



<http://ecopri.ru>

<http://petrsu.ru>

**Издатель**

ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет»  
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

**ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ**

<http://ecopri.ru>

**Т. 4. № 1(13). Март, 2015**

**Главный редактор**

А. В. Коросов

**Редакционный совет**

В. Н. Большаков  
А. В. Воронин  
Э. К. Зильбер  
Э. В. Ивантер  
Н. Н. Немова  
Г. С. Розенберг  
А. Ф. Титов

**Редакционная коллегия**

Г. С. Антипина  
В. В. Вапиров  
А. Е. Веселов  
Т. О. Волкова  
В. А. Илюха  
Н. М. Калинкина  
А. М. Макаров  
А. Ю. Мейгал

**Службы поддержки**

А. Г. Марахтанов  
А. А. Кухарская  
О. В. Обарчук  
Н. Д. Чернышева  
Т. В. Климюк  
А. Б. Соболева

**ISSN 2304-6465**

**Адрес редакции**

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Анохина, 20. Каб. 208.

E-mail: [ecopri@psu.karelia.ru](mailto:ecopri@psu.karelia.ru)

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет», 2012



## Содержание Т. 4. № 1. 2015.

### От редакции

Как нам реорганизовать «термобиологию рептилий»?	3
--------------------------------------------------	---

### Аналитический обзор

Литвинов Н. А.	К вопросу об оценке температуры тела рептилий, ее соотношении с внешней температурой и адаптивности размеров и окраски	4 - 16
----------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------

### Оригинальные исследования

Черлин В. А.	Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования	17 - 76
--------------	---------------------------------------------------------	---------

### Рецензия

Коросов А. В.	Новое слово в термобиологии рептилий?	77 - 85
Линник Ю. В.	МАММАЛИА	86 - 95

### Синописис

Горбач В. В.	Проблемы популяционной экологии	96 - 99
--------------	---------------------------------	---------



## **Как нам реорганизовать «термобиологию рептилий»?**

Так получилось, что этот выпуск нашего журнала почти целиком посвящен термобиологии рептилий.

В настоящее время сложились два направления отечественных исследований по термобиологии рептилий, частично противоречащих друг другу. Одно направление, которое можно условно назвать «этолого-термобиологическим», связано с работами В. А. Черлина и др. Второе направление – условно «эколого-термобиологическое» – с работами Н. А. Литвинова и др. Случилось так, что оба автора независимо друг от друга направили в редакцию нашего журнала свои статьи. При этом на них были получены в том числе и отрицательные рецензии. Разбираясь с рецензиями, редколлегия обратила внимание, что, помимо справедливой структурной критики, существенная часть замечаний носила предвзятый характер, т. е. была направлена на критику самих подходов к исследованию, которые данные рецензенты не разделяли. Естественно, что такого рода критика рассматривается авторами как неконструктивная и не имеет ожидаемых последствий в виде исправлений. В такой ситуации редколлегия приняла решение опубликовать обе статьи. Последним аргументом для принятия такого решения стала статья А. В. Коросова, в которой он предлагает путь для синтеза обоих направлений термобиологических исследований. Важно отметить, что все авторы согласны с такой постановкой вопроса.

Редколлегия рассчитывает на отклик читателей и обсуждение поднятых проблем на страницах нашего журнала.

***С неизменной готовностью к сотрудничеству,  
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»***

### **References**



УДК 598.11:574.24

## **К вопросу об оценке температуры тела рептилий, ее соотношении с внешней температурой и адаптивности размеров и окраски**

**ЛИТВИНОВ**  
**Николай Антонович**

*Пермский государственный  
гуманитарно-педагогический университет,  
ganshchuk@mail.ru*

### **Ключевые слова:**

Рептилии  
температура тела  
размеры  
окраска  
термоадаптивное поведение  
абсолютный температурный  
оптимум

### **Аннотация:**

Рассматриваются основные температурные показатели рептилий и способ расчета их абсолютного температурного оптимума с использованием линейной регрессии. Существует три формы термоадаптивного поведения рептилий: нагревание до оптимального уровня температуры тела, контроль за своей температурой во время дневной активности и вечернее остывание, хотя это и вынужденное явление в результате снижения внешней температуры. Разница в скорости изменения температуры тела крупной и некрупной особи касается прежде всего нагревания и в меньшей степени охлаждения. Различия в достижении оптимальной температуры тела выглядят не существенным, но если речь идет о получении максимальной подвижности, необходимой для защиты от нападения, то ее как раз и может обеспечить приоритет в скорости нагревания. Черная или даже просто темная окраска верхней части тела у рептилий также дает некоторые преимущества в нагревании, сокращая время, затрачиваемое на этот процесс.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Получена: 12 марта 2015 года

