

УДК 929

# ИВАН ДМИТРИЕВИЧ СТРЕЛЬНИКОВ. ЧАСТЬ 2. НАУЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

**ЧЕРЛИН**

Владимир Александрович

Дагестанский государственный университет,

*cherlin51@mail.ru*

**Ключевые слова:**

биография  
экология  
экспериментальная  
экология  
физиологическая  
экология  
эволюция

**Аннотация:** В статье дается описание и анализ научной деятельности замечательного русского ученого-биолога Ивана Дмитриевича Стрельникова. За долгую и богатую на события жизнь основными направлениями его научных работ были: иммунология, пограничные области между экологией и физиологией (физиологическая экология, изучение влияния солнечного света и температуры на физиологию и экологию разных групп животных – насекомых, моллюсков, ракообразных, рептилий и млекопитающих). Он первым выяснил и акцентировал внимание на том, что уровень температуры тела в состоянии «активной жизни» у многих (особенно летающих) насекомых, рептилий и других эктотермных животных на суще такой же высокий, как у эндотермных млекопитающих (примерно 35–40°). Он первым применил методический комплекс исследований, который можно назвать «экспериментальной экологией», и стал полноправным родоначальником такого важного в теоретическом и прикладном планах направления науки, как физиологическая экология. Он провел изучение аллометрических зависимостей между размерами тела, величиной мозга, интенсивностью физиологических процессов, скоростью и качеством адаптивных процессов, видообразованием. Чем меньше размеры тела, тем интенсивнее физиологические процессы, тем больше видов в родах. Чем сложнее среда обитания (трехмерность и пр.), тем сложнее поведение животных, крупнее мозг.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 11 июня 2018 года

Подписана к печати: 28 марта 2019 года

## Введение

Это вторая, в серии из двух, статья о замечательном, разностороннем и очень масштабном биологе Иване Дмитриевиче Стрельникове, посвятившем свою жизнь науке. В первой статье мы кратко описали его удивительную жизнь (Черлин, 2018), а в этой статье проводим разбор его научных работ для того, чтобы стал понятен широкий спектр его научных исследований и грандиозный масштаб его как ученого.

Его жизнь изобиловала удивительными, порой невероятными событиями, посещением самых разнообразных географических регионов и природных мест, знакомством с выдающимися людьми, многие из которых стали его учителями и научными наставниками, обращением к различным областям

науки, выбором основных научных направлений, которым он оставался предан всю жизнь.

Периоды жизни Ивана Дмитриевича Стрельникова, связанные с его научной деятельностью:

1906–1909 гг. – обучение в Вольной высшей школе в Санкт-Петербурге, знакомство и период общения с П. Ф. Лесгафтом;

1909–1910 гг. – педагогическая деятельность по физическому воспитанию;

1910 г. – знакомство с С. И. Метальниковым, начало работы в Санкт-Петербургской Биологической лаборатории, исследования фауны Средиземного моря в Виллафранка;

1911–1913 гг. – исследования в области иммунитета;

1914–1916 гг. – путешествие в Южную Америку;



Рис. 1. И. Д. Стрельников на Карадагской биологической станции в Крыму. 1932 г. (источник фото: Стрельникова и др., 2017; с. 90)

Fig. 1. I. D. Strelnikov at the Karadag biological station in the Crimea. 1932

1916–1930 гг. – обработка этнографических и зоологических материалов путешествия в Южную Америку; продолжение работ по иммунитету; концентрация на экологической тематике; организационная работа по созданию лаборатории в Институте им. П. Ф. Лесгафта; стал профессором в Географическом институте (позже – географическом факультете ЛГУ), профессором по зоологии и биологии в Институте физической культуры им. П. Ф. Лесгафта;

1920–1924 гг. – экспедиции на северные моря, в Крым;

1931–1950 гг. – исследования по экологии беспозвоночных и позвоночных, сравнительной физиологии, физиологической экологии;

1950–1982 гг. – изучение анатомо-физиологических, аллометрических закономерностей эволюции.

Два человека сыграли в жизни Ивана Дмитриевича Стрельникова важнейшую роль, сформировав его взгляды на мир, научное мировоззрение, первые навыки био-

логических исследований. Это были Петр Францевич Лесгафт и Сергей Иванович Метальников. Наверно, важное значение имели и знакомства с такими классиками биологических наук, как Илья Ильич Мечников, Иван Петрович Павлов и другие. В этом плане ему несказанно повезло: в юности, в самом начале своего научного развития, получить возможность тесного общения, обучения и даже в отдельных случаях общей работы с такими великими учеными – дорогого стоит! Всю дальнейшую жизнь эта феноменальная, классическая, русская школа большой науки давала о себе знать, помогая исключительно талантливому по природе мальчику самому превратиться в крупного ученого.

Сам Иван Дмитриевич Стрельников (рис. 2) так характеризовал некоторые этапы своей научной работы:

«За 15 лет (с 1915 по 1930 г.) я постепенно поднимался вверх, в 1921–1922 гг. начал читать курс экологии в Географическом институте, с 1925 г. – на факультете университета. Я стал экологом [1]. Экспедиции: 1920 г. – Мур-

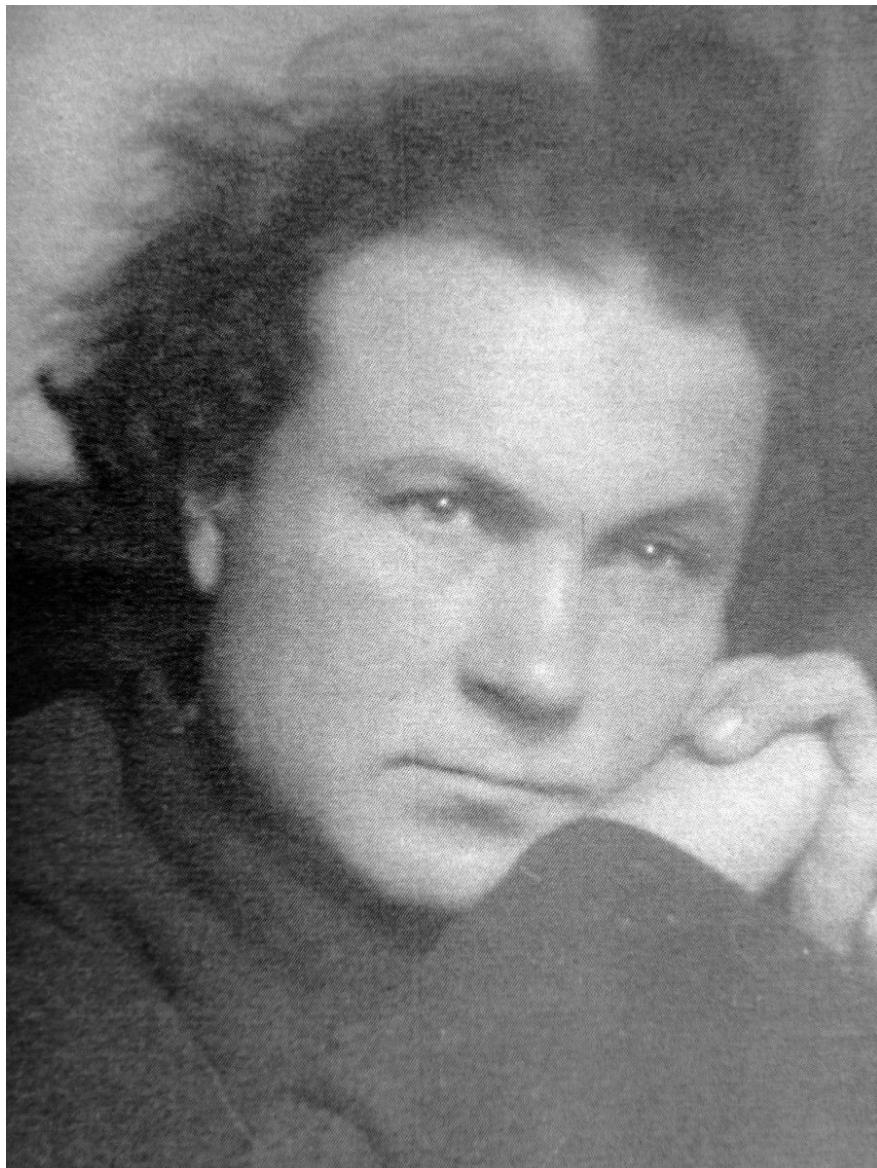


Рис. 2. И. Д. Стрельников. 1930 г. (источник фото: Стрельникова и др., 2017; с. 88)  
Fig. 2. I. D. Strelnikov. 1930 (photo taken from: Strelnikov et al., 2017; p. 88)

манская биологическая станция и Баренцево море; 1921 г. – Карское море; 1922 г. – Белое море, 1924 г. – Черное море. Командировки: 1928–1929 г. – Германия (Берлин), Франция (Париж), США, знакомство с крупнейшими экологами и лабораториями, музеями мира; 1931 г. – Германия, Франция (Париж).

Накапливался разнообразный опыт исследований морей и суши. В этот же период создавалась моя лаборатория в Естественно-научном Институте Лесгафта. Профессорствовал в Географическом институте-факультете, в институте физической культуры им. П. Ф. Лесгафта (зоология и биология). В 1924 г. при моем участии, по моей инициативе, для этого Института мы получили дворец сестры царя Николая II Ксении (Набережная р. Мойки, д. 106); переселение туда всей учебной части. ...Вот такие «текущие» дела...

Когда просматриваешь эти годы в настоящее время, не находишь порывов и прорывов ввысь, вверх, вроде описанных мною. Не было и заметных научных достижений. Но обогащение опытом и знанием были большие.

В 1931–1933 гг. расширение и реорганизация Музея Института им. П. Ф. Лесгафта.

П. Ф. Лесгафт начал создавать музей в 1893 г. как «Естественно-исторический музей» с самого начала организации своего института. Этот музей стал основой «С.-Петербургской биологической лаборатории». Он оставил нам музей в одном втором этаже своего Института. К 30-летию Института Лесгафта (1923 г.) получились уже три раздела музея: 1) анатомия человека начала расширяться в 3-м этаже А. А. Красуской и А. К. Ковешниковой; 2) я выделил сравнитель-

ную анатомию в отдельный раздел – в 4-м этаже здания, заняв большую аудиторию и гимнастический зал выехавшего отсюда Ин-та физической культуры; 3) зоологический музей – в пятом этаже, куда весь музей переместил С. Метальников, чтобы второй этаж сдавать в наем для денег, которых не хватало частному учреждению, от казны не получавшему ни копейки.

В 1931–1933 гг. организовывал музей экологической морфологии животных, как раздел музея Лесгафта – целый пятый этаж. Все время существования (до 1957 г.) музеи служили популяризации знаний по соответствующим разделам. В музеи водили школьников, там читались лекции для учителей. В музее собраны обширные коллекции по сравнительной анатомии, богатейшие остеологические коллекции, коллекции по сравнительной морфологии и экологической морфологии. Заложены основы экологического раздела, в котором представлены зоологические и ботанические объекты, иллюстрирующие разнообразие взаимоотношений растений и животных к внешним факторам, что в природе связано с характером ландшафтов. Перечисленные разделы музея по полноте и ценности своих собраний были самыми большими в СССР и одними из крупнейших собраний среди соответствующих отделов больших европейских музеев.

Десятилетие 1931–1940 гг. было периодом нового взрыва и подъема духа и достижений.

Это десятилетие – период любви, образования семьи, рождения детей... Жена и друг, Соколовская А. П., ботаником молодым была, кариосистематиком начинала и продолжала научную работу. Романтическая встреча, переписка Париж – Петергоф, где она работала в институте ЛГУ. Любовь озарила, десятилетие вдохновляло, прибывали силы...

Мы вдвоем летом 1931 г. провели в Каракумах по исследованию действия солнечной радиации на насекомых и рептилиях (я) и растениях (она с моей технической помощью с приборами). Это было свадебное путешествие. Жили мы в тростниковом шалаше около Репетекской научной станции, базируясь на ней.

Мой доклад о моих исследованиях (новые методы, неожиданные результаты, новые начинания в экологии) привлек внимание зоологов в Ленинграде. ВИЗР (Ин-т защиты растений) предложил мне провести моими методами исследование азиатской саранчи

летом 1932 г. В течение июня 1932 г. в устье Терека я исследовал саранчу. Работа, проведенная в один месяц, сточно поставленными мною задачами, точными методами, никем до сих пор не применявшимися, приводила к тому, что каждое определение могло идти «в строку». Написанная статья на 6 п. л. была напечатана в Трудах Зоологического ин-та и приобрела известность у нас и за границей. Она могла быть докторской диссертацией по значению, новизне и точности в области теоретической экологии [2].

А летом 1932 г. мы с женой-другом моим – на Карадагской биологической станции занимаемся снова изучением действия солнечной радиации на насекомых (я), на растениях (она). Наука и любовь сочетались с экскурсиями по горам Крыма.

В 1933 г. ВИЗР предложил исследования по экологии лугового мотылька и по грызунам. Экспедиция в Калмыцкие степи. Эти исследования, продолженные и законченные в 1934 г. в Оренбургских степях, напечатаны отдельным томом в 1935 г. и 1936 г. [3]

Осенью 1934 г. мы с женой снова в Карадаге. Я заболеваю тропической малярией, вывезенной из Оренбургских степей. Н. Н. Калитин, с которым начали организовывать на Карадаге актинометрию (он) и изучение действия солнечной радиации (я), помогал в лечении благодаря связям своим с лечебным миром по линии физиотерапии и солнечных лучей в их действии на человека.

В 1933 г. меня приглашают в Зоологический институт АН организовать лабораторию экологии. В 1935 г., летом, я в Брянских краях руковожу экспедицией по исследованию экологии (терморегуляции) грызунов. Моя маленькая статья (4 стр.) в 1933 г. по терморегуляции грызунов [4] дала основание П. А. Свириденко (Московская станция ВИЗР) просить меня произвести исследование экологии и физиологии грызунов. Доклад мой об экологии грызунов в Москве, в Академии наук, произвел большое впечатление новизной и оригинальностью постановки и решения вопросов экологии.

Эта группа работ была охарактеризована так: «Президиум Академии Наук СССР на заседании своем от 16 декабря 1935 г. присудил Вам степень доктора зоологии, без защиты диссертации, за выдающиеся научные труды в области экологии и сравнительной физиологии разнообразных типов животного мира, имеющие большое теоретическое и прикладное значение» (Из официального сообщения непременного секретаря Акаде-

мии наук от 31/XII-1935 г. за № 62-3323).

Отзывы о научной работе и представления в Президиум АН СССР о присуждении докторской степени давали академик А. А. Ухтомский и профессор Н. Я. Кузнецов» (Стрельникова и др., 2017; с. 86–91).

### **Направления биологических исследований Ивана Дмитриевича Стрельникова**

Иван Дмитриевич так подытожил результаты своей научной деятельности:

«В работах можно выделить две большие группы и четыре небольших.

#### **1. Экология и сравнительная физиология**

По первой группе выполнены 25 работ по физиологии насекомых, преимущественно по терморегуляции и по видообразованию – всего 586 страниц.

Основным выводом из исследований установлено положение, что высшие насекомые, как перепончатокрылые, особенно пчелы и шмели, жесткокрылые и чешуекрылые в полете продуцируют большое количество теплоты, и они имеют в среднем около 37–40 °C, т. е. подобную температуру млекопитающих и птиц. Некоторые виды общественных пчел, как медоносная, и шмели нагревают и гнездо, поддерживая в нем круглые сутки довольно равномерную температуру для выращивания молоди. Взрослые виды общественных насекомых днем в полутени, днем и ночью в гнезде имеют равномерно высокую температуру тела. С высокой энергией физиологических процессов в организме находится и большая сложность поведения и высшей нервной деятельности.

