в унифицированной, обобщенной формулировке № 3:

Адаптация – биологический процесс, направленный 1) на оптимизацию необходимых и достаточных, энергетических и вещественных затрат, то есть дозированное и согласованное совместное действие экзогенных факторов и использование экзогенных ресурсов в основном посредством реакций и подстроек эндогенных систем организма, а также поведенческих реакций (эндогенная, внутренняя составляющая адаптации); 2) на сохранение комплекса видоспецифичных, ключевых, стабильных, эндогенных параметров гомеостаза животного (обеспечение, поддержание и защита нормального функционирования живой системы на уровне организма и любого сообщества, а также групповой идентичности живой системы) в различных условиях среды, в основном посредством поведенческих реакций, меняющих экологические проявления вида в разных условиях среды (экзогенная, внешняя составляющая адаптации). Эндогенная и экзогенная составляющие адаптации, благодаря набору поведенческих и других регуляторных реакций, биохимических, физиологических и морфологических реакций, компенсаторных процессов, обеспечивают благополучную и конкурентоспособную жизнедеятельность особей и популяций, сохранение специфической видовой идентичности и процветание вида в различных (допустимых) условиях внешней среды.

В любом случае, при изучении экологии и адаптаций необходимо рассматривать результаты взаимодействия двух систем: внутренней и внешней. Именно это взаимодействие определяет то, как организуется структура образа жизни живых организмов.

Но создается впечатление, что в этом ключевом месте методология изучения экологии дает сбой (точнее, сбой дают исследователи): если экологическая составляющая физиологии (экологическая физиология) со времени своего появления достаточно регулярно изучается в основном физиологами в разных аспектах и на разных группах животных, то физиологическая составляющая экологии (физиологическая экология) с

момента своего открытия И.Д. Стрельниковым оказалась не в тренде мировой науки.

## 2. ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ И СУТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

Экология как наука об образе жизни организмов, изучающая связи их жизнедеятельности с внешней средой, неминуемо включает в себя огромное количество различных научных направлений, лежащих на междисциплинарных границах: экология—физиология, экология—морфология, экология—биохимия, экология—биофизика, экология—климатология, экология—почвоведение, экология—этология, экология—популяционная биология, экология—генетика и т.д., и т.п.

Здесь очень важно отметить следующее обстоятельство — совсем не все равно, как называется научное направление (“Как вы яхту назовете, так она и поплывет...”<sup>1</sup>). Название “абэвэгэдэйка”, если на это согласятся разные ученые, можно присвоить любому научному направлению, и тогда оно конвенционально станет таковым, хотя по смыслу оно само не будет связано со своим содержанием. Так, договорились русские люди когда-то называть предмет палкой, и если они друг другу говорят “палка”, то всем понятно, о чем идет речь. Но если для научного направления выбрано название, включающее строгие научные термины, которые имеют совершенно определенные значения, то тогда, во избежание путаницы, смысла этих значений и следует придерживаться. Нельзя, например, называть ядерной физикой научное направление, которое занято математическим моделированием закономерностей в популяциях животных... Научные термины нужно применять корректно!

Так, на границе экологии и морфологии находится экологическая морфология. Экологическая морфология — раздел морфологии, изучающий закономерности строения органов и структур в зависимости от условий обитания организмов (Дедю, 1989). По этому направлению есть довольно много научных работ и публикаций, начиная с М.В. Ломоносова. Изучение целого ряда адаптивных морфологических признаков может служить примером экологической морфологии: у обитателей открытых песков в разных отрядах, классах и более мелких группах животных на пальцах лап появляются “щеточки” из чешуек, шерсти и т.п., чтобы легче передвигаться по сыпучему субстрату. Правило Аллена (Allen, 1877) — также пример эколого-морфологической закономерности. Но, тем не менее, четкого, конкретного определения экологической морфологии мы не обнаружили.

<sup>1</sup> Из песни на слова поэта Е. Чеповецкого из мультфильма о капитане Врунгеле.

Если в названиях научных направлений строго следовать их смыслу, то параллельно с экологической морфологией может существовать и морфологическая экология, которая должна изучать влияние морфологии организмов на их образ жизни. Так, элементом морфологической экологии можно было бы назвать сравнение образа жизни ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* и сетчатой ящурки *Eremias grammica*, обитающих в жарких песках Средней Азии, в связи с особенностями морфологического строения их тел. Длинные ноги ушастой круглоголовки позволяют ей высоко приподнимать туловище над горячей почвой, а сетчатая ящурка с короткими лапками либо буквально на несколько миллиметров поднимается над поверхностью, либо, чаще всего, ползает по песку на брюхе. Таким образом, круглоголовки могут бегать по более горячему песку, чем ящурки, их тело сильнее отделено от горячей почвы, следовательно, они могут быть активными намного ближе к жаркой середине дня и дольше находиться на открытых, освещенных солнцем участках. Сетчатая же ящурка при повышении температуры держится ближе к растительности и тени, а в середине дня в жару, практически, не встречается. Это и есть элемент морфологической экологии, рассматривающий то, как экология вида, время активности и биотопическое распределение животных зависят от морфологических особенностей животных; или — с другой стороны — как морфологические особенности животных влияют на экологию животных, время и место их возможной активности, биотопическое распространение и т.п.

Пример взаимодействия морфологии и экологии представляет комплекс работ Н.Б. Ананьевой на пустынных ящерицах (Ананьева, 1972, 1976, 1978, 1981), в котором изучались, в частности, некоторые морфологические особенности строения тела пустынных ящериц Прибалхашья, связанные с их биотопическим распределением и другими особенностями их экологии. При этом, если исследования будут направлены в основном на изучение формирования в эволюции посредством отбора всего комплекса характерных для каждого вида признаков, то это будет экологическая морфология. Если же будет изучаться влияние, которое оказывает уже имеющийся у представителей этих видов морфологический комплекс на структуру активности животных, на их поведение, биотопическое распределение и на другие элементы их экологии, то это будет морфологическая экология. Упомянутые выше работы Н.Б. Ананьевой в большей степени можно квалифицировать как морфолого-экологические.

Из всего сказанного следует, что экологическая морфология — раздел морфологии, изучающий закономерности строения органов и структур в зависимости от условий обитания организмов. Законо-

мерности экологической морфологии являются результатами отбора, проявляются статистически на группах животных — популяциях, видах и т.п. А морфологическая экология — раздел экологии, изучающий влияние морфологического строения животных на проявления их экологии. Закономерности морфологической экологии проявляются безусловно, вынужденно, на уровне каждой отдельной особи.

А вот другой пример. На границе экологии и физиологии находятся два основных направления (две науки) — экологическая физиология и физиологическая экология.

Экологическая физиология — раздел физиологии, изучающий физиологические реакции, ответы организма животных на воздействие различных факторов внешней среды, их сочетаний и комплексов, формирование суточной и сезонной динамики всевозможных физиологических функций организма животных в соответствии с динамикой факторов внешней среды в природных условиях, их зависимость от условий жизни и деятельности в различных физико-географических зонах, в разные периоды года, суток и т.п. Эти ответные физиологические реакции могут выполнять адаптивные функции, а могут и не быть адаптивно направленными. Проще говоря, экологическая физиология изучает влияние экологических факторов на физиологию животных, физиологические ответы организма на воздействие внешних факторов. Она отвечает на вопрос: как за счет внешних воздействий формируется комплекс физиологических характеристик животных. Так, на западе США в песчаных пустынях Невады, Аризоны, Калифорнии и Мексики по обеим сторонам Калифорнийского залива обитает пустынная игуана *Dipsosaurus dorsalis*. Экологическая физиология изучает, например, влияние температуры тела на уровень метаболизма этих ящериц, уровень и качественные характеристики ее водного и солевого обменов, на интенсивность разных физиологических функций — газообмен, переваривание разных типов корма, работу сердечно-сосудистой, нервной систем, и делает выводы о том, как все эти реакции могут способствовать жизни в столь специфических условиях пустыни, насколько они могут иметь адаптивный характер.

Физиологическая экология — раздел экологии, который изучает то, как формируется комплекс экологических проявлений вида (структура суточной и сезонной активности, рост и развитие, рацион, циклы питания и размножения, миграции, биотопическое размещение и т.п.) под воздействием отдельных, видоспецифических физиологических и поведенческих реакций, комплексов физиологических характеристик (стабильных свойств функциональных систем) и зако-

номерностей в определенных условиях внешней среды. Физиологическая экология описывает механизм формирования комплексных экологических адаптаций животных данного вида к условиям внешней среды. Проще говоря, физиологическая экология изучает влияние взаимодействия внешних факторов и физиологии животных организмов на их образ жизни и экологию, то есть каким образом экология животных формируется в ответ на комплекс внутренних и внешних факторов. Она отвечает на вопрос: как за счет комплекса физиологических характеристик формируется экологическая структура животных данного вида в определенных климатических и других природных условиях, вскрывает механизмы этого процесса.