Опубликована: 18 апреля 2015 года

### **Введение**

Вопросы регуляции температуры тела рептилиями издавна привлекают внимание специалистов. Опубликовано множество работ, в которых так или иначе рассматриваются результаты регистрации температуры тела: ее уровень у разных видов, размах ее варьирования, критические пределы и т. д. Некоторые из них достойны называться основополагающими (Brattstrom, 1965; Avery, 1982; Huey, 1984; Seebacher, 2005; Seebacher, Franklin, 2005; Angilletta, 2009). Особое внимание уделяется способам регуляции температуры. Обычно основным называют поведенческий. Попробуем и мы внести свою лепту в общую копилку термобиологии рептилий. При этом постараемся воздерживаться от обобщений и далеко идущих выводов.

### **Аналитический обзор**

В течение последних двадцати лет для изучения температуры тела рептилий мы применяли разнообразные способы, датчики и приборы ее регистрации. Чаще всего использовали термистор МТ-54, разработанный еще в СССР. Достоинство этого датчика заключается в возможности точечного измерения температуры поверхности тела животного или в его полости (глотка, пищевод, клоака). Его размеры (размеры стеклянного капилляра) позволяют измерять температуру тела самого маленького

животного в любой его точке. Такой датчик может многое, кроме непрерывной регистрации без проводов и записи «на себя» температуры тела. Применение регистраторов Thermochron i Button (iBDL), имплантированных в животное, теперь позволяет решить и эту задачу (Elsworth, Seebacher, Franklin, 2003; Seebacher, Elsworth, Franklin, 2003; Seebacher, Franklin, 2003; Seebacher, Elsey, Trosclair, 2003; Guillon, Guiller at al., 2014). Такие регистраторы были имплантированы обыкновенным гадюкам в процессе лабораторного эксперимента и при «полуприродном» содержании под открытым небом (Lourdais, Guillon at al., 2013). Мы также имплантировали такие регистраторы обыкновенным гадюкам с последующим выпуском их в естественную среду и повторным отловом (Литвинов, Четанов, 2014). В лабораторном эксперименте для нагревания и охлаждения рептилий применялась климатическая камера ШН-М.

В соответствии с решением Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences (Glossary of terms for Thermal Physiology, 2003) мы считаем основными температурными показателями рептилий следующие.

**Температура тела (body temperature)** – температура, измеренная в начальном отделе пищевода, кроме видов, у которых измерение в пищеводе невозможно (пискливый геккончик, круглоголовка-вертихвостка). У них температура измеряется в клоаке. При помещении регистратора iBDL в тело животного принимаем за температуру тела или подкожную, или полостную.

**Допустимый диапазон температур (tolerated temperature range)** – минимальные и максимальные значения, хотя бы раз зарегистрированные в течение сезона активности.

**Термопреферендум (thermopreferendum)** – минимальный температурный диапазон, на который приходится 50 % регистраций температур тела у данного вида (популяции).

**Внешняя температура (ambient temperature).** Измеряется температура субстрата, на котором было замечено животное, и температура приземного воздуха на высоте не более 1–3 см, т. е. на высоте тела животного. Регистрировать температуру тела выше или на метеостанции, на наш взгляд, бессмысленно.

**Соотношение температуры тела и внешних температур.** Эта зависимость в большинстве случаев не линейна, поэтому для определения силы связи температур нами применяется корреляционное отношение ( $\eta$ ). Одним из показателей этого соотношения может считаться «абсолютный температурный оптимум» (АТО). Существует довольно нестабильный уровень температуры тела, достигаемый путем инсоляции, когда температура тела животного становится равной внешней температуре (обычно температуре субстрата). При достижении такого уровня у животного возникает потребность не допустить дальнейшего подъема температуры. Такую температуру мы называем «абсолютным температурным оптимумом». После этого внешняя температура продолжает расти, а температура тела, хотя и увеличивается, но с заметным отставанием (Литвинов, 2008).