Большая теплопродукция, особенно наиболее крупных форм шмелей, определяет в значительной мере и географическое распространение их. В теплых странах и в наиболее теплое время суток шмели, в результате перегревания, не летают, а в жарких странах и совсем не могут жить. Некоторые виды шмелей в своем распространении доходят на Канадских островах до 80° с. ш., до широты северной Гренландии.

Исследования экологии и сравнительной физиологии грызунов, вместе с работами по физиологии насекомых, были первым опытом применения физиологических методов исследований в природных условиях жизни животных.

#### **1. Сравнительная физиология и видообразование позвоночных**

По второй группе опубликованы 33 работы – 672 страницы. Основным выводом этой группы работ стало установление «закона взаимосвязи видообразования с величиной (весом) тела, мозга и энергией физиологических процессов».

Эволюция веса тела, мозга, частоты пульсации сердца и теплопродукции проходила по закону гиперболы, что дает возможность по формуле, зная вес тела млекопитающих и птиц, определять и предсказывать величину мозга, частоту пульсации сердца и теплопродукцию в калориях.

#### **1. История биологии (и палеонтологии).**

Напечатано 10 работ – 121 страница. Показано, что В. О. Ковалевский, основатель эволюционной палеонтологии, усвоил методы функционально-морфологического анализа костной системы млекопитающих на кафедре анатомии Военно-медицинской академии, под влиянием идей и трудов Н. И. Пирогова и П. Ф. Лесгата.

1. По некоторым вопросам морфологии животных 4 работы – 26 стр.

2. По некоторым вопросам педагогики 5 работ – 34 страницы

3. По этнографии индейцев Парагвая (по личным наблюдениям во время жизни с индейцами): 3 работы – 86 страниц. Три доклада об этих работах сделаны на конгрессах в Риме (1924) и Нью-Йорке (1928)» (Стрельникова и др., 2017; с. 101).

### **Экологическое направление исследований**

Первые экологические публикации Ивана Дмитриевича Стрельникова касались описания взаимосвязи жизнедеятельности растений и животных (Стрельников, 1923; Strelnikov, 1928). Но в дальнейшем он сконцентрировался в основном на изучении влияния света и температуры на жизнедеятельность разных животных, на их экологию.

Почему мы обратили пристальное внимание на работы И. Д. Стрельникова? Давнее направление **наших** научных исследований – термобиология рептилий и эволюция термобиологии у позвоночных животных. Мы выбрали это направление вследствие того, что долгое время профессионально занимались содержанием и разведением в неволе рептилий и амфибий, изучали те факторы, которые являлись важнейшими в их биологии, в регуляции их физиологических процессов, суточной динамики активности и сезонной физиологической периодики и т.

п. Выяснив в своей работе первостепенное значение температуры и света как факторов, регулирующих практически всю жизнедеятельность этих животных, мы начали изучать воздействие этих факторов на физиологию и экологию рептилий. Таким образом, термобиологические исследования возникли в нашей научной работе не стихийно, а как закономерное следствие, результат конкретной, практической работы.

Когда мы приступили к нашим исследованиям, то обнаружили первые в России/СССР публикации, касавшиеся отношений жизнедеятельности рептилий и температуры. Ими оказались статьи Ивана Дмитриевича Стрельникова 1934 г., А. В. Рюмина 1939 и 1940 гг., А. М. Сергеева 1939 г., С. С. Либерман и Н. В. Покровской 1943 г., а затем и статья И. Д. Стрельникова 1944 г. Все эти работы представляли для нас большой интерес, но среди них Иван Дмитриевич был первым. Следующие работы начали появляться только через пять лет после него. Уже поэтому И. Д. Стрельников заинтересовал нас особо. Но, начав писать статью о его научной деятельности, у нас возникли естественные вопросы: а откуда появился **у него** такой интерес к проблемам, связанным с температурой? Почему именно температура? Почему именно Стрельников?

### Методология

Познакомившись с публикациями И. Д. Стрельникова, мы поняли, что необходимо рассматривать два аспекта его работы: методологический и конкретные результаты. Мы увидели основные отличительные черты его подхода к решению научных проблем, основную философию его научного метода. Она проявляется **у него** в подходе ко всем научным работам, которые он проводил.

Говоря об экологических исследованиях, Иван Дмитриевич написал: «Экологические исследования действия света на животных имеют большое и теоретическое значение. Ввиду того, что свет является экологическим фактором, определяющим многие физиологические направления организма, их поведение и географическое распространение, изучение действия света и реакции организма получает первостепенное значение для биологии при решении проблемы взаимоотношений между организмом и средой и **при решении многих вопросов эволюционной теории точными методами, а не путем спекуляций, что часто делалось и делается до сих пор** [5]» (Стрельников, 1934; с. 315).

Нам кажется, что эти слова и некоторые другие тексты проливают свет на основную методологию, «философию» исследовательской работы Ивана Дмитриевича Стрельникова и на выбор ее направлений. Он стремился «объективизировать» экологию и, видимо, другие области биологии, в частности введя в них в качестве обязательного методического элемента – строго поставленный, продуманный, спланированный эксперимент (поставленный не только в лаборатории, но и прямо в поле, в условиях, где животные непосредственно живут), точные измерения с помощью адекватного, современного инструментария и т. п., а потом – глубокое, всестороннее осмысление полученных результатов. Такой подход очень привлекателен, хотя, на наш взгляд, не абсолютно универсален. Это в каком-то смысле сродни рационалистической философии Р. Декарта, а философией Иван Дмитриевич увлекался всю жизнь.

Иван Дмитриевич Стрельников обратил внимание на связь разных сторон биологии животных с факторами внешней среды, на влияние внешних факторов на жизненные процессы и т. п. Именно это понимание связи в природе всего со всем – растений и животных, внешней и внутренней среды организма, физиологии и экологии животных, всего живого друг с другом – стало одной из важнейших методологических основ его подхода к изучению экологии. И он старался не просто словесно описать факт наличия такой связи, а изучить конкретные механизмы хотя бы части этих связей – влияние температуры и света на экологию животных.

### Обоснование главного направления исследований

По поводу главных задач своих исследований Иван Дмитриевич в разных статьях по конкретным поводам писал следующее.

«Задачей экологического исследования является изучение отношений организма к условиям его существования. Это изучение может производиться двумя главными способами. Путем наблюдений собираются сведения о числе видов, количестве особей каждого вида, описываются явления поведения животных и устанавливаются связи со свойствами среды обитания. Другой способ – это экспериментально-экологический анализ точными методами как факторов среды, так и реакций организма» (Стрельников, 1935б; с. 637).

«Как видно из наших наблюдений, в каждом опыте действия солнечной радиации должны учитывать точными методами все указанные климатические факторы. Всякий экологический опыт есть сложный эксперимент, в котором действует сложный комплекс факторов, и организм многообразно и четко реагирует на весь комплекс факторов среды и на малейшие изменения в интенсивности и количестве каждого фактора.

Экспериментально экологические исследования предъявляют большие требования одновременного точного учета ряда факторов и реакций организма на их воздействие. Одновременно необходимо определять солнечную радиацию и температуру тела животного, влажность, ветер, облачность. Но затраченные усилия дадут возможность выяснить основные закономерности соотношения как отдельных организмов, так и их комплекса и условий среды<sup>[6]</sup>. Учение о биоценозах только тогда станет точной отраслью биологии, когда воспользуется точным методом изучения отношения между климатом, микроклиматом и совокупностью животного населения» (Стрельников, 1934; с. 364).

«Опыт показывает значение микроклиматических условий при выяснении поведения насекомых. На очень небольшом пространстве имеются большие отличия в условиях освещения, температуры и ветра; эти различия определяют различия в температуре тела саранчуков и в течении других физиологических процессов. Саранчуки как солнцелюбивые и теплолюбивые организмы находят для себя в данных условиях микрорельефа и микроклимата наиболее благоприятные условия, скапляются на подветренном и освещенном солнцем склоне, греются здесь лучами солнца и теплотою друг от друга. Когда высота солнца уменьшается к заходу, его лучи не проникают на склон, почва и воздух на нем не нагреваются больше, температура саранчуков понижается в кулиге, и саранчуки уходят от места пригрева, поднимаются выше на растительность; ветер к заходу утихает, его охлаждающее действие ослабевает; солнечные же лучи проникают и освещают верхние части тростника и нагревают саранчуков» (Стрельников, 1935б; с. 671–672).

«В настоящее время нас интересует тепловое действие солнечной радиации» (Стрельников, 1934; с. 361).

«Мои исследования значения теплопродукции некоторых видов насекомых в горах

Эльбруса (1937–1938) и параллельные исследования нашего аспиранта А. Париенко (1936–1938) в полярной зоне, в Хибинах, имели целью выяснить экологическое значение собственной теплопродукции насекомых» (Стрельников, 1949; с. 387).

И. Д. Стрельников оценил первостепенное значение температуры и света как определяющих и регулирующих внешних факторов для всех живых организмов: «Физиологические процессы пойкилотермных животных зависят от температурных колебаний среды и колебаний температуры тела в связи с действием солнечной радиации и других экологических факторов. Всякое увеличение температуры тела под воздействием среды в пределах определенных оптимальных норм вызывает повышение интенсивности жизненных процессов, всякая потеря тепла понижает их энергию» (Стрельников, 1934; с. 360).

Все приведенные выше цитаты говорят о трех важных вещах.

Во-первых, наблюдая за жизнью животных в очень различных географических, климатических и экологических условиях, И. Д. Стрельников оценил ключевые факторы среды, которые первостепенно важны в организации жизни животных, в тесной, гармоничной связи, объединяющей организмы и условия их существования.

Во-вторых, становится понятно, что основная тематика, основное направление исследований Ивана Дмитриевича Стрельникова в этот период были не случайными. Он направил свои усилия на изучение именно **ключевых** для физиологии и экологии животных факторов внешней среды.

А в-третьих, в плане выбранного И. Д. Стрельниковым экологического направления научной работы у него практически не было учителей. Он первым оценил важность ведущих факторов, их комплексную значимость в экологии разных животных, разработал оригинальные методы полевых исследований, раскрывающих механизмы связи физиологии и экологии животных с внешними факторами. И все это не просто комплекс исследований, а целое новое, важное научное направление, о котором мы поговорим немного позже.

### Методика

Настоящий эколог отличается прежде всего тем, что может **смотреть**, т. е. наблюдать за живыми организмами, **видеть** и **выделять главное** – те важнейшие характеристики

ки и взаимосвязи организма с внешней средой, которые и влияют на его жизнедеятельность, его экологию. Очевидно, что именно таким замечательным натуралистом (в самом хорошем, прямом смысле этого слова) и экологом был Иван Дмитриевич Стрельников. Он умел смотреть, видеть и осмысливать то, что увидел.

Для своих экологических исследований И. Д. Стрельников избрал изучение взаимодействия экологических факторов (в основном света и тепла) на физические и физиологические параметры животных (температуру тела, интенсивность физиологических процессов, теплопродукции, разных физиологических циклов, питания, размножения, элементов поведения и др.) и на их экологию (пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности, поведение, фазы жизнедеятельности и т. п.).

Об этих экспериментах стоит сказать особо. В исполнении И. Д. Стрельникова их отличали несколько важных особенностей:

- перенос основной массы экспериментов и измерений из лаборатории в полевые условия, в места непосредственного обитания животных, и параллельное использование лабораторного эксперимента как средства дополнить и прояснить отдельные стороны связи жизнедеятельности животных с условиями внешней среды;
- перед проведением серий экспериментов И. Д. Стрельников четко формулировал их задачу;
- в соответствии с поставленной задачей он тщательно разрабатывал их план; эти разработки опирались на его широкий кругозор, огромные знания в разных областях биологических наук, способность видеть в частном общее и стремление с помощью опытов прояснить важные общебиологические проблемы;
- его экспериментальные работы отличало чрезвычайно подробное, очень тщательное изучение каждой проблемы; так, например, при изучении влияния теплового излучения солнечного света на температуру тела, физиологию и экологию насекомых И. Д. Стрельников по отдельности исследовал значение в этом сложном комплексе интенсивности прямого солнечного излучения, рассеянной солнечной радиации, прозрачности атмосферы, влажности воздуха, угла падения солнечных лучей на тело животных, скорости ветра, положения туловища, его позы, морфоло-

гических характеристик (цвета, структуры покровов и т. п.), физиологии (значение интенсивности теплопродукции, обмена веществ, частоты сердцебиения, дыхания, других физиологических процессов, специальное значение воздушных полостей под твердыми покровами насекомых), двигательной активности животных, влияние температуры тела на поведение, развитие и смену жизненных фаз и другие проявления жизнедеятельности;

- особенностю исследовательской методики И. Д. Стрельникова было понимание и изучение именно **комплекса** внешних факторов, влияющих на температуру тела;
- с учетом свойств экспериментальных животных и поставленных задач И. Д. Стрельников придилично выбирал имеющиеся или изготавливал специальные технические средства для проведения изменений и опытов;
- после проведения больших экспериментальных серий он производил подробный анализ результатов, который был чрезвычайно продуктивен, поскольку исходил из глубокого знания и понимания им биологии изучаемого объекта, учтывал функциональные экологические и физиологические связи, был направлен на решение серьезных общебиологических задач в областях экологии, физиологии, биотопического размещения, адаптаций к условиям среды, зоогеографии и т. п.

Связь внешних факторов и физиологических свойств организма животных проявляется как результирующий эффект в структуре их активности, в цикличности их физиологических процессов, во всей их экологии.

### Инструментарий

Применение объективного эксперимента с хорошим инструментальным обеспечением безусловно крайне важно. Иван Дмитриевич придавал этому аспекту работы особое значение.

«Как видно из наших наблюдений, в каждом опыте действия солнечной радиации должны учитывать точными методами все указанные климатические факторы. Всякий экологический опыт есть сложный эксперимент, в котором действует сложный комплекс факторов, и организм многообразно и четко реагирует на весь комплекс факторов среды и на малейшие изменения в интенсивности и количестве каждого фактора.

Экспериментально экологические иссле-

дования предъявляют большие требования одновременного точного учета ряда факторов и реакций организма на их воздействие. Одновременно необходимо определять солнечную радиацию и температуру тела животного, влажность, ветер, облачность. Но затраченные усилия дадут возможность выяснить основные закономерности соотношения как отдельных организмов, так и их комплекса к условиям среды. Учение о биоценозах только тогда станет точной отраслью биологии, когда воспользуется точным методом изучения отношения между климатом, микроклиматом и совокупностью животного населения» (Стрельников, 1934; с. 364).

Иван Дмитриевич Стрельников изучал температуру тела у насекомых – прямокрылых, сетчатокрылых, клопов, жуков, бабочек, мух, перепончатокрылых, у рептилий – змей и ящериц, у моллюсков, млекопитающих – мышевидных грызунов. Объекты его исследований – животные некрупных и мелких размеров, поэтому для измерений температуры их тела приходилось использовать специально изготовленные приборы. Термочувствительными элементами в них являлись крохотные термопары. Один спай – измерительный – Стрельников помещал в медицинские иглы не толще 0.4 мм. Второй спай – термостабилизированный – помещался в небольшой сосуд с жидким азотом, который всегда носился с собой. Это дало возможность с достаточной точностью измерять не только температуру среды, но и температуру тела даже довольно мелких насекомых, исследовать распределение температуры внутри тела этих животных. Это очень важно – применять технические средства, которые четко соответствуют задаче и объекту исследования. К сожалению, ясное понимание этого обстоятельства даже до сих пор не всегда отличает зоологов, изучающих тонкие моменты биологии животных. С тех пор и по сей день в публикациях отечественных и даже зарубежных зоологов иногда встречаются ситуации, когда, например, для изучения температуры у мелких животных используются приборы, не соответствующие по своим техническим характеристикам (размерам, точности, инерционности и др.) ни размерам животных, ни изучаемой проблеме.

