

УДК 574.2:591.1:591.5

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ КАК САМОСТОЯТЕЛЬНОЕ НАУЧНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ. ЧАСТЬ 2

© 2019 г. В. А. Черлин¹, *, Л. Ф. Мазанаева¹

¹Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

*E-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 02.07.2018 г.

После доработки 10.08.2018 г.

Принята к публикации 06.09.2018 г.

Приведены материалы, которые позволяют произвести корректировку структуры некоторых важных направлений экологической науки. Физиологическая экология – направление экологии, которое должно изучать влияние физиологических характеристик живых организмов на проявления их экологии – пространственно-временную структуру их суточной и сезонной активности, биотопическое распределение и географическое распространение. Исследования по физиологической экологии вскрывают механизмы формирования важнейших экологических проявлений живых организмов. Это выводит экологию на новую, более высокую ступень развития, что имеет как большое теоретическое, так и важное прикладное значение. После И.Д. Стрельникова конкретные работы по физиологической экологии почти не проводились. Многие ученые не отличают физиологическую экологию от экологической физиологии, которая изучает влияние экологических факторов на физиологические характеристики. Вследствие этого, в настоящее время в мире сложилась парадоксальная ситуация: во многих университетах существуют учебные курсы по физиологической экологии, выпускаются методические материалы, научные статьи, издаются специальные книги, но во всех этих публикациях суть физиологической экологии оказалась размыта или даже потеряна, а она сама как отдельное направление науки почти исчезла. Физиологическая экология – поистине инновационное направление в экологии, которое именно сейчас нуждается в восстановлении своего научного статуса и в активном развитии.

Ключевые слова: экология, физиологическая экология, экологическая физиология

DOI: 10.1134/S0042132419020029

3.8. Другие материалы по физиологической экологии

В результате наших усилий по изучению термобиологии рептилий (Черлин, 1977, 1983, 1988а, 1989, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017; Черлин, Целлариус, 1981; Черлин и др., 1983; Черлин, Музыченко, 1983а,б, 1984, 1988; Целлариус и др., 1991; Cherlin, 2015а) сложилось отчетливое понимание того, что мы изучаем не экологию в чистом виде, не экологическую физиологию, а именно физиологическую экологию этих животных. Научное видение, суть нашей работы сложились как следствие полученных результатов: исследования оказались направлены на выявление у отдельных видов рептилий комплекса неизменных физиологических характеристик гомеостаза, которые за счет своей стабильности почти однозначно и непосредственно определяли в данных условиях внешней среды время и место их возможного пребывания в зоне активности¹, механизмы этого

определения, то есть варианты влияния этого комплекса на пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности этих животных, на биотопическое размещение, на возможности и режимы протекания у них важнейших сезонных циклов жизнедеятельности – питания, размножения, на их “подгонку” к конкретным условиям внешней среды, частично, на географическое распространение (Черлин, 1988б) и т.п.

На адаптации к среде, идущие через сохранение гомеостаза и развитие внешних связей, указывают примеры, касающиеся разных конкретных групп живых организмов (Алехин, 1938; Калабухов, 1946; Хаскин, 1975), а также, в частности, концептуальная работа Ю.И. Чернова (Чернов, 1975). О необходимости сохранения гомеостаза при адаптациях разные биологи иногда упоминают. Это положение даже периодически встречается в определениях, которые даются процессу адаптации (Краткий ..., 2008), но с конкретными примерами проявления этих закономерностей, по крайней мере, у эктотермных позвоночных животных, кроме как в работах И.Д. Стрельникова, нам сталкиваться не приходилось. Наше исследование в области термобиологии рептилий – пока единственная известная нам иллю-

¹ Зона активности – зона во внешней среде, где, исходя из своих генетически заложенных видоспецифичных морфологических, поведенческих и др. особенностей, животные данного вида активны и чаще всего встречаются.

страция значения параметров гомеостаза в адаптивном процессе эктотермных позвоночных.

В 1985 г. в СССР был выпущен учебник И.А. Шилова “Физиологическая экология животных” (Шилов, 1985). Мы выскажем наше частное мнение по поводу этой книги, потому как в России нет другого серьезного учебника, посвященного именно этой научной дисциплине.

По нашему мнению, эта книга (этот учебный курс) в некоторых важных, общих аспектах включает ряд проблем и противоречий.

Первая из самых главных проблем этой книги – определение самого предмета этой науки, то есть того, что, собственно, изучает физиологическая экология. При рассмотрении этого вопроса есть смысл, на наш взгляд, все время иметь в виду сравнение пары понятий: “экологическая физиология” и “физиологическая экология”. В начале своей книги И.А. Шилов пишет, что у экологической физиологии “объект исследования – физиологический процесс, его изменения под влиянием экологических факторов и адаптивное значение этих изменений для организма” (Шилов, 1985, с. 12), а “физиологическая экология изучает целостную биологическую систему и роль комплекса физиологических процессов в ее приспособлении к внешней среде и к взаимодействиям элементов, составляющих систему” (там же, с. 12). Семантика, да и грамматика этих выражений (экологическая физиология и физиологическая экология) говорит о том, что они по сути своих исследований должны быть противоположны друг другу. Обращаем внимание: по сути исследований, а не по объектам изучения, на которые эти названия даже не намекают.

Что же мы в этой связи видим в самой книге “Физиологическая экология животных”? Текст ее разбит на основные разделы, соответствующие, прежде всего, уровням организации биологических систем – организм, популяция, биоценоз. Это логично, но вот дальше начинаются странности.

Раздел об организме представляет собой, практически, сокращенное изложение экологической физиологии с главами: водно-солевой обмен, газообмен и дыхание, теплообмен и терморегуляция, суточные и сезонные биологические ритмы, общие принципы адаптации организма. Организм Шилов постулирует как “морфологически структурированную систему” (там же, с. 255). Еще раз обращаем внимание – на уровне организма автор книги на самом деле рассматривает именно экологическую физиологию животных, а не физиологическую экологию.

На уровне популяции рассматриваются следующие темы: пространственно-этологическая структура популяций, регуляция плотности населения, поддержание генетической гетерогенности, популяционный гомеостаз. Автор книги считает, что “популяция может рассматриваться как информационно структурированная система” (там же,

с. 255). По большому счету, этот раздел совершенно очевидно можно отнести к популяционной экологии.

На уровне биоценоза деление на главы такое: трофическая структура биоценозов, энергетическая роль животных в экосистемах, взаимоотношения видовых популяций в биоценозах. По поводу биоценоза сказано, что он “в основе своей имеет закономерные отношения, направленные на поддержание биогенного круговорота. В соответствии с этим строятся принципы организации экосистем; биоценоз следует рассматривать как энергетически структурированную систему” (там же, с. 255). Этот раздел – это биоценология.