Физиологическая экология изучает, например: как температура тела пустынных игуан зависит от различных тепловых факторов внешней среды (солнечного излучения, температуры воздуха и почвы); какие поведенческие реакции и приемы они применяют, чтобы регулировать температуру тела; какие физиологические характеристики являются изменчивыми, а какие закреплены в нервной системе в качестве установочных, стабильны и неизменны в любых внешних условиях (характеристики гомеостаза); как комплекс этих неизменных показателей гомеостаза формирует определенные, характерные для вида требования к стабилизации температуры тела, к характеру ее суточной и сезонной динамики (в каком диапазоне и когда должна удерживаться высокая температура тела, а когда — низкая) и к способам реализации этих требований. Здесь эколого-физиологические, физиологические и биохимические особенности животных являются частью исходного материала для физиолого-экологических исследований. Физиологическая экология покажет: что пустынные игуаны должны удерживать температуру тела в определенном диапазоне 39–44°C; как они могут это делать; как они организуют диктуемую их физиологическими требованиями суточную и сезонную динамику температуры тела; в каких биотопах, микростациях и в какое время они могут быть активными в данных условиях среды; как, исходя из этого, совершенно закономерно формируются единственно возможные “рамочные” режимы их суточной и сезонной активности; как эти режимы обеспечивают реализацию необходимых для игуан циклов питания и размножения. Другими словами, физиологическая экология изучит и определит комплекс физиологических характеристик (требований) животных, обеспечивающий их нормальную жизнедеятельность, и покажет, как под их влиянием формируется в данных климатических условиях вся экологическая структура вида. Все это позволит понять, благодаря каким механизмам и как формируются жизненные циклы пустынных игуан в разных условиях среды; поз-

волит предсказать, смогут ли в некотором другом географическом регионе жить отдельные особи и смогут ли там выжить, воспроизводясь, популяции этих ящериц, а если смогут, то какова будет в этих новых условиях их экологическая структура. Можно будет с большой долей точности, буквально, рассчитать структуру их активности и биотопическое размещение в данных условиях, возможное географическое распространение этого вида и многое другое.

С одной стороны, биохимические и физиологические процессы имеют присущие им свойства, связанные, например, с температурой (увеличение скорости, практически, всех процессов с возрастанием температуры и т.п.). Эти свойства сами по себе далеко не всегда являются адаптивными или приобретенными в результате адаптогенеза. Это внутренние свойства живой системы, основанные на базовых биохимических и физиологических свойствах тех веществ и структур, которые *a priori* имеются в любом организме. И они, безусловно, определенным образом вносят свой весомый вклад в формирование общих требований организма животного к его образу жизни. В процессе эволюции эти свойства могут быть использованы для энергетической оптимизации процессов жизнедеятельности, проявляясь как преадаптивные.

С другой стороны, факторы внешней среды воздействуют на организмы животных на популяционном уровне. В популяциях в течение какого-то времени идет естественный отбор по определенным адаптивно ценным признакам, и характеристики особей в этих популяциях тем или иным образом реагируют на это — физиологические, морфологические и поведенческие показатели их потомков в популяциях направлены изменяться в соответствии с результатами этого отбора. Такие ответные изменения физиологической системы организмов и элементов поведения происходят на уровне популяций отложено и растянуто во времени. Эти физиологические свойства и реакции, а также поведенческие особенности являются эколого-физиологическими характеристиками.

С третьей стороны, каждое отдельное животное в настоящий момент времени уже несет в себе наборы свойств, изначально имевшихся у этих животных как данность, как преадаптации в виде видоспецифичных характеристик, и новых свойств, появившихся у них в результате описанного выше популяционного отбора. Набор всех этих свойств формирует комплекс внутренних физиологических требований животного, которые ему необходимо удовлетворять для поддержания своей нормальной жизнедеятельности в любых условиях внешней среды. Именно эти комплексы свойств у каждого отдельного животного определяют характер его реакций на внешние условия, формируют в

данных условиях внешней среды единственно возможный, “рамочный” вариант его видоспецифичной экологической структуры, вариант, направленный на удовлетворение внутренних требований. Эти закономерности взаимодействия жизнедеятельности животных и внешней среды являются физиолого-экологическими.

Из приведенных выше очерков об экологической физиологии и физиологической экологии видно, что различия между этими двумя научными направлениями не просто словесные, а принципиально смысловые. Хотя одинаково важны здесь семантические и общие смысловые различия. Поэтому путать их для эколога неприемлемо! Тем не менее, необходимо отметить, что некоторые методические элементы работы (изучение: температуры тела в природных условиях; влияния внешних факторов на температуру тела; уровня метаболизма в зависимости от температуры тела и т.п.) могут быть применены как в одном, так и в другом направлениях, то есть сами по себе они не являются типичными для какого-то из них. Важно их применение, дальнейшее развитие исследований в одну или другую сторону.

Таким образом, с терминами, с названиями научных направлений нужно быть очень аккуратными и корректными, чтобы не вводить в дальнейшем студентов и ученых в заблуждение и ошибки. Во всяком случае, под термином “физиологическая экология” необходимо понимать именно то, что заложено по семантике названия и по смыслу самого научного направления, а не что-то другое, что по тем или иным причинам кажется уместным одному или другому автору, исходя из собственных “биологических фантазий”.

К сожалению, на эти очевидные вещи приходится обращать серьезное внимание, поскольку, оказывается, что на практике иногда происходят совершенно неожиданные коллизии.

Так, в лекциях по экологии Казахского гуманитарно-юридического университета (Лекции по экологии, 2016) читаем:

— эволюционная экология изучает экологические механизмы эволюционного преобразования популяций;

— палеоэкология изучает экологические связи вымерших групп организмов и сообществ;

— морфологическая экология изучает закономерности изменения строения органов и структур в зависимости от условий обитания;

— физиологическая экология изучает закономерности физиологических изменений, лежащих в основе адаптации организмов;

— биохимическая экология изучает молекулярные механизмы приспособительных преобразований в организмах в ответ на изменение среды;

– математическая экология на основании выявленных закономерностей разрабатывает математические модели, позволяющие прогнозировать состояние экосистем, а также управлять ими”.

Вроде бы все логично, и мы были бы рады со всем этим согласиться, но...

Названия каждого из этих направлений составлено из двух слов – прилагательного и существительного. Например, морфологическая экология или экологическая морфология. Существительное в этих двойных названиях определяет главный предмет изучения, а прилагательное – это свойство, то есть то, что на этот предмет влияет и вызывает его изменения. Так, в названии “морфологическая экология” главный предмет изучения – экология, а морфология – это то, что на экологию влияет и вызывает ее изменения. То есть морфологическая экология – эта наука, которая должна изучать то, какие морфологические особенности животных и как влияют на их экологию и образ жизни и вызывают их изменения, как экологические особенности животных изменяются под влиянием их морфологических особенностей. И совершенно неправильно, в этой связи, трактовать морфологическую экологию с обратных позиций – как науку, изучающую морфологические особенности организмов, проявляющиеся и формирующиеся в зависимости от экологических влияний. То же, по сути, относится и ко всем другим парам названий (например, экологической физиологии и физиологической экологии).

В упомянутых выше Лекциях по экологии Казахского гуманитарно-юридического университета только в определениях эволюционной экологии и палеоэкологии написано, что они изучают экологические механизмы, экологические связи. А вот морфологическая экология, оказывается, изучает “...строение органов”, на которое влияет экология, физиологическая экология – “...закономерности физиологических изменений...”, на которые влияет экология, а биохимическая экология изучает “...молекулярные механизмы...”, на которые влияет экология. Но во всех этих случаях смысл научных направлений перевернут с ног на голову! Если это экология, какая бы она ни была – морфологическая, физиологическая, биохимическая – она должна изучать не морфологию, физиологию или биохимию, а экологию, точнее, изменения, подстройки в экологии, которые происходят под влиянием морфологических, физиологических или биохимических особенностей животных, или, другими словами, изучаются морфологические, физиологические и биохимические особенности животных, влияющие на их образ жизни, на их экологию, а не наоборот.

А ведь это не просто какие-то малозначащие, пустые слова. Это – названия научных направле-

ний, в соответствии с их смыслом работают ученые, целые научные коллективы, планируются и проводятся масштабные эксперименты, полевые и лабораторные исследования, учатся студенты в университетах, пишутся научные статьи и книги...

Но встречаются и другие непонятности. Так, в лекциях по экологии Воронежского государственного университета инженерных технологий читаем: “экология особей – физиологическая экология” (Лекции по курсу экология, 2015). Откуда взялась такая трактовка физиологической экологии, из чего она следует? Обучившиеся по этому курсу студенты выйдут, вроде бы, специалистами по физиологической экологии, хотя к истинной физиологической экологии их специализация не имеет никакого отношения!