Все полученные за время полевых работ температуры субстрата (возможно использование и температур воздуха) разбиваются на классы вариационного ряда по формуле:  $K = 1 + 3,32 \lg n$ , где  $K$  – число классов,  $n$  – объем выборки. Величина классового интервала определялась по формуле:

$$i = \frac{x_{\max} - x_{\min}}{K}$$

, где  $i$  – величина классового интервала,  $x_{\max}$  – максимальная, а  $x_{\min}$  – минимальная варианты. Каждому значению внешней температуры соответствует своя температура животного, замеченного на этом субстрате. Получаются среднестатистические значения внешних и внутренних температур для каждого из этих классов. Две кривые на графике, построенном на основе расчетов, перекрещиваются в определенной точке, которая и соответствует температуре абсолютного оптимума. Такой график достаточно точно иллюстрирует действительное соотношение этих температур.

Рассмотрим процесс определения точки абсолютного температурного оптимума на примере обыкновенного ужа из Камского Предуралья. Данные по средним температурам поверхности субстрата и пищевода представлены в табл. 1, а их графическое отображение на рис. 1.

Таблица 1. Средние температуры поверхности субстрата и пищевода по классам у обыкновенного ужа ( $n = 40$ ) из Камского Предуралья

Классы по температуре	Средние значения температуры поверхности субстрата	Средние значения температуры пищевода
1	11.0	28.1
2	14.8	19.9
3	18.7	26.0

4	22.5	27.7
5	26.3	30.2
6	30.2	32.3
7	34.0	31.1
8	37.9	33.5

График, отражающий температуру поверхности субстрата, представляет собой абсолютно прямую линию, что позволяет выразить его с помощью уравнения. График же температуры пищевода имеет несколько точек перегиба. Кроме того, возможно наличие двух и более точек пересечения графиков. На наш взгляд, это искажает реальную картину. Для более точного определения точки абсолютного температурного оптимума мы предлагаем использовать линейную регрессию при обработке данных по температуре пищевода. Этот метод приводит график температуры пищевода в линейную форму, что также позволит выразить его при помощи уравнения (рис. 1).

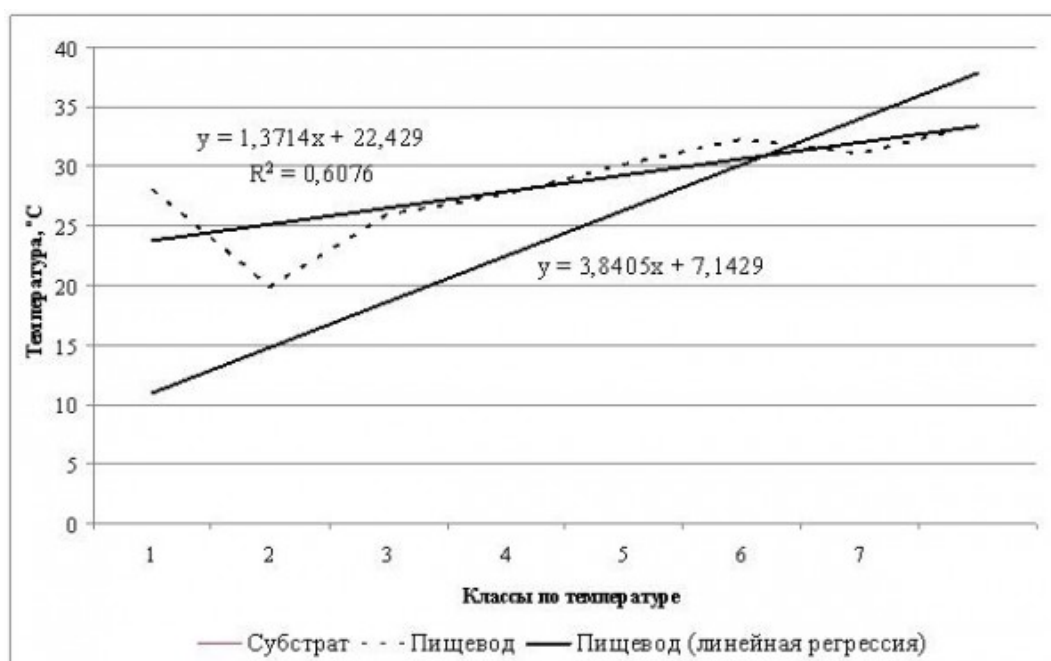


Рис. 1. Соотношение температур поверхности субстрата и пищевода у обыкновенного ужа ( $n = 40$ ) из Камского Предуралья

Fig. 1. The ratio the between the surface temperature of the substrate and the esophagus in an grass snake ( $n = 40$ ) of the Kamsky Preduralye

В таком случае точка абсолютного температурного оптимума находится не визуально, а вычисляется на основе решения системы двух уравнений.