И, наконец, заключение: животные в ноосфере. Не знаем точно, к какой науке это относится, но в любом случае – это не физиологическая экология.

Итак, в книге мы видим описание организации живых систем на разных уровнях: организм – морфологически структурированная, популяция – информационно структурированная, биоценоз – энергетически структурированная система.

Здесь хочется обратить внимание на два обстоятельства.

Во-первых, необходимо помнить, что жизнь является сложной функциональной системой со всеми вытекающими из этого свойствами, присущими сложным функциональным системам. Если мы разделяем целую функциональную систему на уровне организации, то основания для этого разделения должны быть общие. Могут быть разные системы интеграции – таксономическая и функциональная. Именно об этом писал С.С. Шварц: “Структура природы оказывается в конечном итоге предельно простой: она определяется двумя системами интеграции – видовой и биогеоэкологической” (Шварц, 1980, с. 8), а также другие авторы.

Это значит, что разделить систему на уровни можно на таксономической и функциональной основах. Исходя из этого, вид – совокупность особей, представляющая собой элемент таксономической системы интеграции, классификация внутри которой, то есть разделение на уровни, происходит на основании информационно (генетически) закрепленных, относительно стабилизированных и защищенных комплексов морфологических признаков и физиологических характеристик. Организм, особь не является частью таксономической системы интеграции, которая начинается с уровня популяции. Особь – морфофункциональная единица, система, являющаяся одним из нижних уровней организации функциональной системы интеграции.

Популяция – понятие, присущее обеим системам интеграции. Но в каждой из них оно имеет специфическое значение. Фактически, это два разных понятия. Попытка представить популяцию как нечто универсальное и дать ей универсальное определение, таким образом, на наш взгляд, бесперспективна (в отличие от вида, на-

пример). Популяция с позиции таксономического развития рассматривается как группа особей с такими характеристиками, как определенный ареал, существенная степень панмиксии, значительная генетическая однородность и т.п. Это, в основном, свойства формы. При рассмотрении популяции с позиции ценотического развития на первый план выступают совсем другие, функциональные характеристики. В таком контексте она понимается как группа особей одного вида, выполняющая в рамках данного ценоза низшего уровня определенную функцию. Популяции таксономическая и ценотическая, видимо, не обязательно совпадают по составу особей и ареалу. Так, если какой-то вид оказывается способным заселить значительный спектр биотопов на довольно большом ареале, то его таксономическая популяция окажется значительной по количеству особей и занимаемой площади, но при этом функционально (с точки зрения ценотической) отдельные ее группировки могут входить в состав различных ценозов низших уровней.

Организм — элемент функциональной системы интеграции, следовательно, в рамках функциональной системы жизни он является системой функциональной. Можно рассмотреть разделение жизни по уровням сложности морфологической или функциональной организации ее подсистем, или, может быть, как-то еще. Это могут оказаться разные схемы уровней, зависящие от основания, по которому происходит оценка уровней.

Во-вторых, на уровне организма автор рассматривает физиологическую экологию животных и принципы их адаптации. На уровне популяций рассматривается их специфическая функциональная структура с некоторым смещением центра внимания на вопросы сохранения их гомеостаза (популяционного гомеостаза) и адаптации. На уровне биоценозов — элементы их специфической функциональной структуры. Пожалуй, единственное, что в книге очень условно и поверхностно объединяет все уровни организации живой системы — это тема адаптации, которая, естественно, наиболее ясно выражается у организма, а у популяций и, тем более, у биоценозов проявляется все слабее. В каждом разделе книги научная направленность своя — экологическая физиология, функциональная структура популяций и биоценозов, человек и природа. Но все это ни по смыслу, ни семантически, никакими другими темами не связано с физиологической экологией как таковой! Так в чем же заключается общий, единый смысл этой книги, этого учебного курса?

В целом, книга И.А. Шилова — безусловно, важный и полезный труд. Но только, видимо, называться она должна была бы “Функциональная экология биологических сообществ”, или “Функциональная структурированность биологических сообществ”, или что-то сходное с этим. Потому что, на наш взгляд, к физиологической экологии

ни один из ее разделов не имеет, практически, никакого отношения...

3.9. Важные методологические аспекты физиолого-экологических исследований

Исходным моментом в физиолого-экологических исследованиях является выявление тех ключевых, лимитирующих характеристик, которые являются для вида стабильно неизменными, критичными, жестко определяющими возможности и границы адаптации живых организмов к условиям внешней среды, структуру их активности и т.п. И именно с недоучетом этого обстоятельства часто оказываются связаны некорректности в восприятии сути физиологической экологии.

Некоторые исследователи интуитивно, на основе опыта своей непосредственной работы с животными в природных и экспериментальных условиях, чувствуют то, что критичные физиологические характеристики оказываются активно задействованы в регуляции структуры активности и всей жизнедеятельности животных, их экологических проявлений. Мы выделили слово “интуитивно”, потому что действительно, обратив внимание на данное важное обстоятельство, даже сами авторы этих идей, чаще всего, на уровне сознания не придавали им серьезного значения и, следовательно, не акцентировали на них внимания читателей публикаций. А другие биологи, читающие их статьи или книги, “проскакивают” эти действительно важные мысли, не обращают на них своего внимания.

Для того чтобы эти мысли привлекли внимание читателя, он должен быть готов воспринять их, должен быть подготовлен к этому своей собственной работой и ее осмыслением.

Так, И.Д. Стрельников, изучая зависимость активности и других проявлений от температуры у разных групп насекомых в 1930—1940-х гг. выяснил, что многие из них в периоды активной жизни поддерживают высокую температуру тела, такую же, как и теплокровные животные (примерно 38—40°C и даже выше). На этот факт он определенно указал, связал это с проявлениями их экологии, с тем, где и в какое время они могут быть активны, как в этих условиях могут протекать у них различные физиологические процессы. Но, даже указав на это, он не акцентировал внимания на важности определения и учета этого диапазона высоких температур тела как методической основы выявления причинно-следственных связей в их экологии.

В те же годы несколько замечательных советских герпетологов в своих публикациях указали на то, что рептилии в период полной активности поддерживают один и тот же диапазон высоких температур тела (Рюмин, 1939; Сергеев, 1939; Либерман, Покровская, 1943). При этом, в статье С.С. Либерман и Н.В. Покровской (Либерман, Покровская, 1943) было также определено, что



Рис. 1. Температурные условия существования *L. agilis* (по Либерман, Покровская, 1943, рис. 7, с. 251).