### 3. ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК О ПОЯВЛЕНИИ И РАЗВИТИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

#### 3.1. Начало физиологической экологии

Экспериментальные исследования взаимодействия отдельных факторов внешней среды и биологии животных появились в научной литературе довольно давно. Еще с конца XIX в. попадались отдельные статьи, касающиеся изучения влияния внешних факторов на температуру тела насекомых (Бахметьев, 1898; Пospelов, 1926; Сахаров, 1928; Зенякин, 1947; Bakhmetiev, 1899, 1901, 1907). При изучении рептилий чаще всего это были исследования термальной выносливости или регуляторных реакций (Weese, 1917, 1919; Hall, 1922; Buxton, 1923; Baldwin, 1925a,b; Krüger, 1929). Хотя все эти первые исследования можно отнести в большей степени либо к чистой физиологии, либо к экологической физиологии. Кроме того, это были лишь отдельные работы на частные, конкретные темы, не предлагавшие еще на их основе концептуального взгляда на проблемы связи физиологии и экологии.

Первые направленные работы по изучению взаимодействия физиологии и экологии животных появились лишь в первой половине XX в. Их автором был замечательный российский/советский биолог И.Д. Стрельников. В этот период он начал исследования зависимости температуры тела насекомых, рептилий и млекопитающих (грызунов) от климатических условий, и в первую очередь, от солнечной радиации, а через нее – от температуры.

С начала 1930-х гг. начали выходить публикации Стрельникова, описывающие результаты его исследований влияния солнечного излучения, температурных условий среды и внутренних характеристик организма животных на их тепловой баланс, на температуру их тела, поведение и т.п. Исследования Стрельникова вышли из сферы ограниченных, частных проблем, его выводы

приобрели системный, концептуальный характер, превративший эти работы в новое научное направление — физиологическую экологию животных. Хотя сам он свои исследования так не называл, чаще всего он именовал их экспериментальной экологией. Это название вполне корректно с точки зрения описания основного методического подхода автора, но никак не характеризует сути, важнейшей направленности его исследований. С этой последней точки зрения, его работы — безусловно физиолого-экологические.

Основное внимание в своих исследованиях Стрельников уделял солнечной радиации. Под этим термином он понимал, прежде всего, инфракрасное, тепловое излучение солнца. Он изучал формирование теплового баланса тела животных, учитывая в нем большое количество самых разных факторов — как внешних, так и внутренних. Но, так или иначе, его исследования были связаны в основном именно с тепловым балансом, с температурой тела животных. Почему из всего многообразия факторов Стрельников выбрал именно температуру и уделил ей главное внимание в изучении экологии животных?

Температура — некий универсальный фактор внешней и внутренней среды всех животных. Она прямо, без посредников влияет на все биохимические реакции, на все физиологические процессы в любом организме. При этом температура тела (та температура, при которой реально работают все биохимические соединения и физиологические структуры в организме) непосредственно, сильно и весьма оперативно зависит от воздействия тепловых факторов внешней среды и внутренних физиологических процессов (от интенсивности термогенеза, возможностей физиологическими способами изменять интенсивность поступления и отдачи тепла, перераспределять тепло внутри тела и т.п.). Во внешней среде температурное поле очень изменчиво по месту и времени, мозаично, и динамично. Поэтому температура, безусловно, является тем важнейшим фактором, который в первую очередь влияет на физиологию и экологию животных, на огромное число регуляторных, адаптивных реакций и процессов. Стрельников как прекрасный, наблюдательный и вдумчивый эколог не мог этого не заметить. Поэтому его самое пристальное внимание было, в первую очередь, обращено на температуру.

### 3.2. Исследования И.Д. Стрельникова на насекомых

Стрельников начал изучать биологию насекомых еще в самом начале тридцатых годов XX в. Первая его публикация на эту тему появилась в 1931 г. (Strelnikov, 1931), хотя первые наблюдения и исследования он начал намного раньше: в 1920 г. — работа на Мурманской биологической станции и на Баренцевом море, в 1921 г. — на Карском море,

в 1922 г. — на Белом море, в 1924 г. — на Черном море, 1931 г. — в пуст. Кара-Кум (Стрельников, 1932а,б, 1933, 1934). Последняя публикация Стрельникова на эту тему вышла в 1958 г. (Стрельников, 1958). За эти годы он выпустил 23 статьи, касающиеся экологии насекомых.

Стрельников изучал температуры тела разных групп насекомых в природе в разных условиях среды, значение температуры тела в биологии насекомых. В его исследованиях было задействовано множество разных групп насекомых — бабочек, жуков, клопов, мух, пчел, шмелей, прямокрылых. А работал он с ними от Арктики (Кольский п-ов) и Ленинградской области — через Калмыцкие и прикаспийские степи, устье Терека, Эльбрус (до высот 2200–5300 м н. у. м.), Крым — до полупустынь Азербайджана и пуст. Кара-Кум. Он оценил, что насекомые периодически, при активной жизни стремятся поддерживать у себя высокую температуру тела в 35–40°C и иногда даже больше. Делают они это либо за счет теплового солнечного излучения, либо за счет внутренней теплопродукции при активной работе мышц (что характерно, например, для бабочек-бражников, пчел, шмелей и т.п.). Возможность поддерживать необходимый уровень температуры тела определяется структурой теплового баланса тела, вариантами и пропорциями прихода и расхода тепла. “...Тепловое действие радиации зависит от большого числа причин: утренние лучи проходят длинный путь в атмосфере, часто насыщенной влагой; пары поглощают большое количество лучистой энергии, неодинаковое в разных частях спектра: чем больше насыщен воздух, тем слабее тепловое действие лучей. Во влажной же атмосфере организм быстрее теряет тепло через лучеиспускание, благодаря чему замедляется повышение его температуры; влага на поверхности животного иногда в виде капель испаряется с повышением температуры воздуха и отнимает тепло от организма; токи воздуха оказывают на него также охлаждающее действие” (Стрельников, 1935б, с. 721).

Стрельников очень подробно исследовал влияние солнечной радиации (теплового солнечного излучения) и температуры воздуха на температуру тела насекомых в самых разных условиях, выяснял вклад их собственной теплопродукции при полете в тепловой баланс тела. Он показал, что, с одной стороны, температура тела насекомых влияет на разные стороны их жизни — онтогенез, поведение, экологию и т.п., а, с другой стороны, физиологическое состояние животных влияет на температурные потребности и показатели.

Кроме того, Стрельников объединил все полученные материалы по физиологии и экологии насекомых в общую, функциональную концепцию их жизнедеятельности в реальных условиях



внешней среды. В отличие от обычной, описательной экологии, его концепция дополнилась выявлением причинно-следственных связей, механизмов формирования экологической структуры видов: его исследования демонстрировали связь места и времени активности разных животных с температурой тела, зависимость от нее поведения, длительности жизненных фаз, проявлений интенсивного питания и роста, миграции, массового размножения и массовой гибели, биотопического распределения, стремление к переходу в новые биотопы, частично — географического распространения и т.п. Однако, что еще важнее, он не просто замечал и описывал общие закономерности (что само по себе очень важно), но он выявлял причины, механизмы связи поведенческих и физиологических аспектов жизнедеятельности этих животных, проявлений жизненных циклов с динамикой климатических факторов среды и температуры тела. Это дало возможность не только достаточно точно предсказывать сроки и динамику массового размножения, нагула, лета, массовых всплесков численности и гибели, миграции отдельных видов насекомых, но также позволило разрабатывать эффективные меры борьбы с ними, используя для воздействия на них по тем или иным причинам наиболее чувствительные, восприимчивые и удобные для этого периоды. Отчасти, видимо, поэтому Стрельников использовал в качестве объектов изучения наиболее опасных сельскохозяйственных вредителей: совку-гамму *Autographa gamma*, хлопковую совку *Helicoverpa armigera*, лугового мотылька *Loxostege sticticalis* и другие виды. А когда результаты этой работы и перспективность его методического подхода стали очевидны, по специальному обращению ВИЗР<sup>2</sup>, он проделал большую исследовательскую работу с одним из наиболее вредоносных для сельского хозяйства насекомых — с перелетной саранчой *Locusta migratoria*.

В качестве примера посмотрим, что писал Стрельников по поводу биологии саранчи. Он понял, что температура тела определяет различные формы жизнедеятельности у саранчи — формы поведения, активности, течение жизненно важных физиологических процессов, динамику стадий жизненного цикла, последовательность проявления различных поведенческих реакций — вертикальных миграций, питания, массовых миграций и т.п. (Стрельников, 1935б).

“Ведущим фактором в определении поведения является радиация” (Стрельников, 1935б, с. 721).

“... солнечная радиация является главнейшим из факторов, определяющих поведение саранчи, ее вертикальные миграции на растительности и странствования. Знание действия фактора оказа-

лось важным при выработке практических мероприятий по борьбе с саранчой, когда необходимо знать время суток, условия и способы применения средств борьбы” (Стрельников, 1934, с. 316).