Наблюдая жизнь животных и растений в самых разных природных условиях – от тропических лесов и пустынь до полярных регионов – Иван Дмитриевич очень четко оценил огромное, ведущее значение для них света.

Свет в данном случае он понимал в самом широком значении этого термина. По этому поводу он в одной из первых своих статей на эту тему писал: «Видимый свет есть та часть лучистой энергии, которая воспринимается человеческим зрением, с длиной волны от 400 до 740  $\mu\text{m}$ . Эта часть составляет лишь малую долю той лучистой энергии, которая доходит до Земли от Солнца. Ультрафиолетовый отдел спектра образуется волнами с длиной от 90 до 400  $\mu\text{m}$ , инфракрасная часть спектра – с длиной волн более 740  $\mu\text{m}$ . При изучении действия света на организм необходимо учитывать точно свойства света как экологического фактора и реакцию организма на воздействия этого фактора среды. В свете мы должны знать качественный состав лучей, интенсивность радиации и продолжительность освещения; при рассмотрении реакции организма необходимо учитывать расстояние от источника освещения, угол падения лучей, абсорбционную способность организма по отношению к лучистой энергии и температуру среды и тела животного» (Стрельников, 1934; с. 314).

О значении света Стрельников писал: «Лучистая энергия солнца является источником существования растительной и животной жизни на земле. Хотя некоторые животные существуют без воздействия на них света, а для некоторых свет вреден, все же если не прямо, то косвенно все животное население в своем существовании зависит от света. Растительные организмы создают органическое вещество в процессе фотосинтеза за счет солнечной энергии. В физиологии и экологии растений действие света подверглось изучению раньше, чем в зоологии. Экология животных, в ведение которой входит изучение соотношений между светом и организмом, только еще создается в последние годы. Эта новая зоологическая наука быстро растет и быстро получает признание, потому что, разрешая в новом свете ряд основных проблем теоретической биологии, экология становится основой прикладного применения зоологии в борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства, в охотничьем хозяйстве и звероводстве, в животноводстве, рыбоводстве и рыболовстве. Между тем первое сводное сочинение по экологии животных под этим названием появилось только в 1926 г. в американской литературе<sup>[7]</sup>. В СССР впервые курс экологии животных введен на географическом факультете Ленинградского университета в 1925 г. Только в последние годы начата разработка точных

методов экспериментально-экологических исследований и экологических наблюдений» (Стрельников, 1934; с. 313).

Изучать действие света на температуру тела пойкилотермных животных начали проф. Крюгер и его ученик Франц на высокогорной обсерватории в Давосе (Швейцария). Были и другие публикации (Buxton, 1924; Krüger, 1924а, б; Franz, 1930). И. Д. Стрельников исследовал связь температуры тела разных животных с напряжением солнечного излучения, с его качеством, с состоянием атмосферы, углом падения солнечных лучей и т. п. Исследования проводились от Арктики (Кольский полуостров) и Ленинградской области, через Калмыцкие и прикаспийские

степи, устье Терека, Эльбрус (2200–5300 м над у. м.), Крым, до полупустынь Азербайджана и пустыни Каракумы. Эти работы начались в Актинометрическом институте Главной геофизической обсерватории в Павловске под Ленинградом. В качестве инструментария Иван Дмитриевич применял весьма прогрессивный для того времени пиранометр конструкции Николая Николаевича Калитина (рис. 3). Вся работа по изучению солнечной радиации производилась при активной помощи родоначальника российской актинометрии, директора Актинометрического института Н. Н. Калитина [8], которому Иван Дмитриевич Стрельников в своих статьях выражал искреннюю благодарность.



Рис. 3. Николай Николаевич Калитин (источник изображения в Интернете: <http://tsarselo.ru/images/photos/94d6326f82ac3133c517a3842279d4e9.jpg>)

Fig. 3. N. N. Kalitin

В отзыве об этих работах академик А. А. Ухтомский писал: «Эти работы представляют важный вклад в сравнительную физиологию, охватывая моллюсков, ракообразных, насекомых, рептилий и грызунов. Заслуги Стрельникова здесь несомненно велики. Экспериментальная находчивость и громадная исследовательская настойчивость автора дала возможность вынести точное наблюдение и термоэлектрические изменения из искусственной лабораторной обстановки в природные условия жизни того или иного животного вида; а это открыло пути к установлению ряда новых, подчас неожиданных, очень ценных фактов и зависимостей» (Стрельникова и др., 2017; с. 91–92).

### Основные результаты экологических исследований

1. В период активной жизнедеятельности эктотермные животные разных групп (и беспозвоночные, и позвоночные) имеют высокую температуру тела (около 35–40° и иногда даже выше, примерно до 44°), сходную с температурой тела эндотермных животных (млекопитающих и птиц). Такая высокая температура поддерживается внешними источниками тепла (в основном за счет теплового солнечного излучения) и/или за счет эндогенной теплопродукции.

Материалы работ Ивана Дмитриевича 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», т. е. от Арктики и высот Эльбруса до Каракумов) при активной жизни укладываются в диапазон температур примерно 35–38°. Происходит это за счет солнечного излучения, и температура тела может в отдельных случаях превышать температуру воздуха на 30° 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°; низшие формы позвоночных и беспозвоночных животных живут при более низкой температуре тела. Водные животные существуют и развиваются при температуре среды около 0° 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 пойкилтермные животные в состоянии активного движения, как и активной жизни, под действием солнечной радиации имеют среднюю температуру тела около 35–38° с значительными колебаниями вверх и вниз под действием сочетания разнообразных экологических факторов» (Стрельников, 1948; с. 153).

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

«В течение всего дня шмели являются не только теплокровными животными, но скорее горячекровными, так как температура их тела держится около 40° и часто превышает 40° и доходит до 44°. 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° (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 (брежники), обладают высокой собственной теплопродукцией и в состоянии сами поднять температуру своего тела до 40° и даже выше. Другие насекомые, как прямокрылые, муши, 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 пойкилтермных 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.

*2. Высокая температура тела у животных является не самоцелью, а выражением необходимого уровня энергетического баланса.*

«В настоящее время нас интересует тепловое действие солнечной радиации. Под влиянием солнечной радиации получается значительное повышение температуры тела, как мы видели это на многочисленных примерах. Каждое термическое действие среды на организм основано на явлениях нагревания и охлаждения. Поднятие температуры здесь, собственно говоря, недостаточно для полного выяснения физических процессов. Нагревание и охлаждение являются по существу не только и не столько термометрическими, сколько калориметрическими изменениями. Градусы температуры характеризуют тепловое состояние и его изменения. Приход и расход тепла организмом количественно могут быть выражены калориметрически. Но ввиду сложности и практической невозможности производить калориметрические измерения теплового режима пойкилтермных животных, мы в наших исследованиях пользуемся термометрическими определениями» (Стрельников, 1934; с. 361).

Современное понимание положения дел в этой области несколько отличается от такого утверждения. С одной стороны, по современным данным, объективность регуляции именно температуры тела у эктотермных животных безусловно доказана. С другой стороны, потребности поддержания необходимого уровня и качества энергетического баланса иногда вносят определенные корректировки в процесс терморегуляции, накладывая на него некоторые ограничения (обзор у Черлин, 2014).

*3. 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, 1935а; с. 721).

*4. 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°, т. е. до нормальной и оптимальной для их деятельности температуры. При высокой температуре воздуха (20–30°) 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).

*5. Знание показателей ключевых факторов внешней среды и их сочетаний дают возможность с большой вероятностью предсказывать течение фаз и форм активности и жизнедеятельности животных, регулировать их активность и жизнедеятельность.*

«Как показывают мои исследования... солнечная радиация является главнейшим из факторов, определяющих поведение саранчи, ее вертикальные миграции на расти-

тельности и странствования» (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 м. – 1 час, зависящих от физиологического состояния насекомых и экологических факторов» (Стрельников, 1935б; с. 721).

*6. 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 разно реагируют на действие солнечной радиации, то течение других физиологических процессов также должно быть у них различным» (Стрельников, 1935б; с. 685).

С одной стороны, факторы внешней среды воздействуют на организм животных, и те определенным образом реагируют на это (физиологически, морфологически, поведенчески). С другой стороны, физиологические и морфологические характеристики животного определяют характер реакции организма на воздействие факторов внешней среды. Например, саранчуки разных возрастов по-разному реагируют на свет и температуру.

«Здесь мы подходим к проблеме большого биологического значения – об онтогенетических изменениях во взаимоотношениях организма и среды: растущий организм беспрерывно 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 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).

*7. Различные формы жизнедеятельности (формы поведения, активности, жизненно важных физиологических процессов, динамика стадий жизненного цикла и т. п.) у разных групп животных определяются в значительной степени уровнями температуры тела, а следовательно – и уровнями энергетического баланса.*

Суточная динамика климатических факторов внешней среды и, как ее следствие, температура тела саранчи определяют последовательность проявления различных поведенческих реакций – вертикальных миграций, питания, миграции (Стрельников, 1935б).

«Ведущим фактором в определении поведения является радиация» (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).

*8. Наличие терморегуляции у беспозвоночных.*

В 1930-е гг. Иван Дмитриевич Стрельников начал серьезно изучать температуру тела животных разных групп в естественных условиях. Изначально он исследовал в основном влияние солнечной радиации на температуру тела, уровни теплопродукции у насекомых, эктотермных и эндотермных позвоночных животных. Но в этот начальный период, вслед за многими отечественными физиологами и экофизиологами он не при-

знавал за эктотермными животными способности к терморегуляции.

«Пойкилотермные животные не обладают способами регулирования температуры тела и поддержания ее в узких пределах нескольких градусов, как у гомотермных<sup>[9]</sup>» (Стрельников, 1934; с. 361).

Это отчасти было связано с тем, что поведенческая регуляция температуры тела за счет изменения экспозиции тела различным тепловым факторам к тому времени была изучена слабо. Терморегуляция тем не менее может проявляться не только в форме поддержания физиологическими способами температуры тела в узких пределах, но и в том, что животные выбирают во внешней среде такие условия, которые обеспечивают им адекватную динамику внутренних показателей, температуры тела, наилучшие условия жизнедеятельности. Исследования Ивана Дмитриевича Стрельникова, однако, показали, что фактическая поведенческая регуляция температуры тела у эктотермных животных присутствует. Поэтому, наряду с утверждением И. Д. Стрельникова о том, что беспозвоночные не обладают способами регулирования и поддержания температуры тела в узких пределах (здесь явно имеется в виду физиологическая терморегуляция), читаем в его статьях и другое:

«Среди разнообразных и непрерывно меняющихся экологических условий *Sternodes caspius*<sup>[10]</sup> и другие обитатели пустыни лавируют таким образом, что сохраняют некоторое постоянство наиболее для них благоприятных условий. Прохладно в воздухе – жуки вылезают из песка, питаются, спариваются; жарко или холодно – зарываются в песок, где находят для себя ту же температуру, что была для них в воздухе» (Стрельников, 1934; с. 354).

«...саранча активно перемещается и располагается в таком комплексе микроклиматических условий, который обеспечивает наилучшие условия существования» (Стрельников, 1935б; с. 673).

Другими словами, наличие регуляции температуры поведенческими способами (поведенческой терморегуляции) у беспозвоночных животных Иван Дмитриевич признал.

#### 9. Наличие терморегуляции у рептилий.

Серьезное внимание Иван Дмитриевич уделил и изучению терморегуляции у рептилий, чем, в первую очередь, и привлек наше внимание. Как мы уже упоминали,

еще в начале тридцатых годов Иван Дмитриевич Стрельников не признавал и у них, как пойкилотермных (эктотермных) животных, возможностей регуляции температуры тела (Стрельников, 1934). К сожалению, некоторые физиологи до сих пор отказываются признавать у рептилий наличие терморегуляции. Логическое обоснование такой позиции следующее: поскольку у рептилий температура тела очень сильно зависит от температуры среды, значит терморегуляции у них нет. Такое удручающее 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 (Черлин, 2014, 2016; Коросов, 2008 и мн. др.). Принципиальная некорректность такого утверждения отчасти заключается в том, что эти две группы ученых по-разному понимают 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, терморегуляция в таком понимании априори связывается **исключительно** с физиологическими эффекторными системами 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 уважаемой Комиссией по термальной физиологии при Международном обществе физиологических наук (Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences): «Регулирование температуры<sup>[11]</sup>: поддержание температуры или температур тела в ограниченном диапазоне в условиях переменных внутренних и/или внешних тепловых нагрузок. Регулирование темпера-

туры тела осуществляется в некоторой степени вегетативными или поведенческими средствами» (Glossary..., 2003; р. 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 температур тела у разных групп животных, Иван Дмитриевич Стрельников увидел безусловные признаки терморегуляции у эктотермных животных и, в конечном итоге (уже с середины тридцатых годов), корректно оценил 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° (30–40°), т. е. 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 наибольшая поверхность тела нагревается перпендикулярно падающими на нее лучам 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° и иногда даже более.

В песчаных почвах пустынь теплопроводность очень мала; уже на глубине 5 см температура ниже на 5°, а на глубине 10 см на 15° ниже температуры поверхности почвы, нагреваемой солнечными лучами. Разница может быть до 20–25°. 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. Черномордиков (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 (Townbridge, 1937). Другие виды прячутся в убежища, прекращают свою активность и впадают в спячку, как *Heloderma*, *Gopherus agassizii* (Woodbury and Hardy, 1948) и даже наши обычные ящерицы *Lacerta agilis* и *L. viridis* (Werner, 1891, цит. по Гибе, 1954). Под влиянием высокой температуры у рептилий может наступить настоящее полипное дыхание. Дыхание *Eremias velox* учащается с 32 до 90 и даже до 168 в минуту (Кашкаров и Коровин, 1942). У живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* при подъеме температуры от 16 до 42° дыхание учащалось с 31 до 114 раз в минуту (Herter, 1941, цит. по Гибе, 1954).

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°, *Ph. raddei* 36–37°, у *Agama sanguinolenta* 36–37°, у *Eremias grammii* 34–36°, у черепахи *Testudo horsfieldi* 32–36°. У ночного геккона *Teratoscincus* температура тела была 20–25° (температура почвы 18–20°), у *Eryx tataricus* 22–25° – температура почвы 22–28° (Сергеев, 1939). Либерман и Покровская (1943) указывают на постоянство температуры тела ящерицы *Lacerta agilis* в активном состоянии – 29.3°. Поведенческую терморегуляцию и температуру тела трех видов американских полосатых ужей изучал Карпентер (Carpenter, 1956)» (Стрельников, 1959а; с. 136–137).

«В состоянии покоя рептилии производят так мало тепла, что поднять температуру своего тела выше температуры среды могут лишь крупные животные. Валенсьени (Valencienne, 1841, цит. по Рише) определил, что температура тела питона в местах, которыми он покрывал свои яйца во время насиживания, доходила до 41.5° при температуре окружающего воздуха 20°. Чермак (Chermak, цит. по Рише) находил у ящериц превышение температуры тела над температурой воздуха в 7–8°. По определению Ш. Рише (Richet, 1889), температура тела крокодила и черепах превышала температуру среды на 2–3°. Бенедикт (Benedict, 1932) нашел,

что у питонов во время инкубации ими яиц температура тела достигает в среднем 34° и на 3–5° выше температуры окружающего воздуха. Болдуин (Baldwin, 1925б) нашел, что температура тела черепах была на 1.5–3° выше температуры среды в пределах 20–27° и продолжала оставаться выше при температуре воздуха в 4.5°» (Стрельников, 1959а; с. 129–130).

*10. Древние крупные рептилии 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 временем Кювье и В. О. 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 организма и среды у рептилий в прошлые геологические периоды» (Стрельников, 1959а; 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, 1959а; 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 (обзор у Черлин, 2017). Но, видимо, недостаточен сам логический посыл, благодаря которому у И. Д. 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 И. Д. Стрельников. По ряду важных признаков есть весомые основания предполагать, что некоторые группы этих животных могли быть по физиологии близки к настоящим эндотермным животным. Скорее всего, они по ряду причин приобрели резко повышенный уровень метаболизма (Черлин, 2017), чем как раз отличались по физиологии и от современных, и от остальных древних рептилий. Но группы с такой физиологией не дали начало истинным теплокровным животным, которые появились на Земле намного раньше (Черлин, 2017).