диапазон температур тела при полной активности у прытких ящериц *Lacerta agilis* – не некий произвольный диапазон, он ограничивается строгими границами, ниже и выше которых реакции животных изменяются, становятся, в отличие от диапазона температур полной активности, функционально ограниченными. Следовательно, границы температурного диапазона полной активности, хорошо показанные на рис. 1, являются важными в определении их экологических проявлений. Но ни своего внимания, ни внимания своих последователей они на этом обстоятельстве также не акцентировали.

Хьюэй (Huey, 1982) в своей замечательной и подробной статье по термобиологии рептилий показал, как диапазон температур тела при пол-

ной активности четко определяет режим полной активности рептилий во внешней среде (рис. 2). Он продемонстрировал это как некий интересный феномен, но не акцентировал внимания на том, что сами диапазоны температур тела при полной активности являются видоспецифичной и стабильной характеристикой. Он это явно интуитивно подразумевал, но доказательств этому предположению не привел и, следовательно, не сконцентрировался на этом действительно важном в методологическом и методическом планах положении. Тем не менее, методический подход к исследованиям по физиологической экологии проиллюстрирован у него вполне убедительно.

То же можно изредка встретить и в других публикациях, но ни в одной из них не обращается специального внимания читателей на особое значение критичных термобиологических характеристик гомеостаза в экологии животных, хотя об этом вскользь и упоминается.

И только в наших работах по термобиологии рептилий мы на конкретных многочисленных примерах проиллюстрировали, как установочные, терморегулирующие, термофизиологические характеристики и терморегуляционные механизмы четко и жестко организуют структуру суточной и сезонной активности, режимы сезонных физиологических циклов питания и размножения, биотопическое размещение и географическое распространение разных видов рептилий (Черлин, 1988а,б, 1989, 2010, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016; Черлин, Целлариус, 1981; Черлин, Музыченко, 1983а,б; Черлин и др., 1983; Целлариус и др., 1991; Боркин и др., 2005; Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., 1997; Cherlin, 2015а). Это и есть реальная физиологическая экология в действии. Это – творческое продолжение “экспериментальной экологии” И.Д. Стрельникова, хотя подошли мы к этим исследованиям совершенно самостоятельно и с работами И.Д. Стрельникова тогда еще не были знакомы.

На рис. 3–5 приведены несколько иллюстраций такого рода из наших работ.



Рис. 2. Предположение о потенциальных периодах активности двух видов рептилий (А и В) с неперекрывающимися диапазонами T_b (температуры тела) при активности. Максимум и минимум потенциальных T_b (приняты одинаковыми у обоих видов) определяются биофизическими методами (описано в тексте цитируемой статьи), а потенциальное время, когда каждый вид может достигнуть его активной T_b , определяется проекцией (по Huey, 1982, с. 60).

Все приведенные материалы четко показывают, что, имея вполне определенные, стабильные параметры термального гомеостаза и оказавшись в природных условиях с данными климатическими характеристиками, а также имея собственные, видоспецифичные морфофизиологические свойства и поведенческие реакции, влияющие на их терморегуляционные возможности, рептилии данных видов могут быть активны только в совершенно определенных местах и в определенное время. Все их внутренние свойства, приведенные выше, жестко определяют пространственно-временные режимы их суточной и сезонной активности, биотопическое распределение и другие экологические параметры, поскольку в другое время и в других местах климатические факторы вызвали бы выход температуры тела за пределы допустимого диапазона.

Таким образом, если мы говорим о температурной экологии, то физиолого-экологический методический подход диктует внимательное изучение экологии и поведения вида, климатических и микроклиматических характеристик биотопа, необходимого режима суточной и сезонной динамики температуры тела, приемов и возможностей поддержания этой динамики и необходимого диапазона температур. Совмещение всех этих данных показывает, как физиологические требования и внешние условия формируют экологические проявления для животных данного вида в данных климатических и природных условиях.

4. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

В российской научной традиции, начавшейся еще в XIX в., продолжившейся в СССР и продолжающейся сейчас в Российской Федерации, официально было принято считать отдельными науками физиологию, экологию и экологическую физиологию. Название “физиологическая экология” изредка использовалось, но широкого распространения не получило. Классиком экологической физиологии в СССР/РФ считается, безусловно, Абрам Донович Слоним.

“Углубленное познание взаимодействия млекопитающих и птиц со средой обитания потребовало все более широкой постановки не только полевых исследований, но одновременно и лабораторных экспериментов с использованием точных физиологических методов и техники. Это привело к формированию экспериментальной физиологической экологии, развившейся на стыке с физиологией, в тесном с нею контакте. Специалисты, работавших в данном направлении, в частности И.Д. Стрельникова, Н.И. Калабухова, П.С. Мальчевского, А.И. Щеглову и др., интересовали главным образом реакции животных на воздействие температуры, света и других физических факторов в их динамике” (Новиков, 1980, с. 158).

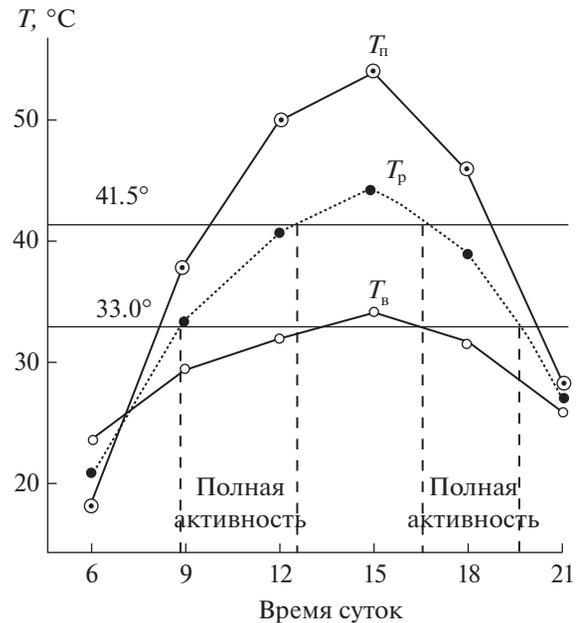


Рис. 3. Схема расчета продолжительности периода полной активности серого варана по метеоданным. Минимальная температура тела серых варанов при полной активности – 33°C, максимальная – 41.5°C; T_p – температура поверхности песка, T_b – температура приземного слоя воздуха, T_r – рассчитанная температура тела, полученная из полевых данных по времени как средняя между температурами поверхности почвы и воздуха на высоте 5 см на метеоплощадке. По оси ординат (T) – температура, °C, по оси абсцисс – время суток (по Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю., 1997).