“Миграция начинается по достижении определенной температуры тела” (Стрельников, 1935б, с. 715).

“... утром начало еды иногда происходит несколько раньше, иногда позже описанного, при колебаниях около 30 мин — 1 ч, зависящих от физиологического состояния насекомых и экологических факторов” (Стрельников, 1935б, с. 721).

“Поведение саранчи есть результат взаимодействия двух групп факторов: внутренних, морфолого-физиологических, и инстинктивных и внешних, экологических. Под воздействием последних изменяется течение физиологических процессов; в результате сложной физиологической реакции изменяются и явления поведения. Для проявления инстинктивных особенностей необходимо наличие определенного комплекса экологических условий. Комплекс явлений поведения, который является обычным и нормальным для вида, связан с наличием определенного комплекса в распределении и последовательности экологических условий. При изменении последних наступает и видоизменение поведения. Поведение саранчи является очень хорошим примером связи последовательности реакций организма с последовательностью экологических факторов” (Стрельников, 1935б, с. 718).

Также Стрельников выяснил, что физиологическое состояние животных, фаза их развития и другие внутренние причины отражаются на термальных потребностях животных, на их тепловом балансе.

“Если две фазы перелетной саранчи отличаются по окраске покровов и если они в силу этого разное реагируют на действие солнечной радиации, то течение других физиологических процессов также должно быть у них различным” (Стрельников, 1935б, с. 685).

“Здесь мы подходим к проблеме большого биологического значения — об онтогенетических изменениях во взаимоотношениях организма и среды: растущий организм непрерывно изменяется в своих морфологических и физиологических свойствах; в связи с этим изменяются и его реакции на воздействие экологических факторов. С изменением окраски изменяется реакция на действие солнечной радиации; получаются иные температурные соотношения со средой у личинок разных возрастов саранчи. В связи с изменениями температурных реакций изменяются и другие физиологические процессы, что оказывает влияние и на общее поведение; так, личинки саранчовых выделяют на 1 г веса углекислоты больше, чем взрослые. В данном случае мы подходим к

<sup>2</sup> ВИЗР — Всесоюзный институт защиты растений АН СССР, основанный в 1929 г. по инициативе ак. Н.И. Вавилова.

пониманию диалектического развития не только самого организма в его морфологических границах, но и к проблеме развития соотношений организма с комплексом факторов среды, к развитию поведения в онтогенетическом развитии. Исследования в этом направлении дадут результаты высокой теоретической ценности” (Стрельников, 1935б, с. 687).

Проще говоря, изучая биологию саранчи, Стрельников выяснил, что для активного питания, роста и развития этим насекомым необходимо повысить температуру тела примерно до 40°C. Это возможно для них только тогда, когда появляется солнце. Тогда насекомые сразу поднимаются по растительности на верхушки травы и скапливаются там в огромных количествах, чтобы нагреться под действием теплового излучения. Когда они нагреваются, у них интенсифицируются все внутренние физиологические процессы, они начинают активно питаться, вообще вести активную жизнь, у них в должном режиме происходит внутреннее развитие, смена стадий роста и т.п. Позже именно при высоких температурах тела у них начинается и массовая миграция. Знание и понимание этих закономерностей позволяет по состоянию погоды предсказывать протекание стадий развития саранчи, места и время их массовых скоплений, наступление состояния, вызывающего миграции их больших масс и т.п. Это, в свою очередь, позволяет разрабатывать научно обоснованные меры борьбы с этим очень опасным сельскохозяйственным вредителем.

Стрельников выяснил также, что теплопродукция в мышцах у летающих насекомых играет существенную роль в тепловом балансе их тела и при высокой температуре воздуха может повысить температуру тела до опасных и даже смертельных пределов: “Большая теплопродукция шмелей приводит к значительному превышению температуры их тела над температурой среды... При низкой температуре воздуха в результате теплопродукции температура шмелей может достигнуть до 30–40°, то есть до нормальной и оптимальной для их деятельности температуры. При высокой температуре воздуха (20–30°C) шмели легко могут перегреться; возможность перегревания при повышенных температурах воздуха определяет активность шмелей в течение суток. Так, в южных широтах шмели активны рано утром и поздно вечером; их не видно совсем днем в наиболее жаркое время суток” (Стрельников, 1940а, с. 404; 1935а). Видимо, поэтому же шмели, практически, не населяют страны с жарким климатом.

Другими словами, Стрельникову удалось выявить и описать конкретные механизмы, связывающие некоторые важнейшие физиологические потребности животных (в данном случае — насекомых) с экологической структурой вида в любых

условиях внешней среды. Это, по тем временам, был концептуально новый подход к изучению экологии животных, к исследованиям экологии насекомых.

Стрельников своими работами продемонстрировал, что знание базовых физиологических потребностей организма животных, показателей ключевых факторов внешней среды, их сочетаний, взаимосвязи и динамики, а также физиологических и поведенческих способов эти потребности удовлетворять, кроме прочего, дают возможность с большой вероятностью предсказывать течение фаз и форм активности и жизнедеятельности насекомых, структуру их суточной и сезонной активности, биотопическое распределение и географическое распространение. Значение этого нового исследовательского подхода в теоретических построениях, а его результатов — в практической деятельности человека трудно переоценить!

### 3.3. Исследования И.Д. Стрельникова на литоральных беспозвоночных

С начала 1930-х гг. Стрельников на базе Карадагской биологической станции в Крыму изучал температурные условия обитания и температуры тела при активности у беспозвоночных животных литорали Черного моря — брюхоногих моллюсков морских блюдечек *Patella pontica*, двустворчатых моллюсков черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis*, усонюгих раков баянусов *Chtamalus stellatus* и мраморных крабов *Pachygrapsus marmoratus* (Стрельников, 1945).

Специфических функциональных связей у литоральных животных с температурой тела Стрельников не установил. Тем не менее, исследования показали, что все эти животные в прибойной зоне временами оказываются вне воды на солнце, и в эти периоды температура их тела поднимается до уровней 30–40°C. Правда, у этих животных неочевидна потребность в периодическом повышении температуры тела до этих высоких уровней. Даже наоборот, скорее всего, потребности такой у них нет. Но, так или иначе, в природных условиях такое периодическое, существенное повышение температуры тела у этих животных наблюдается.

### 3.4. Исследования И.Д. Стрельникова на рептилиях

Серьезное внимание Стрельников уделил и изучению терморегуляции у рептилий. Еще в начале тридцатых годов он полагал, что “пойкилотермные животные не обладают способами регулирования температуры тела и поддержания ее в узких пределах нескольких градусов, как у гомотермных” (Стрельников, 1934, с. 361). К сожалению, некоторые физиологи до сих пор отказываются признавать у рептилий наличие терморегу-

ляции. Логическое обоснование такой позиции сводится к тому, что поскольку у рептилий температура тела очень сильно зависит от температуры среды, значит, терморегуляции у них нет. Такое удручающе упрощенное понимание до сих пор встречается у некоторых, прежде всего, отечественных ученых, и в основном — у физиологов. Но оно категорически не соответствует реальному положению дел, что с очевидностью показали и доказали работы большого количества зарубежных, отечественных ученых и наши подробные исследования (Коросов, 2008; Литвинов, 2015; Черлин, 2014, 2016).

Дело не в том, что температура тела рептилий тесно связана с температурой окружающей среды (хотя, точнее было бы сказать, что она является результирующим показателем очень многофакторной тепловой системы — теплового баланса тела). Здесь важно посмотреть не на одномоментный “тепловой срез” ситуации. Нужно посмотреть на положение дел во времени, в динамике. Рептилия, скажем, ящерица, в каждый момент времени имеет температуру тела, отражающую результат действия на нее различных тепловых факторов среды. Но, при этом, температура ее тела подвержена вполне определенной суточной динамике, очень сходно повторяющейся каждый день. Это значит, что ящерица, активно используя то, что температура ее тела сильно зависит от действия тепловых факторов внешней среды, и большую, контрастную, температурную мозаичность внешней среды, с помощью поведенческих реакций организует, формирует необходимый для своей жизнедеятельности суточный ход температуры своего тела. И вот здесь важно обратить внимание на то, что эта суточная динамика температуры тела ящерицы, повторяющаяся каждый день, не похожа на динамику температуры ни в одной точке окружающей среды. Другими словами, ящерицы направленно поддерживают у себя вполне определенный, необходимый им ход температуры тела за счет активных, регуляторных, поведенческих реакций. Это и есть проявление их активной и очень эффективной поведенческой терморегуляции, отрицать которую бессмысленно.