*11. Регуляция температуры тела, по крайней мере у позвоночных животных, является произвольным, своего рода «осознанным» действием.*

«Терморегуляция изменением поведения является проявлением мозговой, высшей нервной деятельности. И. П. Павлов отождествил понятие высшей нервной деятельности и поведения. Физиологи часто ищут центр терморегуляции в некоторых отделах мозга. Терморегуляция изменением поведения, избирательной способностью в нахождении в разных местах и в разное время наилучших тепловых условий является проявлением, функцией не какого-либо отдела всего мозга, по преимуществу больших полушарий. Этот тип экологической терморегуляции свойствен многим группам наземных позвоночных (Стрельников, 1935, 1955). Поведение как фактор в терморегуляции имел и имеет большое значение в эволюции животных» (Стрельников, 1959а; с. 136).

Увы, в дальнейшем исследования ученых доказали ошибочность такой точки зрения. Центр терморегуляции в головном мозге имеется, располагается он в гипоталамусе и является основным рефлекторным центром регуляции температуры тела.

*12. Новшества в термобиологии рептилий.*

Отдельно хочется сказать об изучении И. Д. Стрельниковым термобиологии рептилий, т. е. темы, которой занимались и мы, только намного позже.

Важно, что Иван Дмитриевич обращает внимание именно на температуру тела жи-

вотных. Дело в том, что примерно вплоть до середины 1940-х гг. (а временами и позже) большинство исследователей, изучая связь жизнедеятельности рептилий с температурными условиями и пытаясь определить их температурные предпочтения, обращали внимание прежде всего на температуры среды. И даже в термоградиент-приборах изучали «термотактильный» оптимум, т. е. предпочитаемую температуру почвы (Herter, 1941; Щербак, 1974, 1989; Морев, 1980 и др.). Но И. Д. Стрельников, вслед за А. М. Сергеевым (Сергеев, 1939), на статью которого он уже ссылается, понял значение именно температуры **тела** в биологии животных.

Кроме того, И. Д. Стрельников изучал температуру тела животных «в состоянии активной жизни». Очень важно, что он обратил внимание на то, что температуру тела надо измерять именно «в состоянии активной жизни». Хотя он специально не определил термин «составление активной жизни», но одно только то, что он выделил это состояние, позволяет отождествить это явление в его понимании с «составлением полной активности» *sensu* Либерман и Покровская (Либерман, Покровская, 1943; Cowles, Bogert, 1944; Черлин, 2013, 2014 и др.). А именно состояние полной активности (или «активной жизни» *sensu* Стрельникова) является очень важным и даже ключевым понятием в экологии, термофизиологии и других научных направлениях, по крайней мере касающихся рептилий (Черлин, 2014; Cherlin, 2015a, b).

13. Разработаны специфический методологический подход и методики исследований по экологии животных, основанные на выявлении причинно-следственных связей в экологических проявлениях отдельных видов животных, т. е. механизмы, влияющие и регулирующие их поведение, фазы и формы активности, суточную и сезонную активности и сезонные физиологические ритмы и биотопическое распределение.

Ивана Дмитриевича Стрельникова интересовали не просто описания жизни животных, но, что важно, **причины** того, почему животные живут именно так, **механизмы** регуляции и становления жизненных процессов. И здесь, конечно, особый интерес вызывают его публикации о влиянии света, солнечного излучения и температурных факторов среды на температуру тела, физиологию и образ жизни разных животных – насекомых и всех классов наземных позвоночных. Его опыты, проведенные непосредственно в местах

обитания животных, показали, каким образом солнечное тепловое излучение влияет на температуру тела и экологию всех этих животных, как оно отражается и регулирует всю их жизнедеятельность, суточную и сезонную структуру пространственно-временной активности, биотопическое распределение, поведение, «подстройку» к конкретному состоянию погодных и климатических условий в окружающей среде и т. п. Это безусловно был инновационный подход (он и до сих пор остается инновационным).

Исследования И. Д. Стрельникова отличались конкретностью постановки задач, корректностью методики исследования и дальнейшей экологической интерпретацией полученных материалов, основанной на глубоком знании и понимании образа жизни этих животных.

Особое значение он придавал эксперименту.

Замечательная, новаторская, в полном смысле инновационная логика его исследований была следующей. Он изучал влияние факторов внешней среды на разные физиологические отправления, функции животных. В основном его интересовало влияние света (солнечной радиации) и внешней температуры на температуру тела, через это – на интенсивность физиологических процессов, теплопродукцию, морфологические реакции (изменение цвета) и др. Затем он рассматривал тонкие связи и влияние возникшего под воздействием внешних факторов физиологического состояния, регуляторного поведения, других реакций, а также видо-специфичных физиологических ограничений на поведение животных, их экологию, связи с биоценозом и т. п. В результате получали свое логическое объяснение и даже объективное, количественное выражение различные стороны экологии животных (в первую очередь насекомых) – их поведение в среде, пространственно-временная структура суточной и сезонной активности, биотопическое размещение и географическое распределение, отдельные фазы жизненного цикла (питание, режимы роста и развития, миграции, и т. п.).

Поражает колossalный объем работы, который производила исследовательская группа И. Д. Стрельникова в сложнейших полевых условиях. Так, в высокогорьях Эльбруса (2200–5300 м над у. м.) ими было подробно исследовано (проведено множество отдельных опытов) 7 видов бабочек, 11 видов мух, 2 вида жуков и 6 видов прямокрылых.

В целом же Иван Дмитриевич Стрельников произвел более 30 тысяч измерений температуры тела у прямокрылых, сетчатокрылых, клопов, жуков, бабочек, мух, перепончатокрылых, рептилий – змей и ящериц, наземных моллюсков, грызунов.

В качестве примера мы приведем здесь только перечень тем (часть оглавления) из статьи И. Д. Стрельникова (1935б), в которой было подробно описано его экспериментальное исследование биологии перелетной саранчи:

Повышение температуры тела под действием солнечной радиации

Влияние угла падения солнечных лучей на температуру тела саранчи

Влияние частичного освещения тела на температуру саранчуков

Ориентация саранчи по отношению к лучистой энергии

Облачность как экологический фактор

Действие ветра на температуру тела саранчуков

Действие солнечной радиации и ветра в разных условиях микрорельефа

Значение окраски в температурном режиме саранчи (к вопросу о теории фаз)

Влияние окраски на температуру личинок саранчи разных возрастов

Окраска и удельный вес саранчуков разных цветовых aberrаций

Количество воздуха в теле саранчуков разных цветовых aberrаций

Значение воздушных мешков в температурном режиме саранчи

Аэростатические значение воздухоносной системы саранчи

Водный обмен у саранчи

Суточной ход температуры тела и явлений поведения саранчуков

Температура тела саранчи ночью

Температура тела саранчуков во время странствования

Климатические и микроклиматические факторы и поведение саранчи

Голод и жажда как факторы миграции

Об условиях химической борьбы с саранчой

При этом каждая тема статьи раскрывается серией прекрасно, корректно спланированных полевых опытов, проведенных в плавнях реки Терек.

Иван Дмитриевич не просто описывал, он своими работами вскрывал **механизмы** взаимодействия животных с окружающей средой. Это ли не есть истинная экология?! А умение видеть в частном общее – это ли не есть признак большого ученого?

*14. Разработанные новые методы исследований, раскрывающие механизмы влияния факторов внешней среды, способов регуляции ими теплового баланса тела и внутренних потребностей организма на экологию животных, позволяют понять некоторые важные механизмы влияния на их географическое распространение (на зоогеографию).*

«Описательная и историческая зоогеография в стремлении понять основные факторы распространения животных положила начало развитию экологической зоогеографии (Даль, Р. Гессе, В. Гептнер, и др.).

Потребность в анализе причинных связей организмов со средой привела к необходимости внедрения физиологических исследований в описательную экологию и зоогеографию. В литературе поставлен вопрос об экспериментальной и генетической зоогеографии (Пикте)» (Стрельников, 1957; с. 138).

«Теплопродукция при полете и под действием солнечной радиации у перепончатокрылых имеет большое значение для понимания географического распространения их. Температура тела пчел и шмелей повышается при полете на 10–12°, под действием солнечной радиации на 13–15° выше температуры среды (Strelnikov, 1931; Стрельников, 1934)» (Стрельников, 1935а; с. 252).

«Бражники могут активно регулировать температуру своего тела, а вместе с тем и регулировать свои отношения с окружающей средой.

На Эльбрусе летающих бражников я видел лишь в дневные часы. В местах обитания с более высокой температурой воздуха, в Крыму и в Азербайджане, я наблюдал полеты бражников по преимуществу в вечерние часы перед заходом солнца, а также в ранние утренние часы после восхода солнца. Объясняется это, видимо, тем, что благодаря большой теплопродукции возможно перегревание в те часы суток, когда температура воздуха является высокой: 20–30° и больше. Теплоотдача при этих условиях очень невелика; бражники предпочитают поэтому те часы суток, когда температура воздуха невелика, когда продуцируемое бабочкой тепло отдается окружающей среде

путем лучеиспускания и конвекции. Время активности бабочек определяется, таким образом, соотношением между теплопродукцией организма и комплексом окружающих экологических факторов. Судя по моим определениям как в Крыму, Азербайджане, так и на Эльбрусе на высоте 3300 м обычно температура тела равна 35–40°. Надо полагать, что эта температура является наиболее благоприятной для течения физиологических процессов. Меняя свое отношение к окружающей среде, выбирая для своей активности время дня с наиболее благоприятным для теплового обмена комплексом экологических условий, бражники обнаруживают высокую степень приспособляемости. Эта приспособляемость заключается не только в выборе определенного времени в течение суток для полета, питания и прочих активных жизненных отправлений, но и в выборе места в пространстве и возможных областей обитания. Теплопродукция при движении и под действием солнечной радиации дает возможность бражникам распространить область своего обитания на большие высоты в горах до 3000–3500 м, где они могут быть активными при невысокой температуре воздуха. Но там, на этих высотах в горах, бражники активны в наиболее теплые часы дня, когда теплоотдача является сравнительно меньшей и когда к теплоте, образуемой при движении, может прибавляться тепло, возникающее в организме под действием солнечной радиации. Таким образом географическое распространение и распространение по различным высотам в горах является для бражников в значительной мере функцией теплопродукции и теплового обмена организма с окружающей средой» (Стрельников, 1940а; с. 389–390).

«Большая теплопродукция шмелей приводит к значительному превышению температуры их тела над температурой среды. Если шмели могут поднять температуру своего тела на 20–30° выше температуры среды, то тем самым они не находятся в прямой зависимости от температуры воздуха. При низкой температуре воздуха в результате теплопродукции температура шмелей может достигнуть до 30–40°, т. е. до нормальной и оптимальной для их деятельности температуры. При высокой температуре воздуха (20–30°) 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, 1940г; с. 404).

«Теплый климат является неблагоприятным для шмелей; их жизнедеятельность является наибольшей при относительно низких температурах окружающей среды, когда устанавливается подвижное равновесие между теплопродукцией и теплоотдачей, в результате чего поддерживается температура тела около 35–40°. Тепловой обмен у шмелей является фактором, определяющим их географическое распространение. В южных широтах шмели либо мало, либо они отсутствуют совсем. В тропиках шмели живут на горах, будучи окружены, по-видимому, необитаемыми для них равнинами (Скориков, 1922)» (Стрельников, 1940г; с. 404).

«Таким образом внутреннее физиологическое состояние организма, возникающее в результате теплопродукции во время полета и при движениях, создает определенный режим теплового обмена со средой. В зависимости от температуры среды находится и состояние внутренней среды в организме шмелей; последняя определяет активность шмелей и их географическое распространение.

В данном случае мы видим пользу экспериментально-экологического анализа не только для понимания поведения, но и для понимания географического распространения насекомых» (Стрельников, 1940г; с. 405).

«...4. В географическом распространении животных немалое значение имеют морфологические и физиологические особенности нервной системы. Энергия обмена веществ, определяемая величиной теплопродукции, находится во взаимосвязи с величиной мозга по отношению к величине тела (по исследованиям на грызунах и некоторых птицах). Величина же и особенности строения мозга обусловливаются образом жизни животных в разных географических условиях. Например, лазающий образ жизни некоторых лесных птиц и млекопитающих, с двигательной активностью в трех измерениях пространства, связан с относительно большей, чем у близко родственных видов, величиной и сложностью строения мозга, а также со сложностью проявлений высшей нервной деятельности.

1. Чем меньше размеры животных, тем больше относительная величина мозга и теплопродукции, тем больше связь со

средой в различных географических условиях и тем больше вероятность воздействия среды на организмы, вероятность изменчивости животных и видообразования» (Стрельников, 1957б; с. 139).

*15. Разработаны и на практике применены новые научные направления – экспериментальная экология, физиологическая экология.*

Как мы уже отмечали, И. Д. Стрельникова интересовало изучение механизмов связи физиологии и экологии животных.

В пункте 13 данного перечня мы привели цитаты И. Д. Стрельникова о его отношении и понимании важнейшего значения эксперимента в исследованиях по экологии животных.

Более или менее эпизодические исследования, связанные с изучением влияния разных внешних климатических факторов на физиологические процессы и реакции разных групп животных, опубликованные до 1930 г., можно обнаружить еще с конца XIX в. Отдельные работы проводились на насекомых (Бахметьев, 1898; Bachmetiev, 1899, 1901, 1907; Зенякин, 1917; Поспелов, 1926; Сахаров, 1928 и др.), а при изучении рептилий чаще всего это было исследование термальной выносливости или регуляторных реакций (Weese, 1917, 1919; Hall, 1922; Buxton, 1923; Baldwin, 1925а, б; Krüger, 1929 и др.). Хотя все это можно отнести в большей степени либо к чистой физиологии, либо к экологической физиологии.

Все приведенные выше материалы показывают «пользу экспериментально-экологического анализа не только для понимания поведения, но и для понимания географического распространения насекомых» (Стрельников, 1940г; с. 405).

Разработанный Иваном Дмитриевичем Стрельниковым специфический и инновационный подход к изучению экологии разных групп животных назван им самим «экспериментальной экологией». Значение этого нового научного направления очень велико, и, видимо, именно понимание его особого значения привело к тому, что Иван Дмитриевич в 1934 г. был приглашен в Зоологический институт АН СССР для создания лаборатории экологии, в которой как раз и был применен этот новый метод.

Таким образом, можно констатировать, что Иван Дмитриевич Стрельников стал основателем нового научного направления – **экспериментальной экологии животных**.

«Наблюдательная экология собирает очень ценный материал. Но такой материал еще не создает научных обобщений, приобретающих характер закономерностей. Только тогда, когда путем тщательного анализа установлены взаимодействия между экологическими факторами и реакциями организма на эти факторы, когда установлены закономерности в связях и течении процессов, только тогда получается материал для создания экологии как науки. Для анализа наблюдаемых явлений необходимо применять экспериментально-экологические методы» (Стрельников, 1933; с. 72).

Но это еще не все новые направления, которые открыл Иван Дмитриевич.

В российской научной традиции, начавшейся еще в XIX в. и продолжавшейся в СССР, было принято считать отдельными науками физиологию, экологию и направление, которое находится на их стыке – экологическую физиологию. **Экологическая физиология** – раздел физиологии, изучающий физиологические реакции, ответы организма животных на воздействие различных факторов внешней среды, их сочетаний, 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, фазы лунного и приливного ритмов и т. п.; физиологическая экология раскрывает механизмы физиологических адаптаций. Упрощенно говоря, экологическая физиология изучает влияние экологических факторов на физиологию животных, физиологические ответы организма на воздействие внешних факторов.