“Вопросами терморегуляции в 30–40-е гг. начал заниматься физиолог А.Д. Слоним, но в его исследованиях и в работах сотрудников, принадлежавших к его научной школе, конечно, преобладавала сравнительно-физиологическая трактовка явлений. Как отметил С.С. Шварц, “несмотря на известное сходство в теоретической и методической направленности работ обеих названных школ², между ними есть существенное различие. Калабухов и его многочисленные последователи исходят от объекта (цель: изучить биологические особенности конкретной, экологически своеобразной формы). Слоним и его сотрудники исходят от фактора (цель: на максимально разнообразном материале изучить действие определенного фактора среды)” (Новиков, 1980, с. 159).

Только в относительно последнее время название “физиологическая экология” появилось в нашем научном лексиконе, но оно до сих пор остается несколько проблемным, о чем – немного позже.

² Имеется в виду школа экспериментальной физиологической экологии (см. абзац выше) и физиологической экологии в сравнительно-физиологической трактовке.

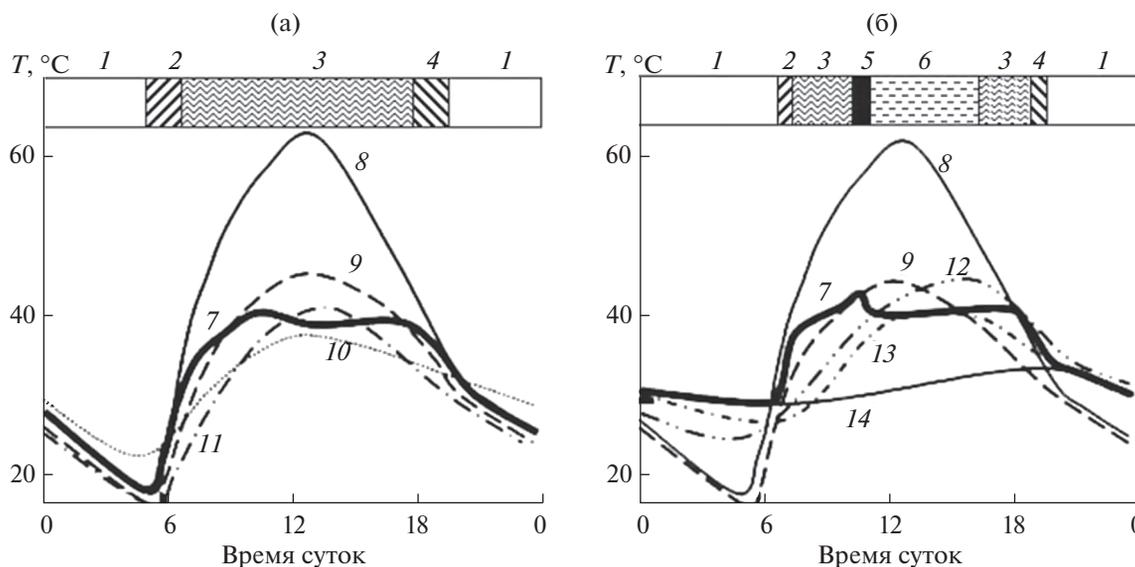


Рис. 4. Динамика температур среды и тела ящериц в Кара-Кумах в летний период. (а) – полосатая ящурка *Eremias scripta* (диапазон температур тела при полной активности примерно 39–43°C – Черлин, 1988а); (б) – песчаная круглоголовка *Phrynocephalus interscapularis* (диапазон температуры тела при полной активности примерно 38–44°C – Черлин, Музыченко, 1983). Общие формы поведения ящериц: 1 – ночной сон, 2 – нагревание, 3 – термостабилизирующее поведение (ящерицы находятся в состоянии полной активности и при этом поддерживают температуру тела в узком диапазоне высоких температур, близком к температурному диапазону термостабилизации), 4 – остывание, 5 – добровольный перегрев, 6 – дневной отдых. Температуры: 7 – тела ящериц; 8 – поверхности почвы на открытом месте; 9 – воздуха в приземном слое (на высоте 2 см) на открытом месте; 10 – воздуха в кроне дерева на высоте 2 м; 11 – поверхности почвы в тени кустов; 12 – почвы на глубине 5 см; 13 – почвы на глубине 10 см; 14 – почвы на глубине 15 см (Черлин, 2015).

К сожалению, до сих пор многие ученые не различают экологическую физиологию и физиологическую экологию. И это не удивительно – четких, общепринятых определений, в которых было бы ясно видно различие между ними, нам в литературе найти не удалось. Происходит это и в нашей стране, и за рубежом.

В России некоторые вузы ввели самостоятельные учебные курсы “Физиологическая экология”. Когда мы это обнаружили, то вначале очень обрадовались. Но когда получили тексты, то радость, к сожалению, прошла.

Так, в Московском государственном университете технологий и управления имени К.Г. Разумовского преподается экология и физиологическая экология (Бычкова, 2009; Бычкова, Горбунов, 2012).

В состав курса входят следующие темы.

1. Введение. Среда обитания и ее факторы. Системность жизни.
2. Функциональные связи в биосфере. Общие закономерности действия среды на организмы.
3. Основы экотоксикологии. Экологическая иммунология.
4. Общие принципы адаптаций на уровне организма.
5. Физиолого-экологические особенности иммунного ответа некоторых животных и их адаптивные реакции.

6. Адаптация и гомеостаз на различных уровнях организации жизни. Организм в экстремальных условиях среды.

7. Экологические факторы и их воздействие на физиологические процессы.

8. Человек как биосоциальный вид и его адаптивные реакции. Биологические ритмы.

Что же на самом деле представляет собой этот курс? По сути, это общая экология с основами изучения загрязнения среды. Пункт 7: “Экологические факторы и их воздействие на физиологические процессы” – это в чистом виде экологическая физиология. Единственный пункт из восьми, который мог бы быть связан с физиологической экологией – это пункт 6: “Адаптация и гомеостаз на различных уровнях организации жизни”. Хотя, к сожалению, и этого не случилось. Вместо фиксации самого важного факта – необходимости сохранять параметры гомеостаза за счет разных, в основном поведенческих, реакций, за счет “подстройки” этих экологических особенностей, и анализа этого факта – в курсе концентрируется внимание на весьма сложных и запутанных механизмах сохранения гомеостаза. В результате, “за деревьями потерялся лес”. В курсе пропало главное – понимание того, как внутренние характеристики животных формируют экологическую структуру этих животных.