Принципиальная некорректность отрицания терморегуляции у эктотермных животных вообще и у рептилий в частности отчасти заключается и в том, что две группы ученых, имеющих на этот предмет противоположные точки зрения, по-разному понимают сам термин “терморегуляция”. Отрицающие терморегуляцию у рептилий ученые вкладывают в это понятие такой смысл: “Терморегуляция — совокупность физиологических процессов, обеспечивающих постоянство температуры тела у теплокровных животных (птиц и млекопитающих) и человека. Осуществляется путем изменения интенсивности теплопродукции (при окислительных процессах в организме) и путем

изменения теплоотдачи через кожу (испарение пота и др.)” (Большой..., 2000). Другими словами, термин “терморегуляция” в таком понимании *a priori* связывается исключительно с физиологическими эффекторными системами<sup>3</sup> и подходит только к эндотермным животным. Но это чисто произвольная трактовка, не отражающая всей сложности самого явления терморегуляции в природе у разных групп животных.

Признающие терморегуляцию у рептилий ученые вкладывают в этот термин другой смысл, который более всего соответствует определению, данному Комиссией по термальной физиологии при Международном обществе физиологических наук (Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences): “Регулирование температуры<sup>4</sup>: поддержание температуры или температур тела в ограниченном диапазоне в условиях переменных внутренних и/или внешних тепловых нагрузок. Регулирование температуры тела осуществляется в некоторой степени вегетативными или поведенческими средствами” (Glossary..., 2003, p. 97). В круг действия этого определения в полной мере входят и реакции рептилий, направленные на контроль над температурой своего тела в основном поведенческими способами.

Накопив достаточный материал по регуляции температуры тела у разных групп животных, Стрельников увидел безусловные признаки терморегуляции у эктотермных животных, оценил некорректность своих прежних взглядов, и, в конечном итоге (уже с середины тридцатых годов), вполне определенно признал явление терморегуляции, в частности и у рептилий. В соответствии с этим он построил и всю свою дальнейшую исследовательскую работу.

“... рептилии в период активной жизни днем имеют температуру тела в среднем около 35–36°C (30–40°C), то есть такую температуру тела, как млекопитающие. Рептилии активно поддерживают температуру своего тела движением или, чаще и больше всего, греясь лучами солнца; зарываясь в песок, прячась в тень, они избегают перегревания” (Стрельников, 1944, с. 256).

“Терморегуляция при посредстве поведения является одной из характерных черт рептилий. Весной и осенью, когда температура воздуха приближается к минимуму для рептилий, ящерицы принимают такое положение, при котором наи-

<sup>3</sup> Эффекторные системы — в физиологии это исполнительные органы, деятельность которых определяется рефлексом; обеспечивают ответные реакции организма на раздражители; исполняют функции по реализации некоторой целевой установки.

<sup>4</sup> Термины “Терморегуляция” и “Регулирование температуры” (Thermoregulation и Temperature regulation) — синонимы (Glossary..., 2003, p. 101).

большая поверхность тела нагревается падающими на нее перпендикулярно лучами солнца. В зависимости от степени нагревания тела до оптимума ящерицы регулируют положение тела и величину нагреваемой солнечными лучами поверхности; они время от времени прячутся в тень для уменьшения нагревания тела, или зарываются в песок, или прячутся в норы, где значительную часть тепла могут отдать путем излучения и теплопроводности. В прохладные и холодные дни ящерицы прижимаются телом к почве, более нагретой, чем воздух, в жаркие часы суток часто поднимаются на ногах повыше, чтобы избежать перегревания почвой, которая в пустынях нагревается до 60–70°C и иногда даже более.

В песчаных почвах пустынь теплопроводность очень мала; уже на глубине 5 см температура ниже на 5°C, а на глубине 10 см на 15°C ниже температуры поверхности почвы, нагреваемой солнечными лучами. Разница может быть до 20–25°C. Рептилии, зарываясь в песок, охлаждаются и избегают перегревания. В горных и скалистых ландшафтах рептилии находят убежище от перегревания солнечными лучами в трещинах скал или под камнями и скалами. В.В. Черномордилов (Черномордилов, 1943, 1947) в опытах наблюдал смену периода активности в разных тепловых условиях.

Борьба с перегреванием приводит пустынных змей к ночному образу жизни в период большой жары (Trownbridge, 1937). Другие виды прячутся в убежища, прекращают свою активность и впадают в спячку, как *Heloderma*, *Gopherus agazissi* (Woodbutu, Hardy, 1948) и даже наши обычные ящерицы *Lacerta agilis* и *L. viridis* (Werner, 1891, цит. по Стрельников, 1934). Под влиянием высокой температуры у рептилий может наступить настоящее полипное дыхание. Дыхание *Eremias velox* учащается с 32 до 90 и даже до 168 раз в мин (Кашкаров, Коровин, 1936). У живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* при подъеме температуры от 16 до 42°C дыхание учащалось с 31 до 114 раз в мин (Herter, 1941).

Благодаря особенностям поведения рептилии регулируют температуру своего тела: они поддерживают ее на некотором среднем уровне, избегая перегревания и переохлаждения. В пустынях средняя температура тела ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* 34–35°C, *Ph. raddei* 36–37°C, у *Agama sanguinolenta* 36–37°C, у *Eremias grammii* 34–36°C, у черепахи *Testudo horsfieldi* 32–36°C. У ночного геккона *Teratoscincus* температура тела 20–25°C при температуре почвы 18–20°C, у *Eryx tataricus* 22–25°C – при температуре почвы 22–28°C (Сергеев, 1939). С.С. Либерман и И.В. Покровская (1943) указывают на постоянство температуры тела ящерицы *Lacerta agilis* в активном состоянии – 29.3°C. Поведенческую терморегуляцию и температуру тела трех видов

американских полосатых ужей изучал Карпентер (Carpenter, 1956)” (Стрельников, 1959а, с. 136–137).

“В состоянии покоя рептилии продуцируют так мало тепла, что поднять температуру своего тела выше температуры среды могут лишь крупные животные. Валенсьени (Valencienne, 1841, цит. по Стрельников, 1934) определил, что температура тела питона в местах, которыми он покрывал свои яйца во время насиживания, доходила до 41.5°C при температуре окружающего воздуха 20°C. Чермак (Chermak, цит. по Richet, 1889) находил у ящериц превышение температуры тела над температурой воздуха в 7–8°C. По определению Рише (Richet, 1889) температура тела крокодила и черепах превышала температуру среды на 2–3°C. Бенедикт (Benedict, 1932) нашел, что у питонов во время инкубации ими яиц температура тела достигает в среднем 34°C и на 3–5°C выше температуры окружающего воздуха. Болдуин (Baldwin, 1925b) нашел, что температура тела черепах была на 1.53°C выше температуры среды в пределах 20–27°C и продолжала оставаться выше при температуре воздуха в 4.5°C” (Стрельников, 1959б, с. 129–130).

Стрельников работал с рептилиями в разных географических и климатических регионах, на севере, в умеренной части СССР и в пустынях на юге, в низинах и в высокогорьях (на Эльбрусе). Объектами его интереса были ящерицы, змеи и черепахи. В результате своих наблюдений и измерений он выяснил, что все эти рептилии в период активной жизни имели высокую температуру тела, в зависимости от вида от 32–35 до 40°C и выше. Причем за счет солнечной радиации (теплого солнечного излучения) им удается достигнуть необходимой высокой температуры тела (выше 30°C) даже в условиях, когда температуры воздуха и почвы (на Эльбрусе) были всего 0–4°C.

Интересовался Стрельников и возможным температурным режимом крупных древних рептилий. Он считал, что они должны были иметь высокую и постоянную температуру тела. Причем в основном за счет эндогенной теплопродукции, а частично – за счет солнечной радиации.

“Настоящая статья рассматривает палеофизиологию мезозойских рептилий с целью понять взаимосвязь особенностей их строения с образом жизни. Если сравнительная морфология со времен Кювье и Ковалевского дает возможность реконструкции формы и образа жизни вымерших животных по скелету или по его частям, то о физиологии вымерших животных можно судить только на основании знания физиологии современных представителей того же класса или отряда. Приводя материалы по физиологии терморегуляции современных рептилий, мы получаем возможность предполагать, с достаточным основанием, каковы были тепловые отношения орга-

низма и среды у рептилий в прошлые геологические периоды” (Стрельников, 1959б, с. 129).

“... эволюция величины рептилий, сопровождающаяся большей общей теплопродукцией и меньшей теплоотдачей, способность рептилий регулировать свою внутреннюю температуру изменением поведения (экологическая терморегуляция) приводила к большему постоянству и высоте температуры тела, к выбору местообитания, образа жизни” (Стрельников, 1959б, с. 142).