В западной традиции во многих публикациях используется другой подход и термин – *physiological ecology*, т. е. физиологическая экология. **Физиологическая экология** – раздел экологии, который изучает динамическое взаимодействие разных сторон физиологии организмов с условиями внешней среды и влияние этого взаимодействия на их образ жизни, поведение, на пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности, успех протекания сезонных физиологических циклов, на биотическое размещение, частично – на поведенческие и прочие адаптации к условиям среды, на другие стороны их экологии, на географическое распространение. Упрощенно говоря, физиологическая экология изучает влия-

ние взаимодействия внешних факторов и физиологии животных организмов на их образ жизни и экологию, т. е. каким образом экология животных формируется в ответ на комплексное воздействие внутренних и внешних факторов-требований.

Различия между этими двумя научными направлениями достаточно существенные, несмотря на то что оба они находятся на границе экологии и физиологии.

Несмотря на то, что термин «*physiological ecology*» широко применяется в западной литературе, что там имеется довольно много публикаций в этом направлении, таких комплексных работ с хорошим научным и прикладным выходом, какие делал еще в тридцатые-пятидесятые годы XX в. Иван Дмитриевич Стрельников, мы почти не встречаем. Несмотря на то, что сам учёный не называл это направление «физиологической экологией», значение его работ от этого не уменьшается. Безусловно, Иван Дмитриевич Стрельников должен считаться основоположником физиологической экологии как науки. Первая его работа в направлении изучения влияния солнечной радиации на экологию насекомых была опубликована еще в 1931 г. (Strelnikov, 1931).

На биологических и других факультетах некоторых отечественных вузов введены учебные курсы физиологической экологии. Мы посмотрели некоторые их программы и, к сожалению, вынуждены констатировать, что все они – калька с курсов экологической физиологии, только название курса «Экологическая физиология» зачем-то заменено на «Физиологическая экология». Это печально, что до сих пор даже сами биологи не распознали важность физиологической экологии как самостоятельного, перспективного научного направления, самостоятельной науки.

С удовлетворением хочется отметить, что только теперь, работая над этой статьей и познакомившись внимательно с публикациями И. Д. Стрельникова не «вразброс», как раньше, а «отдельным, целым пакетом», мы поняли, что самостоятельно, автономно, на основе собственных научных исследований термобиологии рептилий, пришли к изучению именно физиологической экологии, родоначальником которой, по нашему мнению, безусловно должен считаться Иван Дмитриевич Стрельников. К этому же направлению своим путем пришел и профессор Андрей Викторович Коросов, проделавший замечательную работу по анализу различных сторон жизни обыкновенной гадю-

ки (*Vipera berus*) в специфических северных условиях. Частью его работы было изучение механизмов формирования разных сторон экологии этой змеи, проведенное как в природных, так и в лабораторных условиях с привлечением специальных экспериментов (Коросов, 2008, 2010 и др.).

#### 16. Прикладные аспекты экологических исследований И. Д. Стрельникова.

Особо хочется отметить значение работ Ивана Дмитриевича Стрельникова в прикладных областях. Прежде всего это касалось противодействия вредителям в сельском хозяйстве (насекомых, грызунов).

На насекомых его работы выявляли механизмы связи поведенческих и физиологических аспектов жизнедеятельности этих животных с динамикой климатических факторов среды, что дало возможность не только предвидеть сроки и динамику массового размножения, нагула, лёта, массовых всплесков численности, миграции и гибели отдельных видов насекомых, но также разрабатывать эффективные меры борьбы с ними, используя для воздействия на них наиболее чувствительные, восприимчивые и удобные для этого периоды. Именно поэтому Иван Дмитриевич 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 по специальному обращению ВИЗРа он проделал большую исследовательскую работу с одним из наиболее вредоносных насекомых – перелетной саранчой (*Locusta migratoria*).

«...Солнечная радиация является главнейшим из факторов, определяющих поведение саранчи, ее вертикальные миграции на растительности и странствования. Знание действия фактора оказалось важным при выработке практических мероприятий по борьбе с саранчой, когда необходимо знать время суток, условия и способы применения средств борьбы» (Стрельников, 1934; с. 316).

Также очень важным были и исследования И. Д. Стрельникова, касающиеся грызунов – сельскохозяйственных вредителей. Основным объектом его изучения среди мышевидных грызунов была в первую очередь обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*). О назначении исследований грызунов И. Д. Стрельников писал: «Основной задачей наших исследований является изучение роли климатических и микроклиматических фак-

торов в явлениях гибели грызунов и их размножения» (Стрельников, 1940; с. 276)

Исследования И. Д. Стрельникова показали очень много нового, интересного и важного. Он исследовал динамику температуры тела полевок в разных условиях: в норах и на поверхности, при различных температурах и относительной влажности воздуха, при разной скорости ветра, напряжении солнечной радиации, в разных условиях увлажнения почвы в норах, на разных стадиях онтогенетического развития и т. п.

И. Д. Стрельников показал, что, оказывается («оказывается» для 1933 г.), новорожденные полевки вообще практически не в состоянии поддерживать температуру своего тела. Температура у них часто соответствует температуре в норе и повышается только при соприкосновении с матерью. У молодых и даже взрослых полевок температура тела сильно колеблется: «...температура тела мышевидных грызунов в природных условиях подвергается значительным колебаниям – от 23 до 42.4°. Это показывает, что температура тела грызунов не является постоянной, а подвержена большим изменениям под влиянием экологических факторов» (Стрельников, 1940; с. 285). Поэтому молодых полевок Иван Дмитриевич называл животными пойкилтермными.

Когда мать малышей оставляет их, чтобы поесть или по каким-то другим надобностям, температура тела мышат может сильно упасть, иногда до температуры тела около их биологического нуля [12] или даже ниже. Биологическим нулем для первых дней жизни полевок И. Д. Стрельников определил температуру тела около 9–10°. При температуре ниже биологического нуля молодые полевки впадают в состояние анабиоза. Температура тела при этом равна температуре среды. «Длительность пребывания молодых животных при биологическом нуле с возрастом постепенно уменьшается» (Стрельников, 1940; с. 278). В это время молоденькие полевки способны выдерживать сильное понижение и повышение температуры тела: «Молодые полевки, параллельно с их стойкостью по отношению к низким температурам, обладают стойкостью и по отношению к высоким температурам» (Стрельников, 1940; с. 278). «Стойкость к высоким и низким температурам параллельна амплитуде возможных колебаний температуры тела» (Стрельников, 1940; с. 278). У новорожденных колебания температуры тела возможны в пределах 4–48.7°.

При большой влажности (сырости) материала нор шкурка грызунов намокает, и это кардинально увеличивает их теплоотдачу, способствует мощному охлаждению.

«В сырых влажных гнездах при непосредственном соприкосновении полевок с материалом гнезда, теплоотдача настолько увеличивается, что наступает понижение температуры тела» (Стрельников, 1940; с. 284).

«В более влажных гнездах полевки чаще всего имели пониженную температуру тела с колебаниями от 27 до 32–33°... В более сухих гнездах температура тела полевок в период моих определений колебалась от 33 до 38°» (Стрельников, 1940; с. 285).

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

Однако и повышение температуры в норе также может пагубно сказываться на биологии грызунов: высокие температуры тела в условиях эксперимента приводят к дегенерации семенников у мышей (Steve H., 1923).

«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 приспособиться 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, 1940; с. 269).

«Введенный мною метод анализа экологических, климатических и микроклиматических факторов и условий питания и морфофункциональный анализ свойств орга-

низма 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, 1940; с. 286).

«Массовая гибель мышевидных грызунов при резких нарушениях теплообмена под действием климатических и микроклиматических факторов» (Стрельников, 1940; с. 289).

«Причиной гибели грызунов очень часто является нарушение теплового баланса под влиянием большой влажности, смачивания, особенно в сочетании с низкими температурами» (Стрельников, 1940; 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 normally 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, 1940; с. 276–277).

«В соответствии с морфофизиологическими свойствами и ходом теплообмена грызунов находится их распределение по биотопам и географическое распространение» (Стрельников, 1940; 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 меньше опасность перегревания – копны, сады и пр.» (Стрельников, 1940; с. 294).

Таким образом, исследования биологии насекомых, грызунов, проводимые в соответствие с физиолого-экологическими приемами, разработанными и опробованными

И. Д. 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, время течения жизненных форм и фаз развития, 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.

«Наблюдательная экология собирает очень ценный материал. Но такой материал еще не создает научных обобщений, прирабатывающих характер закономерностей. Только тогда, когда путем тщательного анализа установлены взаимодействия между экологическими факторами и реакциями организма на эти факторы, когда установлены закономерности в связях и течении процессов, только тогда получается материал для создания экологии как науки. Для анализа наблюдаемых явлений необходимо применять экспериментально-экологические методы» (Стрельников, 1933; с. 72).

Однако при должном развитии этого направления исследования, этой науки прикладное значение могло бы оказаться намного шире, чем сейчас.

«...Разрешая в новом свете ряд основных проблем теоретической биологии, экология становится основой прикладного применения зоологии в борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства, в охотниччьем хозяйстве и звероводстве, в животноводстве, рыбоводстве и рыболовстве...» (Стрельников, 1934; с. 313).

В данной цитате слово «экология» используется И. Д. Стрельниковым в качестве описания его направления исследований, то есть имеются в виду его экспериментальная экология и физиологическая экология.

И это истинная правда. Используя в наших работах физиолого-экологические методы исследований на рептилиях, мы показали, как такие исследования приносят кроме чисто теоретических еще и практические плоды. Так, нам удалось выделить у разных видов пресмыкающихся комплекс неизменных, видоспецифичных, физиологических, поведенческих и прочих характеристик, которые мы объединили в физиолого-экологическую матрицу вида – ФЭМ (Черлин, 2014). Практическое применение ФЭМ

может быть связано с тем, что появилась возможность а) «просчитывать» перспективы сохранения и расселения естественных популяций редких, исчезающих и других видов рептилий, б) определять научно обоснованный комплекс условий, необходимый для коренного улучшения содержания и разведения рептилий в неволе в зоопарках и для других общественных, образовательных, воспитательных, экспозиционных, коммерческих и др. нужд, для создания на научной основе искусственных популяций редких и исчезающих, коммерчески ценных видов и т. п. Такой подход дает возможность применить полученные результаты при разработке мер охраны и сохранения видов рептилий, находящихся в угрожаемом состоянии. Это же дает возможность существенно улучшить научную, техническую и технологическую базу при содержании рептилий в неволе для различных целей: при создании питомников ядовитых змей, редких и исчезающих видов, для экспозиционных, просветительских и коммерческих целей.

Возможно, что дальнейшие физиолого-экологические исследования позволят применить полученные материалы в хозяйственных, природоохранных и других целях и на других группах животных (например, на земноводных, рыбах и др.).

Здесь наиболее важно то, что открытый Иваном Дмитриевичем Стрельниковым методический подход к исследованиям биологии животных сулит еще много важных, интересных и полезных плодов.

\*\*\*

Заканчивая раздел об экологических исследованиях Ивана Дмитриевича Стрельникова, хочется привести три цитаты.

В официальном сообщении непременно го секретаря Академии наук от 31/XII-1935 г. за № 62-3323 о присуждении ему степени доктора зоологии без защиты диссертации в качестве обоснования написано следующее: «...за выдающиеся научные труды в области экологии и сравнительной физиологии разнообразных типов животного мира, имеющие большое теоретическое и прикладное значение» (Стрельникова и др., 2017; с. 91).

В отзыве академика Алексея Алексеевича Ухтомского на научные работы И. Д. Стрельникова читаем: «Я полагаю, что, опираясь на одни лишь эколого-физиологические достижения Стрельникова, было бы правомочно и целесообразно применить к нему правительенную доктрину о присуждении учё-

ной степени доктора биологических наук без защиты специальной диссертации на основании совокупности его научных работ» (Стрельникова и др., 2017; с. 92).

А в отзыве старшего зоолога АН, профессора Николая Яковлевича Кузнецова написано: «Считая, что столь значительная сумма работ И. Д. Стрельникова и достигнутые им в них результаты выдвигают И. Д., прежде всего, как эколога на одно из первых мест в Союзе, я беру на себя смелость выставить перед Советом ЗИН предложение о присуждении ему степени доктора зоологии *honoris causa* – без защиты диссертации» (Стрельникова и др., 2017; с. 95).

### **Изучение анатомо-морфологических и анатомо-физиологических закономерностей в эволюции**

Кроме работ по экологии, Иван Дмитриевич Стрельников провел гигантскую (другие эпитеты здесь просто неуместны) анатомо-физиологическую исследовательскую работу по изучению аллометрических закономерностей между величиной (весом) тела, величиной мозга и отдельных его частей, различных органов, интенсивностью разных функций (частотой сердечных сокращений, уровнем метаболизма, теплопродукции и др.), числом видов в родах и семействах, образом жизни и поведения животных. Исследования были проведены на большом числе рыб, амфибий и рептилий, на представителях практически всех семейств млекопитающих и птиц, огромного числа родов и видов, не только на позвоночных, но и на беспозвоночных животных. Для обобщений были привлечены и собственные данные, и все доступные в литературе материалы на этот счет. Объем работы просто ошеломляющий! Его результаты сведены в монографии (Стрельников, 1970а) и в ряде статей (Стрельников, 1953, 1955, 1956, 1958, 1959а, б, 1961, 1962, 1963, 1964а, б, 1966, 1967, 1968, 1970б, 1973, 1977; Стрельников и др., 1954, 1957, 1970; Дружелюбова и др., 1960).

Выполненная И. Д. Стрельниковым анатомо-физиологическая работа вывела целый ряд важных общих закономерностей. Она представляет огромный научный интерес и дает возможность анализировать материал для решения многочисленных биологических задач и проблем.

В целом анализ зависимостей между величиной тела, величиной мозга и энергией жизнедеятельности (двигательной активностью и другими функциями – пульсом,

нервными реакциями, энергией обменных процессов и др.) показал следующие закономерности: с уменьшением массы тела все эти показатели увеличиваются и соответственно увеличивается число родов и видов в семействах. Таким образом, родов и видов как в пределах класса, так и в пределах отрядов тем больше, чем меньше величина тела и чем больше энергия физиологических процессов, и наоборот, с увеличением массы тела относительный вес мозга уменьшается и одновременно уменьшается число родов и видов. Интересно, что эти закономерности универсальны, они проявляются параллельно практически во всех группах беспозвоночных и позвоночных животных.

«...Этот метод сопоставляет не абсолютные величины функций, а соотношения внутри каждой функции в ряду животных многих видов разного веса тела и в различных функциях организмов многих видов одинакового веса» (Стрельников, 1973; с. 319).

Иван Дмитриевич анализирует и определенные качественные особенности этих закономерностей. Так, в связи с увеличением размеров тела позвоночных значительно усиливается нагрузка на опорно-двигательный аппарат, изменяется функциональная нагрузка на другие органы, и поэтому изменяется их «удельный вес» в организме в целом.

«В эволюции отрядов млекопитающих, в связи с увеличением размеров (веса) в филогенетических ветвях, происходит перестройка не только соотношений веса органов движения и внутренних органов, но и их анатомического и гистологического строения» (Стрельников, 1973; с. 330).

Кроме того, серьезное значение Иван Дмитриевич уделял функциональному значению мозга в разных условиях существования и, в соответствии с этим – его относительному весу, степени развития и относительным размерам отдельных его частей в связи с их функциональной нагрузкой у животных с определенным типом поведения в среде и сложностью нервной деятельности. У животных с преимущественным восприятием зрительной информации наиболее развиты те части мозга, которые ответственны за это; то же относится к обонянию, запахам. Активное использование многомерности среды обитания и сложности передвижения в ней способствует, прежде всего, развитию и увеличению размеров мозжечка и т. д.