В Тамбовском государственном университете им. Г.Р. Державина есть курс “Физиологическая

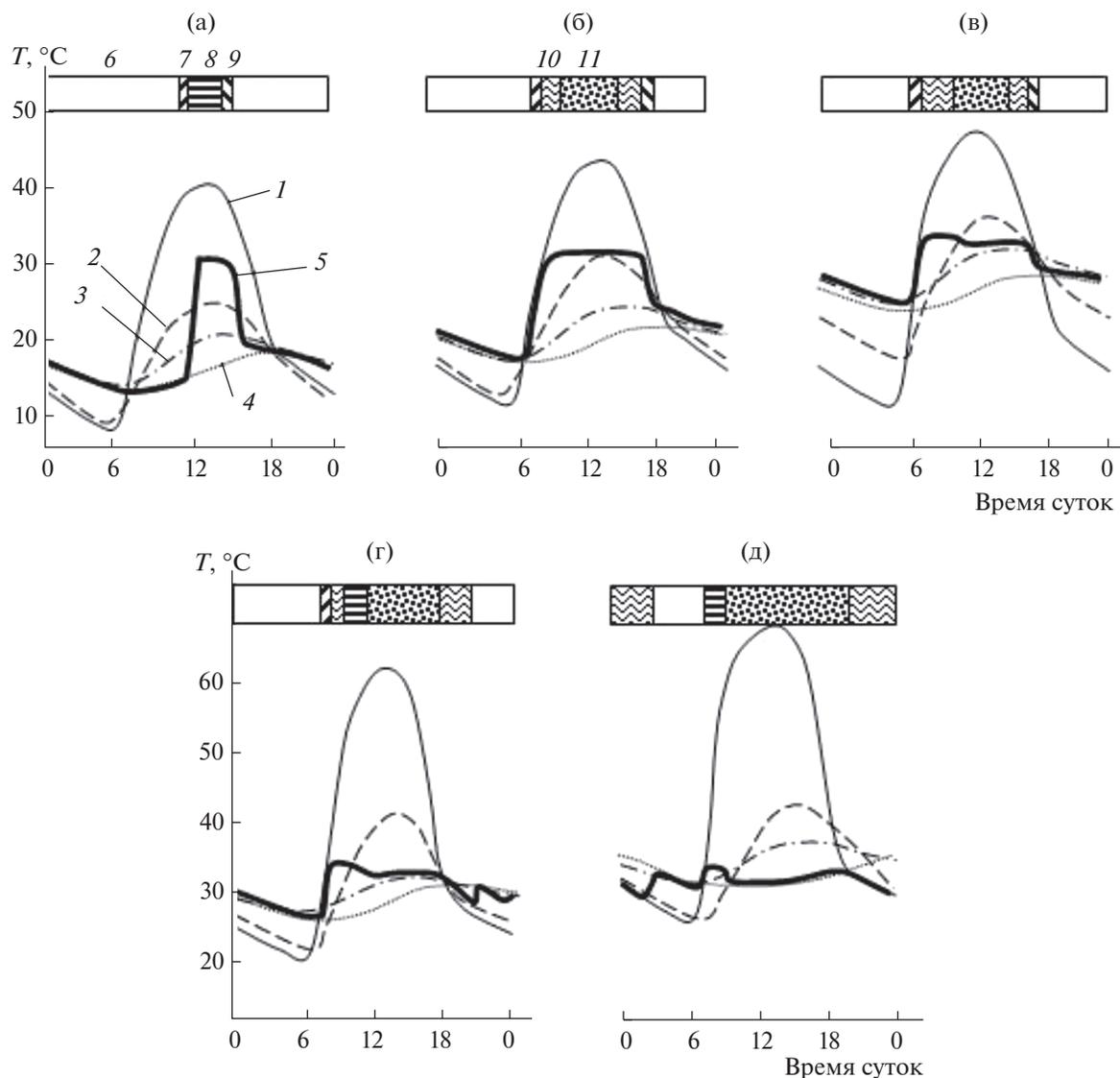


Рис. 5. Суточная и сезонная динамика температуры тела среднеазиатской эфы в зависимости от температуры среды. (а) – начало весны, (б) – середина весны, (в) – конец весны, (г) – начало лета, (д) – середина лета. По оси ординат (T) – температура, °С, по оси абсцисс – время суток. 1 – температура поверхности почвы, 2 – температура воздуха на высоте 3 см, 3 – температура почвы на глубине 20 см, 4 – температура почвы на глубине 30 см, 5 – температура тела, 6 – ночной покой, 7 – нагревание, 8 – терминг (змея греется, сохраняя температуру тела примерно в одном узком диапазоне высоких температур – в диапазоне термостабилизации), 9 – остывание, 10 – термонейтральное поведение (змеи активны, но они не заняты регуляцией температуры тела, которая может при этом опускаться существенно ниже диапазона термостабилизации), 11 – дневной отдых/терминг в норе на разной глубине (Черлин, Целлариус, 1981).

экология животных” для студентов, обучающихся по специальности Экология (Дворецкая, 2011). План этого учебного пособия по физиологической экологии следующий:

Введение

Глава 1. Физиологические механизмы ритмогенеза

1.1. Физиологические основы суточных ритмов

1.2. Сезонные ритмы физиологических функций организма

Глава 2. Сезонные реакции поведения животных

2.1. Миграционная деятельность и кочевки

2.2. Виды и механизмы спячки

2.3. Латентная стадия развития

2.4. Анабиоз

На наш взгляд, перед нами весьма сжатый курс “биологической ритмологии”. В определенных аспектах в нем проявляются некоторые физиолого-экологические связи. Кроме того, во введении три абзаца посвящены понятию адаптации. Но почему из всего огромного многообразия физиолого-экологических аспектов и целостного понимания этой области науки выбран именно этот, а другие вообще, практически, не затронуты – загадка.

А как обстоят дела с физиологической экологией в ближнем зарубежье?

В Гомельском государственном университете имени Франциска Скорины (республика Беларусь) издан учебник (курс лекций) по физиологической экологии (Осипенко, 2006). К этому курсу у нас есть по крайней мере три важных замечания, касающиеся его сути.

Во-первых, там написано: “Физиологическая экология – раздел физиологии, изучающий особенности жизнедеятельности организма в зависимости от климатогеографических условий и конкретной среды обитания”. Как может экология (пусть даже и физиологическая) быть разделом физиологии – совершенно неясно.

Во-вторых, программа курса включает в себя следующие разделы:

- 1) биосфера, уровни организации жизни и задачи физиологической экологии;
- 2) организм;
- 3) биологические ритмы и адаптации у животных организмов;
- 4) популяции;
- 5) биоценоз;
- 6) взаимоотношения видовых популяций в биоценозах;
- 7) природные, социально-экономические и геофизические факторы в физиологической экологии человека;
- 8) метеорологические и геохимические факторы;
- 9) адаптация и влияние социально-экономических факторов на организм человека;
- 10) понятие о природном очаге болезни и природной очаговости.