Вывод о том, что огромные древние рептилии могли иметь постоянную и высокую температуру тела, видимо, близок к реальному положению дел. Так думали и многие другие ученые (Черлин, 2017). Но, видимо, недостаточен сам логический посыл, благодаря которому у Стрельникова появилось это утверждение. Безусловно, увеличение линейных размеров и массы тела рептилий приводило к уменьшению его относительной поверхности и значительному увеличению тепловой инерции, а это, в свою очередь, к тому, что произведенное при движении и других актах жизнедеятельности тепло намного сложнее выделялось во внешнюю среду. Вследствие этого повышалась температура тела и удерживалась на этом уровне в течение длительного времени. Но, скорее всего, не во всех случаях физиология древних крупных рептилий соответствовала таковой современных, как это предполагал Стрельников. По ряду важных признаков есть весомые основания предполагать, что некоторые группы этих животных могли быть по отдельным элементам физиологии близки к настоящим эндотермным животным. Скорее всего, эти группы древних ящеров по ряду причин приобрели резко повышенный уровень метаболизма (Черлин, 2017), чем отличались по физиологии и от современных, и от остальных древних рептилий. Но группы с такой физиологией не дали начала истинным теплокровным животным, которые появились на Земле намного раньше гигантских рептилий.

Итак, исследования Стрельникова на рептилиях дали интересные результаты: показали, что у них есть эффективная система регуляции температуры тела, что в периоды активной жизни они поддерживают у себя высокую температуру тела. Но дальнейших, более подробных исследований на этой группе животных он не предпринял. Скорее всего, это могло быть связано с тем, что рептилии не представляют для хозяйственной деятельности человека никакого интереса. А в те годы государственное руководство (да и сам Стрельников, вероятно, тоже) обращало на прикладной аспект научной работы очень пристальное внимание.

### *3.5. Общий вывод И.Д. Стрельникова о температурах тела у эктотермных животных*

Материалы работ Стрельникова показали, что подавляющее большинство данных по температурам тела у самых разных животных (и насекомых, и рептилий, и млекопитающих) в различных климатических условиях (по его выражению, в разных ландшафтах, то есть от Арктики и высот Эльбруса до Кара-Кумов) при активной жизни укладываются в диапазон температур примерно 35–38°C. Происходит это за счет солнечного излучения, и температура тела может в отдельных случаях превышать температуру воздуха на 30°C и более. Из своих исследований еще в середине сороковых годов прошлого века он сделал замечательный вывод: “Высшие формы беспозвоночных и позвоночных животных живут и активно действуют при температуре тела, в среднем, 36–38°C; низшие формы позвоночных и беспозвоночных животных живут при более низкой температуре тела. Водные животные существуют и развиваются при температуре среды около 0°C и даже ниже” (Стрельников, 1948, с. 151). Понятия “высшие” и “низшие” мы сейчас оставим за скобками, поскольку при современном понимании эволюционного процесса и филетических отношений между разными группами такие термины можно оценить как излишне упрощенные.

“Во всех рассмотренных ландшафтах пойкелотермные животные в состоянии активного движения, как и активной жизни, под действием солнечной радиации имеют среднюю температуру тела около 35–38°C с значительными колебаниями вверх и вниз под действием сочетания разнообразных экологических факторов” (Стрельников, 1948, с. 153).

“В течение всего дня шмели являются не только теплокровными животными, но скорее горячекровными, так как температура их тела держится около 40°C и часто превышает 40°C и доходит до 44°C. Благодаря такой высокой температуре тела энергия всех физиологических процессов в организме держится также на высоком уровне” (Стрельников, 1940а, с. 399).

“Из приведенных данных ясно, что дневные насекомые активны при той же температуре тела 35–40°C (в среднем), как птицы и млекопитающие. Тепловые условия внутренней среды у подавляющего большинства активных дневных (и у значительной части ночных) насекомых сходны с теплокровными позвоночными” (Стрельников, 1940а, с. 404).

“Приведенные материалы показывают, что дневные насекомые исследованных нами отрядов и видов, в общем, имеют сходные условия внутренней среды при одинаковых экологических условиях. Различие в температурном режиме между разными видами и отрядами не выходит за

пределы индивидуальных колебаний внутри одного вида. Комплекс морфологических свойств самих насекомых и комплекс экологических условий существования определяют высокую температуру тела, а вместе с ней и высокий уровень всех жизненных функций. Одни из насекомых, как шмели, осы и некоторые бабочки (бражники), обладают высокой собственной теплопродукцией и в состоянии сами поднять температуру своего тела до 40°C и даже выше. Другие насекомые, как прямокрылые, мухи, некоторые бабочки, не в состоянии поднять температуру своего тела средствами своего организма, а поднимают последнюю под воздействием экологических факторов и прежде всего под действием солнечной радиации” (Стрельников, 1940а, с. 403).

“В результате взаимодействия многообразных экологических факторов в различных ландшафтах получается такое их сочетание, которое во всех ландшафтах образует сходный эффект и дает сходные тепловые условия внутренней среды пойкилотермных наземных животных в периоды активной их жизни” (Стрельников, 1948, с. 153).

Другими словами, при активной жизни температура тела у эктотермных и эндотермных животных, практически, одинакова. Гипотезы о причинах этого явления сведены в работах (Черлин, 2012, 2017).

### 3.6. Исследования И.Д. Стрельникова на грызунах

С 1932 г. по 1940 г. Стрельников опубликовал несколько статей, касающихся физиологических основ экологии грызунов (Стрельников, 1932б, 1933, 1940б). Его работы в этой области чрезвычайно интересны и показательны.

Стрельников исследовал температуру тела грызунов (работа в основном проводилась на виде, являющемся вредителем сельского хозяйства — обыкновенной полевке *Microtus arvalis*) в природных условиях, в разных ситуациях, при разных внешних условиях, в различных физиологических состояниях, в разном возрасте. Он, в частности, выяснил, что, оказывается, температура тела у этих грызунов намного более изменчива, чем можно было бы этого ожидать. У молодых и даже взрослых особей она может колебаться в течение дня от 23 до 42.4°C (Стрельников, 1940б). Температура тела грызунов, особенно во время нахождения в норе, сильно зависит от температуры в норе, от относительной влажности воздуха, от степени увлажнения почвы в норе и других факторов. При определенных условиях и особенно у молодых особей температура тела может приближаться к температуре окружающего воздуха. Стрельников даже заметил, что молодых полевок вообще, с некоторыми, правда, допущениями, было бы уместно называть пойкилотермными

животными (Стрельников, 1940б), то есть животными с переменной температурой тела. В те годы еще не существовало глубинного понимания различий между эктотермными и эндотермными животными (этих терминов тогда еще не существовало). Поэтому термины “гомойотермные” и “теплокровные” считались по смыслу идентичными; такая же ситуация складывалась и для пары понятий “пойкилотермные” — “холоднокровные”, которые также по смыслу объединялись. Следовательно, строго по смыслу, название “пойкилотермные” допустимо было применить и к полевым.

При слишком большой влажности и при мокрой почве в норе шерсть грызунов намокает, и это очень сильно увеличивает теплоотдачу. Теплопотери становятся такими, что падает температура тела, это ослабляет общий уровень физиологических процессов, особенно тех, что связаны, например, с репродукцией. Тогда репродуктивная функция угнетается, даже происходит дегенерация гонад. В этих условиях размножение замедляется, уменьшается количество потомков, снижается их выживаемость. Увеличивается смертность вследствие большого дефицита энергии. Грызуны начинают перемещаться в среде, пытаясь занять новые биотопы, в которых условия более сухие, более адекватные для их физиологии. У некоторых видов грызунов может даже наблюдаться массовое перемещение особей (массовая миграция, например, у леммингов). Нарушения адекватного уровня теплового баланса могут самым кардинальным образом сказаться на их экологии.

Вот несколько показательных цитат из работ Стрельникова.

“Охлаждение животных под действием климатических и микроклиматических факторов может привести к отказу животных от пищи, что при переходе известного предела делает невозможным восстановление теплообразования даже при наличии пищи” (Стрельников, 1940б, с. 284).

“В природных условиях явления переохлаждения организма возникают после смачивания грызунов дождями; в увлажненной земле и влажном гнезде грызуны долго не высыхают и в течение продолжительного времени остаются с пониженной температурой тела. Такое состояние вызывает нарушение нормального хода всех физиологических процессов и может привести грызунов к гибели” (Стрельников, 1940б, с. 284).

“Экология грызунов, их поведение могут быть поняты, исходя из вышеуказанных особенностей организации и физиологии. Среди всяких возможных экологических условий грызуны смогут жить лишь в таких условиях, когда они подвержены наименьшим колебаниям температуры тела. При изменении условий грызуны либо погибают, либо должны искать новые места, должны при-

способиться так, чтобы быть в состоянии поддерживать постоянство температуры своего тела” (Стрельников, 1933, с. 75).

“Громадное влияние климатических и микроклиматических условий на тепловой обмен и процессы размножения грызунов” (Стрельников, 1940б, с. 289).