«Величина мозга взаимосвязана в своем развитии не только с весом тела, но и со

сложностью двигательной активности и поведения (высшей нервной деятельности)» (Стрельников, 1973; с. 325).

«В географическом распространении животных немалое значение имеют морфологические и физиологические особенности нервной системы. Энергия обмена веществ, определяемая величиной теплопродукции, находится во взаимосвязи с величиной мозга по отношению к величине тела (по исследованиям на грызунах и некоторых птицах). Величина же и особенности строения мозга обусловливаются образом жизни животных в разных географических условиях. Например, лазающий образ жизни некоторых лесных птиц и млекопитающих, с двигательной активностью в трех измерениях пространства, связан с относительно большей, чем у близко родственных видов, величиной и сложностью строения мозга, а также со сложностью проявлений высшей нервной деятельности» (Стрельников, 1957б; с. 139).

«На основе установленных закономерностей соотношений свойств и функций с весом тела (Стрельников, 1970, 1970а) можно определять по весу тела свойства и функции, а по функциям и по весу мозга – величину (вес) тела. У млекопитающих по весу тела можно по линиям средних величин на рисунках с приблизительной точностью определить: а) вес мозга животных некоторых отрядов...; б) вес мозга в процентах от веса тела и теплопродукцию в калориях...; в) соотношение веса мозга с весом тела в онтогенезе представителей разных отрядов...; г) густоту нейронов в коре мозга, мозговое кровообращение и потребление кислорода мозгом в различные годы жизни человека...; д) пульсацию сердца в минуту...; е) число родов и видов в весовых группах сумчатых...; ж) вес мозга и число родов и видов насекомоядных...; з) то же у рукокрылых...; и) вес в миллиграммах мозга... мозжечка... глаз... и обонятельных долей мозга... у некоторых видов грызунов; к) взаимосвязь веса тела, мозга и числа родов и видов в отряде грызунов...; л) вес мозга в онтогенезе некоторых ластоногих и наземных хищных...; м) соотношение веса мозга и числа родов и видов отряда хищных...; н) отношение высших центров мозга (неопалиум, обонятельные доли, мозжечок) к стволу мозга у приматов..., у грызунов, хищных и парнопалых... и разных отрядов млекопитающих...; о) соотношение величины мозга и тела с числом родов и видов млекопитающих...» (Стрельников, 1973; с. 317–318).

С этой точки зрения Иван Дмитриевич проанализировал почти все семейства млекопитающих и птиц, а также рыб, амфибий и рептилий. Принципиальный подход к такому типу анализа довольно интересен. Только, по нашему мнению, здесь произошла некоторая «смена логической последовательности». Дело в том, что объективно и достоверно оценить степень сложности среды обитания и передвижения в ней практически невозможно. Ее практически невозможно выразить в каких-то цифрах или формулах, как это любил делать сам Иван Дмитриевич. Нам кажется, что эта оценка оказывается слишком субъективной, и большое влияние на нее оказывает как раз заведомо известный конечный результат – уже известная разница в относительных размерах мозга. Ученый не может предсказать, что в данных условиях среды обитания мозг животного должен быть сравнительно большим. Он только объясняет, почему в данных условиях мозг животного больше, чем в других условиях. Это, конечно, хорошо, что такое объяснение находится, но субъективизм такого подхода, увы, слишком велик.

Чрезвычайно интересно то, что И. Д. Стрельников свел в своих публикациях все результаты по разным группам животных и по весу их тела в таблицы. Полученные цифры относительных, расчетных показателей разместились в ячейках таблиц. В таблицах были и пустые ячейки, в которых могли оказаться группы животных, по каким-то причинам еще науке (зоологии или палеонтологии) неизвестные. Такая ситуация была похожа на периодическую систему Менделеева. И сам Стрельников назвал ее «периодической системой».

«Периодическая система распределения числа родов, видов и функций их представителей по весовым группам во всех отрядах млекопитающих... дает возможность по весу тела определить по вышеуказанным рисункам и таблицам теплопродукцию в калориях, частоту пульсации сердца как современных, так и вымерших животных, если удается воссоздать примерные размеры и вес их, как это сделано для динозавров (Colbert, 1962) и для птиц (Amadon, 1947). В перекрестке горизонтальных строк отрядов и вертикальных столбцов размерных групп находят клетку, куда следует поместить живущего или ископаемого представителя отряда с соответственным весом тела; по вышеуказанным рисункам можно определить теплопродукцию в калориях, частоту сокращений сердца

и относительный вес мозга в процентах от веса тела (Стрельников, 1970, с. 159–161).

«Периодическая система отражает зависимость свойств и функций представителей видов в разных отрядах животных и массы (веса) их тела» (Стрельников, 1973; с. 318).

«К тому, что начал Ж. Кювье и продолжил В. О. Ковалевский, – восстановление на основе закона корреляции по отдельным kostям скелета целого животного, – мы можем добавить теперь возможность определить величину мозга и энергию основных физиологических процессов в организме: теплопродукцию и частоту пульсации сердца» (Стрельников, 1973; с. 317–318).

Так или иначе, со всеми своими безусловными достоинствами и некоторыми недостатками, но эти исследования представляют большой общебиологический интерес. В том числе и потому, что Иван Дмитриевич Стрельников проанализировал и рассмотрел результаты своих работ через призму эволюционного процесса.

Основной исходный посыл, который заключен в подходе Ивана Дмитриевича к проблемам эволюции (виdeoобразования) в связи с выявленными им анатомо-физиологическими закономерностями, был следующим: «...Чем меньше размеры животных, тем большее относительная величина мозга и теплопродукции, тем больше связь со средой в различных географических условиях и тем больше вероятность воздействия среды на организмы, вероятность изменчивости животных и видеообразования» (Стрельников, 1957б, с. 139).

Эту мысль он выразил в законе взаимосвязи видеообразования животных с величиной (весом) тела, мозга и энергией физиологических процессов.

«**Вideoобразование животных есть функция величины (веса) тела и всего взаимосвязанного с весом комплекса анатомо-физиологических свойств и процессов, в том числе и генетических, как в настоящее время, так и геологической истории животного мира**[\[13\]](#). Это обобщение ввиду своей всеобщности в мире животных, позвоночных и беспозвоночных может быть названо **законом взаимосвязи видеообразования животных с величиной (весом) тела, мозга и энергией физиологических процессов**<sup>12</sup>» (Стрельников, 1973; с. 317).

«Videoобразование, характеризуемое числом родов и видов в размерных группах, и взаимосвязанные с ним относительный вес мозга, теплопродукция в калориях, частота

пульсации сердца, а у птиц – частота взмахов крыльями в полете эволюционируют у млекопитающих и птиц в связи и по отношению к увеличивающимся размерам (весу) тела по закону гиперболы...» (Стрельников, 1973; с. 330).

Работа И. Д. Стрельникова является первым опытом точного количественного анализа взаимосвязи морфологических и физиологических свойств животных с их видообразованием и в отечественной, и в мировой литературе.

«Стрельников приходит к наиболее полной и обоснованной формулировке закона взаимосвязи видообразования позвоночных с величиной (весом) их тела и мозга, а также с энергией их физиологических процессов. Наконец, дается формулировка соотношения между законом видообразования и законом эволюции. При этом обращено внимание на поразительный параллелизм линий, соединяющих показатели величины мозга, активности метаболизма (потребление кислорода, теплопродукция), двигательной активности и числа родов и видов в их соотношениях с величиной (весом) тела. Тем самым подчеркивается взаимообусловленность всех анатомо-физиологических особенностей организма позвоночных. Соответственно, обращается внимание на то, что видообразование в семействах и родах животных с малой величиной тела происходит быстрее и в этих семействах и родах насчитывается больше видов и подвидов» (Касьяновенко, 1971).

Это сейчас для ученых, особенно молодых, многие положения, которые начал обстоятельно разрабатывать И.Д. Стрельников, кажутся «само собой разумеющимися», как это любят теперь называть – «интуитивно понятыми», естественными, как будто знание о них как-то само собой всегда существовало. Но не надо забывать о тех, кто своим **подвижническим** трудом (а в случае Стрельникова – это было действительно так!) добывал для нас эти базовые знания, на которых зиждутся наши современные биологические представления! Простота, «обычность» и естественность их выводов – не причина для нас пренебрегать ими и о них забывать. Это значит, что они, будучи первыми и начиная свои исследования практически с нуля, с самого начала замечали **суть** явлений, что является дополнительным поводом их глубоко уважать.

## Заключение

Таким образом, начав сбор материала об Иване Дмитриевиче Стрельникове, как одном из авторов первых русских статей по термобиологии рептилий, мы не предполагали, что откроем для себя ученого с таким широким кругом научных интересов, одаренного, энциклопедически образованного, с таким глубоким проникновением в суть жизненных процессов и так много сделавшего для развития биологической, экологической науки. Академик Алексей Алексеевич Ухтомский писал о нем: «Иван Дмитриевич Стрельников – человек крупного почина и дарования, а также серьезных достижений в области биологии, экологии и иммунологии» (Стрельникова и др., 2017; с. 91). Мы исполнились глубочайшим уважением к этому человеку. Когда начинаешь работать над материалом, касающимся таких людей, возникает какое-то мистическое ощущение, что наши души соприкасаются, и ты неожиданно начинаешь чувствовать, что ты ему лично глубоко обязан... Он сделал свою часть работы – явил пример бескорыстного, самоотверженного, преданного и в высшей степени заинтересованного служения науке. Он очень многое сделал в науке, продвинул ее на несколько шагов вперед, приоткрыл засеву тайны над важнейшими механизмами взаимосвязи между жизнью организмов и окружающей средой, над некоторыми важными принципами эволюционного процесса. А ты, соприкоснувшись с ним, теперь, в свою очередь, просто обязан сделать свою часть работы – донести память о нем и о его научных достижениях следующим поколениям! Поэтому еще раз вспомнить об этом очень одаренном и неординарном ученом и человеке мы посчитали своим долгом.

Нас, современных людей XXI века, история жизни этого замечательного человека поражает и вдохновляет. Из самых социальных низов, безо всяких, как теперь принято говорить, «социальных лифтов», на одном энтузиазме, любви и живом интересе к природе, преданности науке, благодаря не только неординарным способностям, но также мужеству, упорству и трудолюбию Иван Дмитриевич Стрельников, преодолевая трудности, препятствия и «сопротивление среды», поднялся до таких научных вершин, которые покорялись далеко не всем! В этом история его прихода в науку чем-то напомнила нам историю Михаила Васильевича Ломоносова.

## Публикации Ивана Дмитриевича Стрельникова

1. Стрельников И.Д. Половой вопрос в семье и школе. // Народные вести. 1909 а. №№ 449-451. Симбирск. С. 10.
2. Стрельников И.Д., Деятельность летней площадки для физических упражнений и руководства экскурсиями детей г.Симбирска. // Народные вести. Сентябрь. 1909 б. С. 6.
3. Стрельников И.Д. К вопросу о жизнеспособности сперматозоидов // Изв. Санкт-Петербургской Биологической Лаборатории. 1911. Т. 11. С. 160-178.
4. Стрельников И.Д. Об аутолизе семенных желез // Изв. Санкт-Петербургской Биологической Лаборатории. 1912 а. Т. 12. С. 88-98.
5. Метальников С, Стрельников И.Д. Об аутосперматоксинах и их происхождении // Известия СПб Биологической Лаборатории. 1912 б. Т. 12. С. 45-59.
6. Метальников С, Стрельников И.Д. О происхождении спермоксина // Известия Санкт-Петербургской Биологической Лаборатории. 1912 г. Т. 12. С. 3-28.
7. Metalnikov S., Strelnikov I.D. Sur l'origine des spermatoxines (Sep. – Abdr. aus der Zeitschrift für Immunitätsforschung und experimentelle Therapie. 1913. Bd. 17. Hf. 2. 186-208.
8. Стрельников И.Д. К вопросу об определении туберкулезных антител с помощью туберкулина А.Безредки // Изв. С.-Петербургской Биологической Лаборатории. 1913. Т. 13. С. 91-95.
9. Стрельников И.Д. О термитах Южной Америки. Из Парагвая, Matto Grosso (Бразилия) и Chiquitos (Боливия) // Известия Научного института им. П.Ф. Лесгафта. 1919-1920. Т. 1/18. С. 215-234.
10. Стрельников И.Д., Русская наука и учёные во время революции // Новая Россия. №2. Петроград. 1922. С. 117-124.
11. Стрельников И.Д. К познанию фауны Карского моря / Предварительный отчет о зоологических результатах Карской экспедиции 1921 г. // Изв. Петроградского научного института им. П.Ф.Лесгафта. 1923 а. Т. 6. С. 71-81.
12. Стрельников И.Д. Муравьи и растения. 1. Отношения между *Arteca muelleri* и *Cocropia adenops* // Изввествия научн. Института им. П.Ф.Лесгафта. 1923 б. Т. 7. С. 49-57.
13. Стрельников И.Д. О жизнеспособности яиц *Artemia salina* // Известия Научного Института им. П.Ф.Лесгафта. 1923 в. Т. 6.
14. Стрельников И.Д. К вопросу об адсорбции алкалоидов экстрактами из органов (по отношению к действию на сперматозоиды) // Изв. Науч. ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1923 г. Т. 6. С. 155-160).
15. Стрельников И.Д. Нейтрализация спермоксина экстрактами из органов // Изв. Научн. ин-та им П.Ф.Лесгафта. 1923 д. Т. 6. С. 117-120.
16. Стрельников И.Д. Антиспермоксины // Изв. Научн. Ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1924. Т. 8. С. 219-226.
17. Стрельников И.Д. Об иммунитете инфузорий // Изв. Научн. Ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1925. Т. 10. С. 65-70.
18. Strelnikov I.D. Les Kaa-iwuá du Paraguay // Atti del XXII. Congresso Internazionale degli Americanisti, Roma, 1926. 1926. Vol. II. P. 333–366.
19. Стрельников И.Д. Волны биосферы // Вестник знания. 1928. № 21-22. С. 1061-1066.
20. Strelnikov I.D. Mermis parasitism in *Pachycondyla striata* // Psyche. 1928 б. Т. 35. 4. USA. Boston. P. 199-200.
21. Strelnikov I.D. The expedition of G.L.Langsdorf to Brasil in 1821-1829 // Proc. Of the twenty-third international congress of americanists. Held at New York, September 17-22, 1928. New York. 1928 с. P. 751-759.
22. Strelnikov I.D. L'adsorption des colorants bisaques par *Paramecium caudatum* // Comp. rend. seances Soc boil. 1929 а. Т. 188. P. 1004-1006.
23. Strelnikov I.D. Les conditions ecologique d'existence de la faune de la mer de Kara // C.R.Academie des science de Paris. 1929 б. Т. 188. 13. P. 931-933.
24. Strelnikov I.D. La faune de la mer de Kara et ses congitons ecologique // C.R.Academie des science de Paris. 1929 с. Т. 188. No 15. P. 1317-1319.
25. Стрельников И.Д. Русская экспедиция в Бразилию академика Лангдорфа (1821–