На самом деле перед нами курс классической экологии с элементами экологии человека. Какое отношение имеют эти разделы к физиологической экологии? Во всем курсе только одна из десяти лекций (третья), названная “Биологические ритмы и адаптации у животных организмов”, тем или иным образом касается динамических, адаптивных реакций физиологии.

В-третьих, только в этой, третьей, лекции рассматриваются реакции физиологии на воздействия и изменения факторов внешней среды. Это на самом деле не может являться и не является никаким разделом экологии, и не есть физиологическая экология. Это классическая экологическая физиология.

В программе Казахского гуманитарно-юридического университета в курсе экологии (Лекции по экологии, 2016) даны определения разным экологическим научным направлениям.

В определении физиологической экологии указано, что она изучает ответы физиологии на воздействие факторов внешней среды. Но это, снова, не физиологическая экология, это экологическая физиология.

Все, о чем мы здесь только что рассказали – это не стремление всех раскритиковать. Это просто желание показать, что курсов реальной физиологической экологии на данный момент в наших вузах, очевидно, нет.

Теперь посмотрим, как чувствует себя физиологическая экология в дальнем зарубежье. Ведь в западной традиции во многих публикациях термин “physiological ecology” используется намного чаще, чем у нас.

Приведу несколько отзывов из сборника комментариев известных биологов по теме “Что такое физиологическая экология?”, опубликованные с разрешения Экологического общества Америки (Commentary..., 1982).

Albert Bennett (School of Biological Sciences. University of California. Irvine, California, USA): “Я не думаю, что есть даже крохотная разница между физиологической экологией, экологической физиологией, сравнительной физиологией. По моему мнению, все они синонимы...”

Brian F. Chabot (Ecology and Systematics. Cornell University. Ithaca, New York, USA): “Физиологические экологи обычно интересуются механизмами (адаптациями), благодаря которым организмы взаимодействуют с окружающей средой. Эти механизмы часто включают физиологические процессы, но могут также включать анатомию, морфологию и поведение. Для физиологического эколога эти компоненты процессов обеспечивают необходимую интеграцию на уровне всего организма. В дополнение к вопросу “как”, часто задают вопрос “почему” используются конкретные характеристики...”

David M. Gates (Biology Station. University of Michigan. Ann Arbor, Michigan, USA): “Физиологическая экология предполагает, что цель экологическая, а методология использует физиологическую информацию... Экологическая физиология имеет физиологию как цель, но мы используем экологическую информацию для достижения этой цели. Цель является здесь отличительным фактором...”

Bernd Heinrich (Department of Zoology. University of Vermont. Burlington, Vermont, USA): “На мой взгляд, целью физиологической экологии является стремление определить физиологические основания или границы, которые влияют на ответы организма на физическое окружение. Поведенческие/физиологические способности, в конечном счете, определяют пределы ниш в окружающей среде, которые организм может занять. Например, знание о термальной выносливости и/или терморегуляционных способностях насекомых различных размеров может позволить сделать некоторые прогнозы погодных условий, которые физически исключают активность определенных насекомых (в течение суток, сезонно или географически), но способствуют активности других...”

Raymond B. Huey (Department of Zoology NJ-15. University of Washington. Seattle, Washington, USA): “Экология – это изучение взаимодействия организмов друг с другом и с физической средой, тогда как физиология – это исследование глубинных механистических процессов, которые определяют, как организмы работают. Физиологические способности сильно влияют на экологические взаимодействия организмов. Тем не менее, экологи, желающие описать эти влияния, не должны без колебаний принимать элегантные экспериментальные методы, разработанные на протяжении многих лет физиологами. Экологи и физиологи задают дополнительные, но разные вопросы, касающиеся физиологии. Поэтому исследование, подходящее для одних случаев, может не подходить для других”.

Phillip C. Miller (Systems Ecology Research Group. San Diego State University. San Diego, California, USA): “Физиологическая экология должна включать в качестве своей области интереса физиологические признаки видов, которые позволяют им жить и вписывать их в естественную среду обитания или экосистему. Зависимая переменная – это место организма в природе. В сравнительной физиологии или физиологической экологии зависимая переменная или фокус интереса находится в области внутренней и морфологической подстройки организма или вида к среде их обитания...”

Boyd R. Strain (Duke University. Department of Botany Durham, North Carolina, USA): “Как следует из термина физиологическая экология, это дисциплина, в которой физиологические методы используются для изучения экологических проблем... Экология остается основной задачей. С другой стороны, экологическая физиология, экофизиология или сравнительная физиология подразумевают, что физиологические вопросы находятся в центре научного интереса...”

Изучив эти и другие высказывания ученых, можно заключить, что единства мнений по поводу существования физиологической экологии и у зарубежных биологов нет. Они по-разному относятся к физиологической экологии – одни считают, что она имеет право на существование, другие отрицают ее право быть самостоятельным направлением науки. И те, и другие – опытные, уважаемые биологи.

Кроме этих комментариев, мы познакомились с некоторым количеством книг и учебных пособий по физиологической экологии животных (эта дисциплина, например, преподается в ряде университетов США), изданных в англоязычных странах. И мы были немало удивлены результатами этого знакомства.

Прежде всего, нужно сказать, что наиболее активно развивалось направление, названное “Физиологическая экология”, в ботанике. Можно сказать, что еще Гумбольдт в 1806 г. заложил первый кирпич в здание физиологической экологии

растений, когда связал их географическое распространение с климатом (von Humboldt, 1989). Написано много статей и книг по ботанике, в названиях которых звучит словосочетание “физиологическая экология”. В книге “Физиологическая экология тропических растений” (Lüttge, 2008) рассматривается биология различных растений по природным зонам тропического пояса: разные типы тропических лесов, саванны, останцы, парамо. Темы рассмотрения – доступность воды, температура, свет и т.п. И снова вынуждены отметить, что истинная тема книги – биология, физиология растений в разных природных зонах, но не их физиологическая экология.

“Физиологическая экология животных” (Louw, 1993). Основные разделы книги: пищеварение и энергия, водный обмен, температура и терморегуляция и т.п.

“Физиологическая экология насекомых” (Chown, Nicolson, 2004). Основные разделы книги: физиология пищеварения и экология, метаболизм и газообмен, физиология водного баланса, летальные температурные границы, терморегуляция.

Вот один из немногих пассажиров, который может быть более или менее отнесен к реальной физиологической экологии: “Изменение в интенсивности метаболизма не только влияет на численность и распределение насекомых (Chown, Gaston, 1999), но это, вероятно, также определяет их возможный успех в колонизации новых условий среды (Быков, 1983) и может также играть важную роль в определении глобальных изменений видового обилия” (Chown, Nicolson, 2004, с. 86).