В рассматриваемом нами случае температура поверхности субстрата выражается уравнением  $y = 3.8362x + 7.1638$ , а результат линейной регрессии температуры пищевода –  $y = 1.3716x + 22.413$ . При решении данной системы уравнений точка абсолютного температурного оптимума оказывается равной  $30.9^{\circ}\text{C}$ .

В виде обобщающей количественной характеристики для всей совокупности полученных нами данных использовалась средняя арифметическая. Поясним, с чем связан наш выбор.

Мы сразу же отказались от использования структурных средних (таких как мода и медиана), т. к. они в первую очередь направлены на работы с дискретными величинами, в то время как температура является величиной непрерывной. Чем менее точным является измерительный прибор, тем более дискретный вид принимают полученные температурные значения, однако при использовании высокоточных датчиков полученный ряд значений практически непрерывен, соответственно, структурные средние зачастую дают неверную картину.

Из степенных средних (арифметической, гармонической, геометрической, квадратической) нами используется средняя арифметическая в связи с тем, что практически все полученные данные относятся к состоянию полной активности рептилий (то есть в массив не входят данные по рептилиям из убежищ

и в период нагревания), соответственно, простое арифметическое усреднение дает вполне корректную картину.

По поводу форм термоадаптивного поведения отметим, что их, на наш взгляд, не так много. По сути – две или три, если считать еще и ночную неактивность в укрытии у видов с дневной активностью.

Первая – это нагревание до уровня оптимальной температуры тела после выхода из убежища, причем это нагревание не обязательно утреннее. Первый выход из норы может быть как утром, так и позже в зависимости от состояния животного, удельной мощности видимого света, уровня внешней температуры. Иначе говоря, не всякая ящерица, находясь у своей норы, обязательно только что вышла и нагревается. Реализуя эту фазу поведения, животное достигает подъема температуры своего тела до нижней границы диапазона температурного оптимума. Нагревание может осуществляться, когда животное чуть показалось из норы, высунув только голову, или находится около убежища. Допускаем, что эта фаза поведения может начинаться еще в норе, особенно если нора расположена не глубоко и температура в ней поднимается с подъемом внешней температуры.

Вторая форма – это контроль за своей температурой во время суточной активности (термостабилизирующее поведение). В этот период животное может временно находиться в норе или в тени, снижая свою температуру, и затем снова нагреваться. В течение дня это может повторяться многократно. Это и первое нагревание, и последующее за ним остывание, и второе, и третье, и т. д. (рис. 2).