- 1829) // Природа. 1929 д. № 1. С. 43–54.
26. Strelnikov I.D. La música y la danza de las tribus indias Kaa-iwua (guarani), Kaingang y Botokudo // Proceedings of the XXIIIth International Congress of Americanistes, held at New York, September 17–22, 1928. N.Y., 1930. P. 796–802.
27. Стрельников И.Д. Религиозные представления индейцев гуарани бассейна р. Верхняя Парана (Парагвай и Бразилия) // Сборник Музея антропологии и этнографии. 1930 а. Т. 9. С. 293–339.
28. Стрельников И.Д. К характеристике адаптивной организации черепа роющих змей // Изв. Научного института им. П.Ф.Лесгафта. 1930 б. Т. С. 69–72.
29. Стрельников И.Д. П.П.Сушкин (1868–1928). Некролог // Изв. Науч. Ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1930 в. Т. 16. Вып. 1.2. С. 5–9.
30. Strelnikov I.D. The Expedition of G.I. Langsdorf to Brazil in 1821–1829 // Proceedings of the XXIIIth International Congress of Americanistes, held at New York, September 17–22, 1928. 1930 г. N.Y. P. 751–759.
31. Strelnikov I.D. Influence des radiations solaires sur la température du corps des insects // C. R. Acad. des Sciences de Paris. 1931. Т. 192. № 21. P. 1008–1010.
32. Стрельников И.Д. Солнечная радиация как фактор в экологии саранчи // Сборник ВИЗРа. 1932 а. №4. 54–58.
33. Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации и ветра на температуру тела и поведение личинок саранчи *Locusta migratoria* L. // Сб. ВИЗРа. 1932 б. № 4. С. 76–81.
34. Стрельников И.Д. Изучение микроклимата в норах грызунов // Сб. ВВИЗР. 1932 в. № 4. С. 109–113.
35. Стрельников И.Д. Движение и организация животных // В кн. Конспекты учебн. дисциплин Ин-та физкультуры им. Лесгафта. 1933 а. Т. 1. С. 188–203.
36. Стрельников И.Д. Животный мир СССР. Зоогеографический очерк. При участии Л.К.Лозина-Лозинского / Жизнь животных. Кн. 12. 1933 б. Л.: Обл. Изд-во. 112 с.
37. Стрельников И.Д. Физиологические основы экологии грызунов. // Сб. ВИЗРа. 1933 в. № 7. С. 72–76.
38. Стрельников И.Д., Штейнберг Д. Брачный лет лугового мотылька // Сб. ВИЗРа. 1933. № 7. С. 57–61.
39. Стрельников И.Д. Свет как фактор в экологии животных. Статья первая. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных (к экологии животных пустыни Кара-Кумы) // Известия Научного института имени П.Ф.Лесгафта. 1934. Т. 17–18. С. 313–372.
40. Стрельников И.Д. К вопросу о продукции теплоты насекомых при движении и под действием солнечной радиации. // Изв. Науч. ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1935 а. Т. 19. Вып. 1. С. 243–255.
41. Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации и микроклимат на температуру тела и поведение личинок азиатской саранчи *Locusta migratoria* // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1935 б. Т. 2. № 4. С. 637–734.
42. Стрельников И.Д. Солнечная радиация и микроклимат в экологии лугового мотылька // Изв. Научн. Ин-та им. Лесгафта. 1935 в. Т. 19. № 1. С. 1–76.
43. Стрельников И.Д. Перелеты лугового мотылька // Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта. 1935 г. Т. 19. № 1. С. 77–120.
44. Стрельников И.Д. О продукции тепла насекомыми под влиянием движений и под действием солнечной радиации. Изв. Научн. ин-та им. П.Ф. Лесгафта, 1935 д. Т. 19. № 1. С. 243–255.
45. Стрельников И.Д., Коников А.С. Питание гусениц лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) в природных условиях // Защита растений. 1935. № 2. С. 107–110.
46. Стрельников И.Д. Водный обмен и диапауза у лугового мотылька // ДАН СССР. 1936 а. Т. 1. № 6. С. 257–260.
47. Стрельников И.Д. Поведение животных во время солнечного затмения (К наблюдениям 19 июня 1936 г. в СССР) // Природа. 1936 б. № 4. С. 54–66.
48. Strelnikov I.D. Wasserumsatz und diapause bei *Loxostege sticticalis* // Comptes Rendus (Doklady) de L'Academie des Sciences de l'USSR. 1936. Vol. 1. No. 6. P. 267–271.

49. Стрельников И.Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых. // Зоол. журн. 1940 а. Т. 19. № 3. С. 387-399.
50. 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. 1940 б. № 2. С. 276-298.
51. Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных насекомых // Зоол. ж. 1940 в. Т. 19. № 2. С. 218-237.
52. Стрельников И.Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых // Зоол. ж. 1940 г. Т. 19. № 3. С. 387-406.
53. Стрельников И.Д. Теплопродукция при движении, ее значение в экологии ночных бабочек // Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта. 1940 д. Т. 23. С. 293-338.
54. Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации и голодания на пульсацию сердца гусениц совки-гаммы (*Phytometra gamma*) // Труды Зоологического Института АН СССР. 1940 е. Т. 6. № 1/2. С. 266-288.
55. Стрельников И.Д. Избирательная способность хлопковой совки в питании и яйце-кладке в связи с физиологией органов чувств // Сб. «Научная сессия» Лен. с/х ин-та. 1940 ж. С. 91-94.
56. Стрельников И.Д. Тепловой обмен у животных и его значение в зоотехнии (Значение поглощения солнечной радиацией и излучения организмом) // В кн.: Научн.-производ. Конференция Молотовского и Ленинградского с-х институтов. 1943. Молотов. 2 с.
57. Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоол. ж. 1944. Т. 23. № 5. С. 250-256.
58. Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых лitorальных животных // ДАН АН СССР. 1945. Т. 47. № 8. С. 626-628.
59. Strelnikov I.D. Effect of radiation upon body temperature of certain littoral animals // Comptes Redus (Doklady) de l'Academie de l'USSR. 1945. Vol. 47. No 8. P. 602-604.
60. Стрельников И.Д. Воспоминания о П.Ф.Лесгафте (1906-1909). // В кн.: Памяти П.Ф.Лесгафта. 1947. М. С. 53-64.
61. 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) // Проблемы физ. географии. 1948. № 13. С. 145-155.
62. Стрельников И.Д. Температура тела медоносной пчелы // Пчеловодство. 1949. № 10. 4 с.
63. Стрельников И.Д. Значение гнезда в тепловом режиме грызунов // Тезисы докладов. Ч 2. 1950. Киев. С. 97-101.
64. Стрельников И.Д. Эволюция теплокровности в связи с условиями среды /К вопросу о физиологических основах экологии/ В кн.: Вторая экологическая конференция по проблеме: Массовые размножения животных и их прогнозы. Тезисы докладов. Ч. 2. Киев. 1950 б. С. 93-97.
65. Стрельников И.Д. Тепловые условия в экологии животных // Естественно-научный институт им. П.Ф.Лесгафта Академии педагогических наук РСФСР. Тезисы докладов. 1950 в. С. 27-29.
66. Стрельников И.Д. О соотношении величины мозга и теплопродукции у грызунов // ДАН СССР. 1953. Т. 88. № 2. С. 377-380.
67. Стрельников И.Д., Сегаль А.Н., Скворцова Т.А. Влияние света на газообмен и двигательную активность птиц в связи с величиной мозга и глаз // В кн.: Третья экологическая конференция. Ч. 4. 1954. Киев. С. 329-331.
68. Стрельников И.Д. Лесгафт П.Ф. (1837-1909). Большая Советская энциклопедия. 1954. Т. 24. С. 407.
69. Стрельников И.Д. Микроклимат нор и гнезд грызунов // Записки Ленинградского сельскохозяйственного института. 1955 а. № 9. С. 140-166.
70. Стрельников И.Д. О значении взаимосвязи величины и строения мозга с величиной

- тела и образом жизни в эволюции животных // Тез. и реф. докл. Совещ. по вопр. эволюцион. физиол. нервной системы 7-10 марта 1955. 1955 б. Л. С.35.
71. Стрельников И.Д. О значении взаимосвязи величины и строения мозга с величиной тела и образом жизни в эволюции животных // Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Тез. и реф. докл. 1956. Л.: Изд. Инст. Эксперим. Медиц. АМН СССР. С. 150-152.
72. Стрельников И.Д. Задачи экологической физиологии насекомых // В кн.: Третье совещание Всесоюзного энтомологического общества. Тезисы докладов. 1957 а. М.-Л. С. 66-68.
73. Стрельников И.Д. О физиологических основах географии наземно-воздушных животных. // В кн.: Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши. 1957 б. С. 138-139.
74. Стрельников И.Д., Сегаль А.Н., Скворцова Т.А. Влияние света на газообмен и двигательную активность птиц в связи с величиной и некоторыми особенностями строения мозга и глаз // Вопросы экологии (Киевский университет). 1957. Т.2. С. 262-268.
75. Стрельников И.Д. Экологическая терморегуляция у некоторых наземных беспозвоночных (насекомых) и позвоночных (рептилии и млекопитающие) // В кн.: Совещ. по экол. физиологии. Тез. Докл. 1958 а. М.-Л. Изд АН СССР. Вып. 1. С. 61-63.
76. Стрельников И.Д. О взаимосвязи величины, строения мозга и метаболизма (потребление кислорода и теплопродукции) у теплокровных животных в связи с величиной тела и образом жизни. // Тезисы докладов 7-го Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов в Киеве 2-9 июля 1958 года. 1958 б. Харьков. С 240-241.
77. Стрельников И.Д. О терморегуляции у современных и о вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий // Вопросы палеобиологии и биостратиграфии. 1959 а. М.: Гос. научно-техническое изд-во литературы по геологии и охране недр. С. 129-143.
78. Стрельников И.Д. О значении величины тела в их строении, физиологии и в отношении к среде // В кн.: Тезисы докладов 4 съезда Всесоюзного энтомологического общества. 1. 1959 б. М.-Л. С. 169-170.
79. Стрельников И.Д. Значение величины тела птиц в их морфологии, физиологии и экологии // В кн.: Тезисы докладов Второй Всесоюзной орнитологической конференции. 1959 в. М. С. 26-28.
80. Дружелюбова Т.С., Гейспиц К.А., Стрельников И.Д., О соотношении величины мозга и газообмена в онтогенезе некоторых насекомых // Casopis Ceskoslovenske spolegnosti entomologike (Acta Societatis entomologicae Cechosloveniae). 1960. . 7. No. 4. P. 343-347.
81. Стрельников И.Д. О взаимосвязи величины, строения мозга и метаболизма (потребление кислорода и теплопродукции) у теплокровных животных в связи с величиной тела и образом жизни // В кн.: Труды VI Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Т. 1. Харьков. 1961. С. 489-490.
82. Стрельников И.Д. Значение нервной системы в экологии животных // В кн.: Вопросы экологии. Ч. 4. 1962 а. Киев. С. 77-79.
83. Стрельников И.Д. Памяти Е.В.Аликиной (1919-1961) // Записки Ленинградского сельскохозяйственного института. 1962 б. Т. 87. С. 130-133.
84. Стрельников И.Д. О сложных формах поведения птиц и млекопитающих в соотношении с разными размерами и строением их мозга и величинами метаболизма // В кн.: Физиологические основы сложных форм поведения. Рефераты докладов. 1963. М.-Л. С. 32-33.
85. Стрельников И.Д. О взаимосвязи величины тела позвоночных животных с их физиологией и экологией. // Тр. VII сессии Всесоюзн. палеонтологич. общ-ва. 1964 а. М.: Недра. С. 128-142.
86. Стрельников И.Д. О значении соотношений величины мозга и тела у земноводных и пресмыкающихся. // Вопросы герпетологии. 1964 б. Л. С. 65-66.
87. Стрельников И.Д. Животные тропического леса // Детская энциклопедия. Растения и животные. 2-е изд. 1965 а. М.: Просвещение. С. 291-300.
88. Стрельников И.Д. Значение П.Ф. Лесгата в развитии биологии и биологических основ физического воспитания и образования в России и Советском Союзе. // Учен. зап.

ГДОИФК им. П. Ф. Лесгата. 1965 б. Вып. 10. С. 19-55.

89. Стрельников И.Д. Анатомо-физиологические основы видообразования птиц. Значение взаимосвязи величины тела, мозга, потребления кислорода, теплопродукции и двигательной активности в видообразовании птиц // Зоол. ж. 1966 а. Т. 45. № 9. С. 1336-1354.

90. Стрельников И.Д. Из истории палеонтологии в России // В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука. 1966 б. С. 7-13.

91. Стрельников И.Д. Анатомо-физиологические основы видообразования птиц. (Значение взаимосвязи величины тела, мозга, потребления кислорода, теплопродукции и двигательной активности в видообразовании птиц) // Зоол. ж. 1966. Т. 45. №9. С. 1336-1354.

92. Крышталь А.Ф., Стрельников И.Д. Памяти Владимира Николаевича Щеголева (1890-1966) // Вестник зоологии. 1967. № 3. С. 1-13.

93. Стрельников И.Д. Анатомо-физиологические основы видообразования пресмыкающихся. Вестник зоологии. 1968 а. № 1. С. 3-13.

94. Стрельников И.Д. Памяти Сергея Ивановича Малышева (1884-1967) // Энтомологическое обозрение. 1968 б. Т. 47. № 3. С. 688-693.

95. Стрельников И.Д., Геккер Ф. Истоки идей В.О.Ковалевского и других русских исследователей по эволюционной палеонтологии. 1968. М.: Наука. С. 84-91.

96. Strelnikov I.D., Hecker R.F. Origin of the ideas of W.O.Kovalevsky and their influence on Russian paleontologists // Abstracts of the papers presented at the Session of the International paleontological union. Prague, Czechoslovakia, August 20-27, 1968. 1968 а. Р. 67-68.

97. Strelnikov I.D., Hecker R.F. Wladimir Kovaleasky's source of ideas and their importance for his work and for Russian evolutionary paleontology // Lethaia. An international journal of paleontology and stratigraphy. 1968 б. Vol. 1. No 3. Unoversitetsfooaget. Oslo. P. 219-229.

98. Стрельников И.Д. Памяти Льва Евгеньевича Аренса (1890-1967) // Энтомологическое обозрение. 1969. Т. 48. № 1. С. 223-226.

99. Стрельников И.Д. Анатомо-физиологические основы видообразования позвоночных. 1970 а. Л.: Наука. 368 с.

100. Стрельников И.Д. Закон взаимосвязи видообразования животных с величиной их тела, мозга и энергией физиологических процессов // Зоол. ж. 1970 б. №. 4. М.: Наука. С. 534-559.

101. Стрельников И.Д., Дружелюбова Т.С. О соотношении величины мозга и газообмена в онтогенезе некоторых насекомых // Casopis Ceskoslovenske spolecnosti entomologicke. 1970. Roc. 57. Cis. 4.

102. Стрельников И.Д. Значение нервной системы и органов чувств в поведении и экологии хлопковой совки *Heliothis (Chlorodea) obsoleta* F. // Труды ВИЗР. 1971. Вып 32. С. 115-160.

103. Стрельников И.Д. Закон взаимосвязи видообразования животных с величиной их тела, мозга и энергией физиологических процессов. Статья вторая. О возможности по одному из известных свойств и функций анатомо-физиологических взаимосвязей организма млекопитающих и птиц определять и предсказывать другие неизвестные // Зоол. ж. 1973. Т. 52. № 3. С. 317-331.

104. Стрельников И.Д. О соотношении функций и веса органов с весом тела у современных млекопитающих и птиц в связи с увеличением размеров организма в филогенетических ветвях // В кн.: Жизнь на древних континентах ее становление и развитие. 1977. Л. С. 73-74.

105. Стрельников И.Д. Учитель жизни. Живое слово науки ( очерки об ученых лекторах). 1981. М.: Знание. С. 52-56.

106. Стрельников И.Д. Воспоминания о Н.А.Морозове. Николай Александрович Морозов ученый-энциклопедист. 1982. М.: Наука. С. 213-214.

\*\*\*

В заключение выражаем огромную благодарность Нине Ивановне Стрельниковой за помощь, за ценные советы в работе над этой статьей.