“Экология и сельское хозяйство. Физиологическая экология” (Jackson, 1997). Эта книга заявлена как работа, рассматривающая экологическую физиологию сельскохозяйственных растений (Глава I: Экологическая физиология сельскохозяйственных культур и их диких родственников), их фотосинтез, адаптации к лимитирующим факторам, обмен азота, рост, биологию корневой системы, болезни, их взаимосвязи с вредителями-насекомыми и с человеком. Это неплохой учебник по сельскохозяйственной агрономии, но в книге также нет ничего, что могло бы быть квалифицировано как физиологическая экология.

И это происходит во всех печатных источниках, с которыми нам удалось познакомиться (Feder, 2002). Даже если они называются конкретно “Физиологическая экология...”, о самом этом предмете в них нет ни слова!

Почему вся эта путаница происходит? Здесь надо отметить еще одно важное и, увы, прискорбное обстоятельство: ни в одной книге или статье, ни в отечественной литературе, ни в зарубежной, мы не встретили строгого, научного определения экологической физиологии и физиологической экологии. В отдельных справочниках эти определения даются, но они очень далеки от совершенства и научной корректности. Вследствие этого

разные авторы каждый по-своему понимают эти термины. Видимо, исходя из этого, одни из них признают, что это два реально существующих направления науки, а другие считают их одним и тем же. Хотя еще раз хочется обратить внимание на то, что смысл научных направлений должен соответствовать их названию! Особенно нас удивляет то, что западные ученые, обычно так трепетно относящиеся к терминологии, старающиеся в своих работах определить все используемые термины, в данном случае сами строго не придерживаются собственных же правил. Если бы они обращали на это более серьезное внимание, то таких разночтений было бы меньше...

В заключение, говоря о современном состоянии физиологической экологии, придется констатировать даже не парадоксальную, а просто абсурдную ситуацию: физиологическая экология преподается в университетах разных стран мира, имеются утвержденные и опубликованные учебные курсы по этой дисциплине, на эту тему издано много научных статей и специальных книг с названием “Физиологическая экология”. Но строгого научного ее определения, общепринятого понимания того, что на самом деле она из себя представляет (должна представлять), а также и самой физиологической экологии как реально действующего научного направления на настоящий момент за редкими исключениями (очень редкими) не существует! Научные исследования в этом направлении сейчас почти никто не ведет. Все это свидетельствует не об объективном отсутствии научного направления “Физиологическая экология”, а о недостаточном четком понимании исследователями основной его сути и перспективной важности.

5. ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

Физиологическая экология, кроме чисто теоретического, может иметь и серьезное прикладное значение. Его главная особенность – выявление причинно-следственных связей в формировании экологических взаимодействий, выявление установочных, регулирующих эндогенных характеристик, систем их сохранения. Это позволяет намного более творчески отнестись к экологии видов. Можно разрабатывать приемы поддержания и регулирования состояния популяций разных видов живых организмов, природоохранные мероприятия, меры сохранения видов в естественных и искусственных условиях, меры борьбы с вредителями сельского хозяйства, искусственного разведения научно- и коммерчески ценных видов, можно разработать методы прогнозирования состояния и численности популяций разных видов животных, в том числе и вредителей сельского хозяйства и т.п.

В качестве примера можно привести наши исследования в этом направлении при изучении рептилий. Нам удалось выделить видоспецифичный комплекс неких эндогенных требований-характеристик, который мы объединили в “Физиолого-экологическую матрицу вида (ФЭМ)” (Черлин, 2014; Cherlin, 1991, 2015b). Используя ФЭМ, мы сможем с математической точностью рассчитать для животных данного вида (по крайней мере, для рептилий) допустимую “рамочную” структуру их суточной и сезонной активности, оценить перспективы их успешной жизнедеятельности, поддержания популяций, возможное биотопическое распределение и отчасти – географическое распространение, получить набор показателей, допускающих обитание вида на любой территории с известными экологическими и климатическими условиями, спланировать необходимые характеристики для создания искусственных популяций в разных целях и т.п.

Другими словами, физиологическая экология – это новая более высокая ступень в изучении и развитии экологии, которая превращает ее из чисто описательной науки в достаточно точную, в рамках которой действующие в ней механизмы и их экологические проявления могут описываться строгими правилами и формулами.

Скорее всего, физиологическая экология может быть применима для разных групп животных, и далеко не только в связи с температурным фактором. Ее применимость, скорее всего, намного шире, чем мы сейчас можем это себе представить. Только для того, чтобы она стала такой развитой и перспективной, нужно в научном плане активно заняться реальной физиологической экологией, а не тем, чем сейчас подавляющее число экологов под этим термином понимают.

Безусловно, это – перспективное, инновационное направление в экологии, которое именно сейчас нуждается в восстановлении своего научного статуса и в активном развитии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Физиологическая экология – наука о том, как физиологические особенности живых организмов влияют на их экологию (пространственную-временную структуру суточной и сезонной активности, питание, размножение, биотопическое размещение и т.п.) и географическое распространение. Физиологическая экология имеет свой вполне определенный предмет изучения, методологию, применение и является самостоятельным разделом экологии. Ее нельзя путать с экологической физиологией, которая является разделом физиологии и изучает влияние экологических факторов на физиологию живых организмов. Физиолого-экологические исследования выводят экологию на новый уровень развития, превращая ее из чисто описательной в науку точную, вскрывающую механизмы экологических проявлений.

К сожалению, в настоящее время исследований по физиологической экологии в мире почти не ведется, несмотря на то, что ее результаты могут быть широко применены как в теоретической биологии, вплоть до эволюционной теории, так и в прикладных сферах деятельности человека (сельское хозяйство, охрана природы, медицина и т.п.).