“Введенный мною метод анализа экологических, климатических и микроклиматических факторов и условий питания и морфофизиологический анализ свойств организма в данных условиях (температура тела, вес, возраст, пол, состояние полового цикла – овогенеза у самок и сперматогенеза у самцов, вес семенников, беременность, число эмбрионов, лактация, состав популяций по возрасту и полу) позволяют установить связь между условиями среды и явлениями размножения” (Стрельников, 1940б, с. 286).

“Массовая гибель мышевидных грызунов при резких нарушениях теплообмена под действием климатических и микроклиматических факторов” (Стрельников, 1940б, с. 289).

“Причиной гибели грызунов очень часто является нарушение теплового баланса под влиянием большей влажности, смачивания, особенно в сочетании с низкими температурами” (Стрельников, 1940б, с. 291).

“Теплообмен является главным, ведущим процессом, характеризующим отношение организма птиц и млекопитающих к среде. Изучение теплообмена должно стать основной задачей при изучении экологии видов гомойотермных животных... Мы исходим из основной предпосылки, что теплообмен протекает нормально в оптимальных для животных условиях, когда течение физиологических процессов благоприятно для поддержания жизни и размножения. Нарушение теплообмена либо при недостаточной теплопродукции, либо при ненормально большой теплоотдаче приводит к понижению энергии организма и замедляет размножение. Резкие нарушения теплообмена у большого числа особей и на большой территории могут привести к массовой гибели грызунов” (Стрельников, 1940б, с. 276–277).

“В соответствии с морфофизиологическими свойствами и ходом теплообмена грызунов находится их распределение по биотопам и географическое распространение” (Стрельников, 1940б, с. 293).

“Миграции грызунов также могут быть следствием нарушения теплообмена. При резком похолодании, при снижении температуры воздуха, в особенности в связи со смачиванием почвы и гнезда, грызуны начинают переселяться в поисках мест, более благоприятных для теплообмена, в копны, стога, амбары и пр. В случае перегревания полевки также мигрируют в места, где мень-

ше опасность перегревания – копны, сады и пр.” (Стрельников, 1940б, с. 294).

Таким образом, исследования биологии насекомых, грызунов, проводимые в соответствии с физиолого-экологическими приемами, разработанными и опробованными Стрельниковым, открывают гигантские перспективы, позволяющие точными, количественными методами, на основе знания климатических и микроклиматических характеристик среды, известных физиологических и поведенческих характеристик животных, предсказывать структуру их активности, продолжительность фаз развития и жизненных форм, массовые размножения, массовую гибель, массовые миграции, смену биотопов и т.п. А это, в свою очередь, позволит разрабатывать на научной основе методы борьбы с этими сельскохозяйственными вредителями, контроля над их численностью.

Таким образом, подобные исследования Стрельникова вскрывали физиологические механизмы, влияющие на экологию грызунов, на их связь с внешними факторами и реакции на их изменения. Результаты этих исследований дали, в частности, возможность по состоянию климатических и микроклиматических факторов среды прогнозировать всплески численности отдельных видов грызунов или, наоборот, их массовую гибель, перемещения в другие биотопы, коллективные миграции и т.п. Не стоит говорить, насколько это важно, например, для сельского хозяйства!

### *3.7. Заключение об исследованиях И.Д. Стрельникова в области экологии*

Направление экологических исследований Стрельникова в 1930–1940-х гг. было для того времени действительно инновационным.

Он планомерно изучал температуры тела животных разных групп в периоды их активности (в период активной жизни) и в периоды покоя – в конечном итоге он исследовал суточную динамику температуры тела.

Стрельников в природных условиях и в лабораторных экспериментах изучал способы формирования температурного баланса тела животных; каким образом на температуру тела влияют а) различные факторы внешней среды (солнечная радиация, температура воздуха, сочетание этих факторов, состояние погоды, атмосферы и т.п.); б) внутренняя теплопродукция (в основном это теплопродукция при активных мышечных сокращениях, поскольку речь по большей части шла об эктотермных животных); в) поведение животных, положение относительно солнечных лучей, позы, терморегуляционное поведение и т.п.

Он изучал значение температуры тела в реализации животными разных форм поведения, фаз суточной активности – периода питания, суточ-

ных миграций, в проявлении миграционного состояния, других стадий их жизненного цикла.

Все полученные данные Стрельников использовал для того, чтобы выявить закономерности связи климата, температуры тела, поведения и экологии вида. Он изучал то, как физиологические требования организма животных, связанные с температурой, определяют режимы функционирования животных данного вида в биоценозе, возможности реализации ими физиологических процессов и сезонных циклов питания и размножения, их экологию, проявления ими форм активности, которые имеют в той или иной мере хозяйственное значение для человека (часто в качестве вредителей).

И здесь хочется еще раз обратить внимание на то, что основным, исходным положением его исследований являлось экспериментальное изучение в полевых и лабораторных условиях тех строгих физиологических потребностей животных, которые и определяли режимы их жизнедеятельности во внешней среде.

Именно такой план, такая логика исследований, предложенная Стрельниковым, характеризовала новое направление его исследований. Оно в полной мере соответствовало букве и смыслу настоящей физиологической экологии.

В таком объеме, с такой точки зрения экологические взаимосвязи и закономерности до него не рассматривал никто. И ранее него, и параллельно с ним разные ученые изучали связь температуры тела с климатом, с физиологическими функциями (Израэль, 1936а,б; Калабухов, 1929, 1933, 1934, 1935, 1946; Крепс, 1936; Слоним, Щербакова, 1935а,б,в; Шаталина, 1935). Но эти работы описывали закономерности влияния климата, температуры тела на физиологические функции, то есть были эколого-физиологическими. Стрельников первым начал рассматривать влияние климата, температуры тела, физиологического состояния организма на экологическую структуру животных определенного вида в данных условиях среды, на проявление ими своих функций в биотопах и т.п. Стрельников начал изучать именно физиологическую экологию. И поэтому именно он должен быть признан родоначальником этого важного направления биологических исследований, этой новой отрасли науки — физиологической экологии.

Благодаря общим методологическим принципам Стрельниковым были получены очень интересные и весьма полезные сведения о биологии разных видов животных, в частности, чрезвычайно опасных вредителей сельскохозяйственного производства, что позволило вести успешную борьбу с ними в больших масштабах и существенно снизить вред от их деятельности.

Продолжение статьи читайте в следующем номере журнала.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б.* Эколого-морфологический анализ пяти видов симпатрических пустынных ящериц рода *Eremias*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1972. 22 с.
- Ананьева Н.Б.* Биотопическое распределение пяти видов пустынных ящериц // Бюл. МОИП. 1976. Т. 81. № 1. С. 65–71.
- Ананьева Н.Б.* Морфометрический анализ пропорций конечности пяти симпатрических видов ящурок (*Eremias*, *Sauria*) Южного Прибалхашья // Тр. ЗИН АН СССР. 1978. Т. 74. С. 3–13.
- Ананьева Н.Б.* К изучению симпатрических видов (на примере рептилий) // Проблемы новейшей истории эволюционного учения / Ред. Я.М. Галл. Л.: Наука, 1981. С. 15–26.
- Бахметьев П.И.* Температура насекомых // Науч. обозрение. 1898. Т. 5. № 9. С. 1602–1611.
- Большой энциклопедический словарь. М.: Большая Рос. энциклопедия, 2000. 1456 с.
- Дедю И.И.* Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Главная редакция Молдавской советской энциклопедии, 1989. 406 с.
- Зенякин Л.* К вопросу о методике определения предпочитаемой температуры насекомых // Энтомол. обозрение. 1947. Т. 29. № 3/4.
- Израэль А.И.* Значение факторов высокогорья в физиологии человека и животных // Тр. САГУ. Сер. зоол. 1936а. Вып. 24.
- Израэль А.И.* Физиология лошади на горных перевалах Тянь-Шаня // Тр. САГУ. Сер. зоол. 1936б. Вып. 28. 22 с.
- Калабухов Н.И.* Летняя спячка сусликов (*Citellus fulvus* Licht. и *C. pygmaeus* Pall.) // Тр. лаб. эксперим. биол. Моск. зоопарка. 1929. Т. 5. С. 163–176.
- Калабухов Н.И.* Физиологическая закономерность в изменении эритроцитов у млекопитающих // Зоол. журн. 1933. Т. 12. № 1. С. 46–59.
- Калабухов Н.И.* Анабиоз у позвоночных и насекомых при температуре ниже 0°C // Докл. АН СССР. Нов. сер. 1934. Т. 1. № 7. С. 419–426.
- Калабухов Н.И.* Физиологические особенности горных и равнинных подвидов лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) // Докл. АН СССР. Нов. сер. 1935. Т. 2. Вып. 2. С. 82–88.