- [1] Скорее всего, здесь идет речь о, в определенном смысле, классическом понимании экологии, о том, что Иван Дмитриевич наблюдал в природе вокруг себя.
- [2] Речь идет о статье № 42 в списке работ И. Д. Стрельникова, приведенном в данной статье.
- [3] Речь идет о статьях № 42–46 в списке работ И. Д. Стрельникова, приведенном в данной статье.
- [4] Речь идет о статье № 38 в списке работ И. Д. Стрельникова, приведенном в данной статье.
- [5] Выделение наше.
- [6] Выделение наше.
- [7] На самом деле были и более ранние издания книги, которую имеет в виду И. Д. Стрельников – Buxton, 1923, 1924, и позже.
- [8] Николай Николаевич Калитин (1884–1949) – российский/советский ученый-физик, метеоролог, доктор физико-математических наук, профессор, основатель актинометрии в СССР, заслуженный деятель науки РСФСР.
- [9] Нами сохранена грамматика оригинальной статьи.
- [10] Жук закаспийская чернотелка.
- [11] Термины «Терморегуляция» и «Регулирование температуры» («Thermoregulation» и «Temperature regulation») – синонимы (Glossary..., 2003; p. 101).
- [12] Биологический нуль – показатель температуры, ниже которого активное развитие живого организма невозможно.
- [13] Выделение наше.

## Библиография

- Бахметьев П. И. Температура насекомых // Научное обозрение. 1898. Т. 5. № 9. С. 1602–1611.
- Большой энциклопедический словарь . М.: Большая Российская энциклопедия, 2000. 1456 с.
- Зенякин Л. К вопросу о методике определения предпочтаемой температуры насекомых // Энтомологическое обозрение. 1917. Т. 29. № 3/1.
- Касьяненко В. Г. И. Д. Стрельников. Анатомо-физиологические основы видообразования позвоночных . 1971. URL: <http://mail.izan.kiev.ua/vz-pdf/1971/5/VZ%201971-5-19-Kasiyanenko.pdf>.
- 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.*) // Современная герпетология. 2008. Т. 8. Вып. 2. С. 118–136.
- Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки на Севере . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.
- Либерман С. С., Покровская И. В. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоологический журнал. 1943. Т. 22. № 2. С. 247–256.
- Морев Б. Ю. Предпочитаемые температуры среды и поведение ящериц в пустыне // Температурная компенсация и поведенческий гомеостазис. Л.: Наука, 1980. С. 101–105.
- Поспелов В. П. Физиологическая теория перелетов саранчи // Защита растений. 1926. Т. 2. № 7. С. 423–435.
- Сахаров Н. Л. К изучению холодостойкости насекомых // Журнал опытной агрономии Юго-Востока. 1928. Т. 6. № 2. С. 95–115.
- Сергеев А. М. Температура пресмыкающихся в естественных условиях // Доклады АН СССР. 1939. Т. XXII. № 1. С. 49–52.
- Скориков А. С. Шмели Петроградской губернии // Фауна Петроградской губернии. 1922. Т. 2. № 11. С. 1–51.
- Стрельникова Н. И., Стрельников С. И., Стрельников К. С. Иван Дмитриевич Стрельников (1887–1981). Путь в жизни и в науке . СПб.: ЛЕМА, 2017. 148 с.
- Черлин В. А. Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий // Современная герпетология: проблемы и пути их решения: Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и со-предельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.) / Зоологический институт РАН. СПб., 2013. С. 32–39.
- Черлин В. А. Рептилии: температура и экология . Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 с.
- 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 современной биологии. 2017. Т. 137.

- № 5. С. 479–497.
- Черлин В. А. Иван Дмитриевич Стрельников. Ч. 1. Удивительная жизнь // Принципы экологии. 2018. № 3. С. 103–148.
- Черномордиков В. В. О температурных реакциях пресмыкающихся // Зоологический журнал. 1943. Т. XXII. Вып. 5. С. 274–279.
- Черномордиков В. В. Суточный цикл активности некоторых пресмыкающихся // Доклады АН СССР. 1947. Т. 7. № 5. С. 505–508.
- Щербак Н. Н. Ящурки Палеарктики. Киев: Наукова думка, 1974. 296 с.
- Щербак Н. Н. Изучение отношения пресмыкающихся к температуре // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 124–128.
- Bachmetiev P. I. Der kritische Punkt und die normale Ersauerrungstemperatur der Insecten // Insecten. Soc. Entomol. 1899. N. XIV. No 1.
- Bachmetiev P. I. Experimentelle entomoloische Studien. I. Tempeeraturverhaltnisse der Insecten. Leipzig, 1901. Leipzig.
- Bachmetiev P. I. Einfluss der fusseren Factoren auf Insecten. Sophia, 1907. Sophia.
- Baldwin F. M. Body temperature changes in turtles and their physiological interpretations (*Chrysemys marginata belli*, C. Gray and *Chelydra serpentina*, Lin.) // Amer. Jour. Physiol. 1925a. No 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. No 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, D.C.: Carnegie Institution, 1932. No 425. 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.
- Buxton P. A. Heat, moisture and animal life in deserts // Proc. Roy. Soc. 1924. B 96. P. 123–131.
- Carpenter C. C. Body temperatures of three species of *Thamnophis* // Ecology. 1956. Vol. 37. No 4. P. 732–735.
- Cherlin V. A. The activity statuses and their significance in physiological ecology of reptiles and other ectothermic animals // Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015a. P. 11–54.
- Cherlin V. A. Why the complex of thermobiological characters is so and not another? // Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015b. P. 55–116.
- Cowles R. B., Bogert C. M. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles // Bulletin of the American Museum of Natural History. 1944. Vol. 83. Article 5. P. 261–296.
- Franz H. Untersuchungen über den Wärmeaushalt der Poikilothermen // Biolog. Zentralblatt. 1930. Bd. 50. S. 158–181.
- Glossary of terms for thermal physiology. Third Edition revised by The Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission) // Journal of Thermal Biology. 2003. No 28. P. 75–106.
- Hall F. G. The vital limit of exsiccation of certain animals // Biol. Bull. 1922. Vol. 42. P. 31–51.
- Herter K. Die Vorzungstemperaturen bei Landtieren. Naturwissenschaften, Berlin, 1941. Vol. 29. S. 155–164.
- Krüger P., 1924a Biolog. Zentralbl., 49, 65–82 (цит. по Стрельников, 1934)
- Krüger P., 1924b. Kern. Pflügers Arch., 202, 119–138 (цит. по Стрельников, 1934)
- Krüger P. Über die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmeaushalt der Poikilothermen // Biol. Zbl. 1929. No 49. P. 65–82.
- Richet Ch. La chaleur animale. F. Alcan, ed. Paris: Ancienne Librairie Germer Bailliere et C°. 1889. 307 p.
- Stieve H. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrusen. // Mitt 2, Arch. Mikrosk. Anat. Entwicklungsmech., 1923. Vol. 99. No 2. Pp. 390–560.
- Valensiennes A. Observations faites pendant l'incubation d'une femelle du python à deux raies (*Python bivittatus*, Kuhl.) pendant les mois de mai et de juin 1841 // Comp. Rend., Acad. Sci. Paris. 1841. V. 13. P. 126–133.
- 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. No 32. P. 98–116.
- Weese A. O. Environmental reactions of *Phrynosoma* // Amer. Naturalist. 1919. No 53. P. 33–54.
- Werner F. Beiträge zur Kenntnis der Reptilien von Istrien und Dalmatien. Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. 1891. V. 41. P. 751–768.
- Woodbutu A. M., Hardy R. Studies of the desert tortoise *Gopherus agassizii* // Ecol. Monogr. 1948. No 18. P. 145–200.

# IVAN DMITRIEVICH STRELNIKOV. PART 2. SCIENTIFIC ACTIVITIES

CHERLIN

Vladimir Alexandrovich

Dagestan State University, cherlin51@mail.ru

**Keywords:**

Biography  
ecology  
experimental ecology  
physiological ecology  
evolution

**Summary:** The article describes and analyzes the scientific activity of the remarkable Russian / Soviet biologist Ivan Dmitrievich Strelnikov. In his long and eventful life, the main areas of his scientific work were: immunology, border areas between ecology and physiology (physiological ecology, the influence of sunlight and temperature on physiology and ecology of different groups of animals – insects, mollusks, crustaceans, reptiles and mammals). He was the first to clarify and place emphasis on the fact that body temperature in the state of “active life” in many (especially flying) insects, reptiles and other ectothermic animals on land is as high as that in endothermic mammals (about 35–40°). He was the first to apply the methodological complex of research, which can be called “experimental ecology” and became the full founder of such an area of science as physiological ecology, which is important in theoretical and applied terms. He studied the allometric dependencies between body size, brain size, the intensity of physiological processes, speed and quality of adaptive processes, speciation. The smaller a body size, the more intense the physiological processes, and the more species in a genus. The more complex the habitat (three-dimensionality, etc.), the more complex the animals’ behavior, and the larger their brain

Received on: 11 June 2018

Published on: 28 March 2019

## References

- Bachmetiev P. I. Der kritische Punkt und die normale Ersaurrungstemperatur der Insecten, Insecten. Soc. Entomol. 1899. N. XIV. No 1.
- Bachmetiev P. I. Einfluss der fusseren Factoren auf Insecten. Sophia, 1907. Sophia.
- Bachmetiev P. I. Experimentelle entomoloische Studien. I. Tempeeraturverhaltnisse der Insecten. Leipzig, 1901. Leipzig.
- Bahmet'ev P. I. The temperature of insects, Nauchnoe obozrenie. 1898. T. 5. No. 9. P. 1602–1611.
- Baldwin F. M. Body temperature changes in turtles and their physiological interpretations (*Chrysemys marginata belli*, C. Gray and *Chelydra serpentina*, Lin.), Amer. Jour. Physiol. 1925a. No 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. No 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, D.C.: Carnegie Institution, 1932. No 425. 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.
- Buxton P. A. Heat, moisture and animal life in deserts, Proc. Roy. Soc. 1924. B 96. P. 123–131.
- Carpenter C. C. Body temperatures of three species of *Thamnophis*, Ecology. 1956. Vol. 37. No 4. P. 732–735.
- Cherlin V. A. A modern outlook on thermal biology from the viewpoint of studying the reptiles, Biosfera. 2016. T. 8. No. 1. P. 47–67.
- Cherlin V. A. Confusion and possible errors during field studies on the thermal biology in reptiles, Sovremennaya gerpetologiya: problemy i puti ih resheniya: Stat'i po materialam dokladov Pervoy mezhdunarodnoy molodezhnoy konferencii gerpetologov Rossii i sopredel'nyh stran (Sankt-Peterburg, Rossiya, 25–27 noyabrya 2013 g.), Zoologicheskiy institut RAN. SPb., 2013. P. 32–39.
- Cherlin V. A. Ivan Dmitrievich Strelnikov. Part 1. His amazing life, Principy ekologii. 2018. No. 3. P. 103–148.
- Cherlin V. A. Reptiles: temperature and ecology. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 p.
- Cherlin V. A. The activity statuses and their significance in physiological ecology of reptiles and other ectothermic animals, Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015a. P. 11–54.
- Cherlin V. A. The importance of changes in the intensity of coupled and noncoupled respiration of mito-

- chondria in evolution of vertebrates, Uspehi sovremennoy biologii. 2017. T. 137. No. 5. P. 479–497.
- Cherlin V. A. Why the complex of thermobiological characters is so and not another?, Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015b. P. 55–116.
- Chernomordikov V. V. Daily activity cycle in some reptiles, Doklady AN SSSR. 1947. T. 7. No. 5. P. 505–508.
- Chernomordikov V. V. On the temperature reactions of reptiles, Zoologicheskiy zhurnal. 1943. T. XXII. Vyp. 5. P. 274–279.
- Cowles R. B., Bogert C. M. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles, Bulletin of the American Museum of Natural History. 1944. Vol. 83. Article 5. P. 261–296.
- Franz N. Untersuchungen über den Wärmehaushalt der Poikilothermen, Biolog. Zentralblatt. 1930. Bd. 50. S. 158–181.
- Glossary of terms for thermal physiology. Third Edition revised by The Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission), Journal of Thermal Biology. 2003. No 28. R. 75–106.
- Hall F. G. The vital limit of exsiccation of certain animals, Biol. Bull. 1922. Vol. 42. P. 31–51.
- Herter K. Die Vorzungstemperaturen bel Landtieren. Naturwissenschaften, Berlin, 1941. Vol. 29. S. 155–164.
- Kas'yanenko V. G. I. D. Strelnikov. Anatomical and physiological basis of vertebrate speciation. 1971. URL: <http://mail.izan.kiev.ua/vz-pdf/1971/5/VZ%201971-5-19-Kasiyanenko.pdf>.
- Kashkarov D. N. Korovin E. P. The life of desert. M.; L.: Biomedgiz, 1936. 250 p.
- Korosov A. V. A simple model of basking in adder, Sovremennaya gerpetologiya. 2008. T. 8. Vyp. 2. P. 118–136.
- Korosov A. V. Ecology of adder in the North. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 264 p.
- Krüger P. Über die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmehaushalt der Poikilothermen, Biol. Zbl. 1929. No 49. P. 65–82.
- Krüger P., 1924a Biolog. Zentralbl., 49, 65–82 (cit. po Strel'nikov, 1934)
- Krüger P., 1924b. Kern. Pflügers Arch., 202, 119–138 (cit. po Strel'nikov, 1934)
- Large encyclopedic dictionary. M.: Bol'shaya Rossiyskaya enciklopediya, 2000. 1456 p.
- Liberman S. S. Pokrovskaya I. V. Materials on ecology of the sand lizard, Zoologicheskiy zhurnal. 1943. T. 22. No. 2. P. 247–256.
- Morev B. Yu. A preferred environment temperature and behavior of lizards in the desert, Temperaturnaya kompensaciya i povedenchескиy gomeostazip. L.: Nauka, 1980. P. 101–105.
- Pospelov V. P. Physiological theory of the flight of locusts, Zaschita rasteniy. 1926. T. 2. No. 7. P. 423–435.
- Richet Ch. La chaleur animale. F. Alcan, ed. Paris: Ancienne Librairie Germer Bailliere et Co. 1889. 307 p.
- Saharov N. L. To the study of the cold resistance in insects, Zhurnal opytnoy agronomii Yugo-Vostoka. 1928. T. 6. No. 2. P. 95–115.
- Scherbak N. N. Eremias lizards of the Palearctic. Kiev: Naukova dumka, 1974. 296 p.
- Scherbak N. N. The study of the relations of reptiles to temperature, Rukovodstvo po izucheniyu zemnovodnyh i presmykayuschihся. Kiev, 1989. P. 124–128.
- Sergeev A. M. Temperature of reptiles under natural conditions, Doklady AN SSSR. 1939. T. XXII. No. 1. P. 49–52.
- Skorikov A. S. Bumblebees of the Petrograd province, Fauna Petrogradskoy gubernii. 1922. T. 2. No. 11. P. 1–51.
- Stieve H. Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrusen., Mitt 2, Arch. Mikrosk. Anat. Entwicklungsmech., 1923. Vol. 99. No 2. Pp. 390–560.
- Strel'nikova N. I. Strel'nikov S. I. Strel'nikov K. S. Ivan Dmitrievich Strelnikov (1887–1981). Path in life and science. SPb.: LEMA, 2017. 148 p.
- Valensiennes A. Observations faites pendant l'incubation d'une femelle du python à deux raies (*Python bivittatus*, Kuhl.) pendant les mois de mai et de juin 1841, Comp. Rend., Acad. Sci. Paris. 1841. V. 13. P. 126–133.
- 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. No 32. P. 98–116.
- Weese A. O. Environmental reactions of *Phrynosoma*, Amer. Naturalist. 1919. No 53. P. 33–54.

- Werner F. Beiträge zur Kenntniss der Reptilien von Istrien und Dalmatien. Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. 1891. V. 41. P. 751–768.
- Woodbutu A. M., Hardy R. Studies of the desert tortoise *Gopherus agassizii*, Ecol. Monogr. 1948. No 18. P. 145–200.
- Zenyakin L. On the question of the determining method of the preferred temperature in insects, Entomologicheskoe obozrenie. 1917. T. 29. No. 3/1.