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

- Алехин В.В. География растений. М.: Гос. учебно-педагогическое изд. Наркомпроса РСФСР, 1938. 328 с.
- Боркин Л.Я., Черлин В.А., Басаружин А.М., Маймин М.Ю. Термобиология дальневосточного сцинка (*Eumeces latiscuttatus*) на острове Кунашир, южные Курильские острова // Соврем. герпетол. 2005. Т. 3/4. С. 5–28.
- Быков Б.А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с.
- Бычкова Л.И. Физиологическая экология (организм и среда): Учебно-методическое пособие для студентов всех форм и видов обучения, по специальности 020803.65 – Биоэкология. М: МГУТУ, 2009. 24 с.
- Бычкова Л.И., Горбунов А.В. Физиологическая экология (организм и среда). Учебно-методический комплекс дисциплины, по специальности (направления подготовки): 020803.65 – Биоэкология. М.: МГУТУ, 2012. 234 с.
- Дворецкая Т.С. Физиологическая экология животных. Тамбов: ТГУ, 2011. 42 с.
- Калабухов Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 6. С. 419–434.
- Краткий толковый психолого-психиатрический словарь / Ред. К. Игишев. 2008. <http://med.niv.ru/doc/dictionary/psycho-psychiatric/index.htm>.
- 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.
- Новиков Г.А. Очерки истории экологии животных. Л.: Наука, 1980. 288 с.
- Осипенко Г.Л. Физиологическая экология. Курс лекций. Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2006. 98 с.
- Рюмин А.В. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм // Сб. студ. науч. работ МГУ. 1939. № 6. С. 55–84.
- Сергеев А.М. Температура пресмыкающихся в естественных условиях // Докл. АН СССР. 1939. Т. 22. № 1. С. 49–52.
- Хаскин В.В. Энергетика теплообразования и адаптация к холоду. Новосибирск: Наука, 1975. 200 с.
- Целлариус А.Ю., Черлин В.А., Меньшиков Ю.Г. Предварительное сообщение о работах по изучению биологии *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) в Средней Азии // Герпетологические исследования. Л.: ЛИСС, 1991. № 1. С. 61–103.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю. Температурные условия активности серого варана (*Varanus griseus*, Reptilia, Sauria) // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 2. С. 206–211.
- Черлин В.А. Зависимость поведения эфы от микроклиматических условий // Докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. Вопросы герпетологии. Ленинград, 1–3 февраля 1977 / Ред. И.С. Даревский. Л.: Наука, 1977. С. 223–224.
- Черлин В.А. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 6. С. 753–764.
- Черлин В.А. К термобиологии серого геккона (*Cyrtopodion russowii*), полосатой ящурки (*Eremias scripta*) и степной агамы (*Trapelus sanguinolentus*) в Восточных Каракумах // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. 1988а. № 5. С. 36–43.
- Черлин В.А. Географическое распространение змей рода *Echis* в связи с особенностями их адаптации к среде обитания // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. 1988б. № 3. С. 29–33.
- Черлин В.А. Популяционные аспекты термальных адаптаций у пресмыкающихся // Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся. М.: ВИНТИ, 1989. С. 135–172.
- Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство). СПб.: Русско-Балтийский информ. центр “БЛИЦ”, 2010. 124 с.
- Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общая концепция. СПб.: Русско-Балтийский информ. центр “БЛИЦ”, 2012. 362 с.
- Черлин В.А. Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. СПб.: ЗИН РАН, 2013. С. 32–39.
- Черлин В.А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Acad. Publishing, 2014. 442 с.
- Черлин В.А. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экол. 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.
- Черлин В.А., Музыченко И.В. Использование нор в терморегуляции рептилий / Прикладная этология // Мат. III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 3. М.: Наука, 1983а. С. 172–174.
- Черлин В.А., Музыченко И.В. Термобиология и экология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) круглоголовок летом в Кара-Кумах // Зоол. журн. 1983б. Т. 62. № 6. С. 897–908.
- Черлин В.А., Музыченко И.В. К методике определения критического максимума температуры тела неко-

- торых среднеазиатских ящериц // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. 1984. № 5. С. 73–76.
- Черлин В.А., Музыченко И.В. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц // Зоол. журн. 1988. Т. 67. № 3. С. 406–416.
- Черлин В.А., Целлариус А.Ю. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echis multisquamatus* Cherlin, 1981 от температурных условий в Южной Туркмении // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л.: Наука, 1981. С. 96–108.
- Черлин В.А., Целлариус А.Ю., Громов А.В. К температурной биологии сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) в Кара-Кумах // Экология. 1983. № 2. С. 84–87.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 328 с.
- Cherlin V.A. Method of ecology-physiological matrix of species in researches on reptile biology // Герпетол. иссл. 1991. № 1. С. 138–146.
- Cherlin V.A. Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Acad. Publishing, 2015a. 302 p.
- Cherlin V.A. Physiology-ecological matrix and its significance in biology of reptiles // Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Acad. Publishing, 2015b. P. 117–125.
- Chown S.L., Gaston K.J. Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects // Biol. Rev. 1999. V. 74. P. 87–120.
- Chown S.L., Nicolson S.W. Insect physiological ecology. Mechanisms and patterns. Oxford: Oxford Univ. Press, 2004. 254 p.
- Commentary: What is physiological ecology? A collection of commentaries by noted physiological ecologists // Bull. Ecol. Soc. Am. 1982. V. 63. № 4. P. 340–346.
- Feder M.E. Plant and animal physiological ecology, comparative physiology/biochemistry, and evolutionary physiology: opportunities for synergy. An introduction to the symposium // Integ. Comp. Biol. 2002. V. 42. P. 409–414.
- Huey R.B. Temperature, physiology and the ecology of reptiles // Biology of the Reptilia / Ed. C. Gans. V. 12. L.: Acad. Press, 1982. P. 25–92.
- Jackson L.E. Ecology in agriculture. Physiological ecology. San Diego, L., Boston, N.Y., Sydney, Tokyo, Toronto: Acad. Press, 1997. 472 p.
- Louw G. Physiological animal ecology. L.: Longman Scientific and Technical, 1993. 288 p.
- Lüttge U. Physiological ecology of tropical plants. Berlin: Springer Verlag, 2008. 458 p.
- von Humboldt A. Schriften zur Geographie der Pflanzen // Alexander von Humboldt Studienausgabe. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft, 1989. 329 S.

Physiological Ecology as an Independent Scientific Discipline. Part 2

V. A. Cherlin¹, *, L. F. Mazanaeva¹

¹Dagestan State University, Makhachkala, Russia

*e-mail: cherlin51@mail.ru

Received July 2, 2018

Revised August 10, 2018

Accepted September 6, 2018

This is a second in series of two articles about physiological ecology. It presents the materials that allow to make adjustments to the structure of some important fields of ecological science. Physiological ecology – the direction of ecology, which should study the influence of physiological characteristics of living organisms on their ecological manifestations – the spatial-temporal structure of their daily and seasonal activity, biotope and geographical distribution. Studies on physiological ecology reveal the mechanisms of formation of the most important ecological manifestations of living organisms. This brings the environment to a new, higher stage of development, which has both great theoretical and important applied value. After I.D. Strelnikov the specific investigations on physiological ecology were almost not carried out. Many scientists do not distinguish physiological ecology from ecological physiology, which studies the influence of environmental factors on physiological characters. As a result, there is a paradoxical situation in the world today: many universities have training courses on physiological ecology, methodological materials, scientific articles are issued, special books are published, but in all these publications the essence of physiological ecology was “blurred” or even lost, and itself, as a separate branch of science, almost disappeared. Physiological ecology is a truly innovative direction in ecology, which now needs to restore its scientific status and active development.

Keywords: ecology, ecological physiology, physiological ecology