- Калабухов Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 6. С. 419–434.
- Кашкаров Д.Н., Коровин Е.П. Жизнь пустыни. М.–Л.: Биомедгиз, 1936. 250 с.
- Коросов А.В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus L.*) // Соврем. герпетол. 2008. Т. 8. Вып. 2. С. 118–136.
- Кренис Е.М. Дыхательная функция крови // Бюл. ВИЭМ. 1936. № 3–4. С. 48–54.
- Лекции по курсу экология. Воронежский государственный университет инженерных технологий. 2015. <https://studfiles.net/preview/2824518/>.
- Лекции по экологии. Казахский гуманитарно-юридический университет. 2016. <https://studfiles.net/preview/5024323/page:2/>.
- Либерман С.С., Покровская И.В. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоол. журн. 1943. Т. 22. № 2. С. 247–256.
- Литвинов Н.А. К вопросу об оценке температуры тела рептилий, ее соотношении с внешней температурой и адаптивности размеров и окраски // Принц. экол. 2015. Т. 4. № 1. С. 4–16.
- Поспелов В.П. Физиологическая теория перелета саранчи // Защита растений от вредителей. 1926. Т. 2. № 7. С. 423–435.
- Сахаров Н.Л. К изучению холодостойкости насекомых // Опытная агрономия Юго-Востока. 1928. Т. 6. № 2. С. 95–115.
- Сергеев А.М. Температура пресмыкающихся в естественных условиях // Докл. АН СССР. 1939. Т. 22. № 1. С. 49–52.
- Слоним А.Д., Щербакова О.П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Химическая терморегуляция у взрослых гамадрилов // Бюл. ВИЭМ. 1935а. № 11–12. С. 16–17.
- Слоним А.Д., Щербакова О.П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Химическая терморегуляция у обезьян макак // Бюл. ВИЭМ. 1935б. № 11–12. С. 17–18.
- Слоним А.Д., Щербакова О.П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. К механизму терморегуляции у хищников // Бюл. ВИЭМ. 1935в. № 11–12. С. 18–19.
- Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации и ветра на температуру тела и поведение личинок саранчи *Locusta migratoria L.* // Сб. ВИЗР. 1932а. № 4. С. 76–81.
- Стрельников И.Д. Изучение микроклимата в норах грызунов // Сб. ВИЗР. 1932б. № 4. С. 109–113.
- Стрельников И.Д. Физиологические основы экологии грызунов // Сб. ВИЗР. 1933. № 7. С. 72–76.
- Стрельников И.Д. Свет как фактор в экологии животных. Статья первая. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных (к экологии животных пустыни Каракумы) // Изв. Науч. инст. им. П.Ф. Лесгафта. 1934. Т. 17–18. С. 313–372.
- Стрельников И.Д. К вопросу о продукции теплоты насекомых при движении и под действием солнечной радиации // Изв. Науч. инст. им. П.Ф. Лесгафта. 1935а. Т. 19. Вып. 1. С. 243–255.
- Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации и микроклимата на температуру тела и поведение личинок азиатской саранчи *Locusta migratoria L.* // Тр. ЗИН АН СССР. 1935б. Т. 2. № 4. С. 637–734.
- Стрельников И.Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых // Зоол. журн. 1940а. Т. 19. № 3. С. 387–406.
- Стрельников И.Д. Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов (к вопросу о факторах массового размножения и массовой гибели мышевидных грызунов) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940б. № 2. С. 276–298.
- Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоол. журн. 1944. Т. 23. № 5. С. 250–256.
- Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых литоральных животных // Докл. АН СССР. 1945. Т. 47. № 8. С. 626–628.
- Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации и взаимодействия физико-географических факторов в экологии животных различных ландшафтов (к вопросу о значении физической географии в экологии животных) // Пробл. физ. геогр. 1948. № 13. С. 145–155.
- Стрельников И.Д. Экологическая терморегуляция у некоторых наземных беспозвоночных (насекомых) и позвоночных (рептилий и млекопитающих) // Тез. докл. Совещ. по экол. физиол. М.–Л.: АН СССР, 1958. Вып. 1. С. 61–63.
- Стрельников И.Д. О значении величины тела насекомых в их строении, физиологии и в отношении к среде // Тез. докл. 4 съезда Всесоюз. энтомол. общ. 1. М.–Л.: 1959а. С. 169–170.
- Стрельников И.Д. О терморегуляции у современных и о вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий // Вопр. палеобиологии и биостратиграфии. М.: Гос. науч.-техн. изд-во литературы по геологии и охране недр, 1959б. С. 129–143.
- Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общая концепция. СПб.: Русско-Балтийский информац. центр “БЛИЦ”, 2012. 362 с.
- Черлин В.А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Acad. Publ., 2014. 442 с.
- Черлин В.А. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. 2015. Т. 4. № 1. С. 17–76.
- Черлин В.А. Современный взгляд на термобиологию с позиции изучения рептилий // Биосфера. 2016. Т. 8. № 1. С. 47–67.
- Черлин В.А. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биол. 2017. Т. 137. № 5. Стр. 479–497.
- Черномординов В.В. О температурных реакциях пресмыкающихся // Зоол. журн. 1943. Т. XXII. Вып. 5. С. 274–279.
- Черномординов В.В. Суточный цикл активности некоторых пресмыкающихся // Докл. АН СССР. 1947. Т. 7. № 5. С. 505–508.

- Шаталина А.С.* Влияние климата на состав крови // Соц. наука и тех. Ташкент. 1935. № 3. С. 44–51.
- Allen J.A.* The influence of physical conditions in the genesis of species // *Rad. Rev.* 1877. V. 1. P. 108–140.
- Bakhmetiev P.I.* Der kritische Punkt und die Normale Er-saurationstemperatur der Insekten // *Insekten. Soc. Entomol.* 1899. B. XIV. № 1.
- Bakhmetiev P.I.* Experimentelle Entomologische Studien. I. Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig. 1901.
- Bakhmetiev P.I.* Einfluss der fusseren Faktoren auf Insekten. Sophia. 1907.
- Baldwin F.M.* Body temperature changes in turtles and their physiological interpretations (*Chrysemys marginata belli*, C. Gray and *Chelydra serpentina*, Lin.) // *Am. J. Physiol.* 1925a. № 72. P. 210–211.
- Baldwin F.M.* The relation of body to environmental temperatures in turtles *Chrysemys marginata belli* (Gray) and *Chelydra serpentina* (Lin.) // *Biol. Bull.* 1925b. № 48. P. 432–445.
- Benedict F.G.* The physiology of large reptiles, with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators. Washington: Carnegie Institution, 1932. 539 p.
- Buxton P.A.* Animal life in deserts: a study of the fauna in relation to environment. London: Edward Arnold and Co, 1923. 176 p.
- Carpenter C.C.* Body temperatures of three species of *Thamnophis* // *Ecology.* 1956. V. 37. № 4. P. 732–735.
- Glossary of terms for thermal physiology // *J. Therm. Biol.* 2003. № 28. P. 75–106.
- Hall F.G.* The vital limit of exsiccation of certain animals // *Biol. Bull.* 1922. V. 42. P. 31–51.
- Herter K.* Die Vorzugstemperaturen bei Landtieren // *Naturwissenschaften.* 1941. B. 29. S. 155–164.
- Krüger P.* Über die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmehaushalt der Poikilothermen // *Biol. Zbl.* 1929. № 49. P. 65–82.
- Mendel G.* Versuche über Pflanzenhybride // *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn.* 1866. № 4. S. 3–47.
- Richet Ch.* La chaleur animale. Paris: Alcan, 1889. 307 p.
- Strelnikov I.D.* Influence des radiations solaires sur la température du corps des insectes // *C. R. Acad. Sci. Paris.* 1931. V. 192. P. 1317–1319.
- Trowbridge A.H.* New records of Amphibia for Oklahoma // *Copeia.* 1937. P. 71–72.
- Weese A.O.* An experimental study of the reactions of the horned lizard, *Phrynosoma modestum* Gir., a reptile of the semi-arid desert // *Biol. Bull.* 1917. № 32. P. 98–116.
- Weese A.O.* Environmental reactions of *Phrynosoma* // *Amer. Naturalist.* 1919. № 53. P. 33–54.
- Woodbutu A.M., Hardy R.* Studies of the desert tortoise *Gopherus agassizii* // *Ecol. Monogr.* 1948. № 18. P. 145–200.

## Physiological Ecology as an Independent Scientific Discipline. Part 1

V. A. Cherlin<sup>1,\*</sup> and L. F. Mazanaeva<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Dagestan State University, Makhachkala, Russia

\*E-mail: cherlin51@mail.ru

Received July 2, 2018

Revised July 11, 2018

Accepted July 11, 2018

The materials on the appearance of physiological ecology and the initial stage of its development are presented. The founder of this scientific discipline is Russian/Soviet biologist I.D. Strelnikov. The data of his studies in the field of physiological ecology of insects, littoral invertebrates, reptiles and rodents are given.

*Keywords:* ecology, physiological ecology, ecological physiology