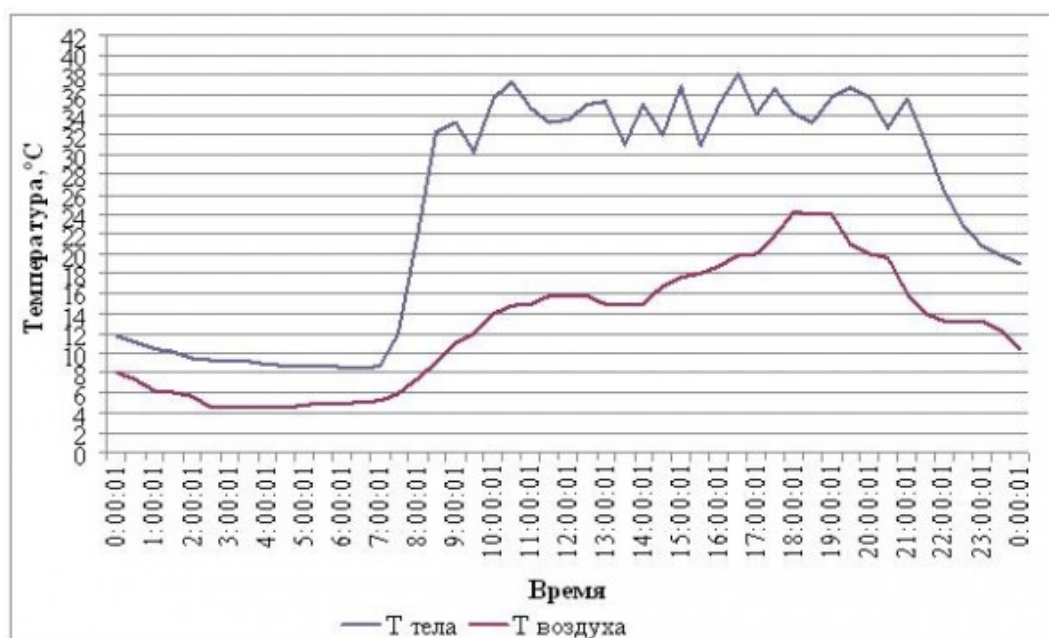


Рис. 2. Суточная динамика температуры тела обыкновенной гадюки  
Fig. 2. Daily dynamics of body temperature of Common European adder

В особо жаркие часы дня летом животное может задерживаться в убежищах надолго (на несколько часов). Тогда речь может идти о двухпиковой дневной активности. По поводу используемого иногда понятия «термонеutralное поведение» можно сказать следующее. В этой фазе животное наиболее активно питается, спаривается, контролирует территорию и т. д. Употреблять этот термин следует с осторожностью, понимая, что на самом деле у эктотермов термонеutralного в полном смысле этого слова поведения быть не может. Допускаем, что оно может проявляться только в рамках оптимумов температуры тела и внешней температуры.

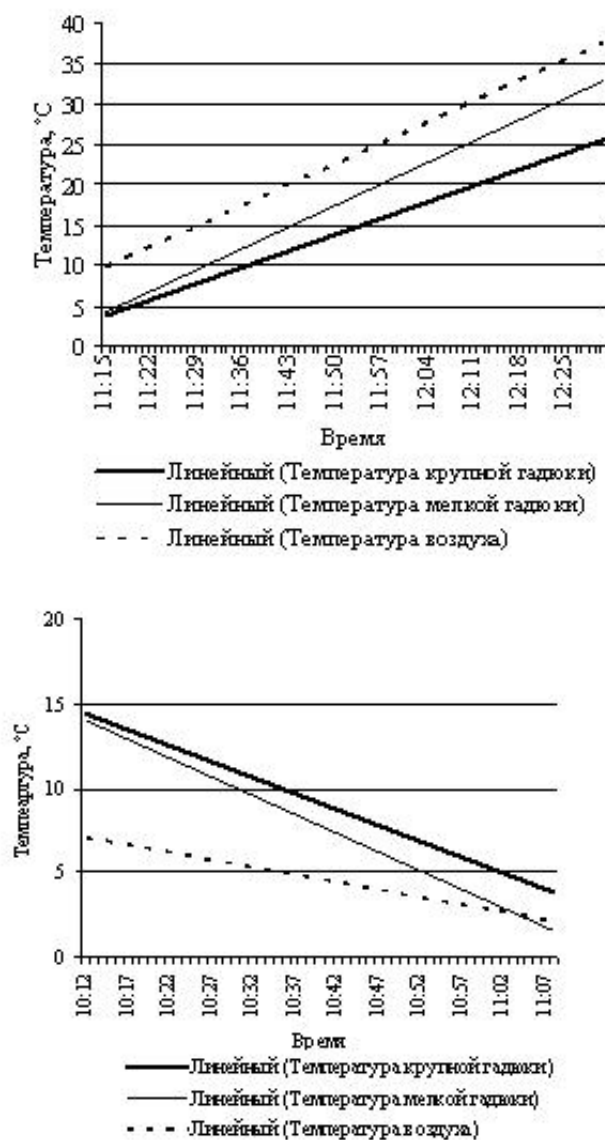
Вечернее остывание вряд ли можно считать настоящей формой поведения, т. к. это вынужденное явление в результате снижения внешней температуры, причем остывание продолжается и в укрытии, превращаясь в ночное, длящееся всю ночь, по крайней мере, у обыкновенной гадюки (Литвинов, Четанов, 2014). Оно обычно обусловлено вечерним снижением внешней температуры или снижением температуры при похолодании. Животное при этом некоторое время остается в активном состоянии, пока температура его тела не достигнет уровня допустимого минимума, соответствующего виду,

подвиду, популяции, определенному времени года, возрасту, полу. После этого следует уход в убежище. Ночное пребывание в укрытии стабилизирует температуру тела животного на уровне, не опасном для жизни, хотя и в этом случае температура не постоянна, а ее уровень следует за уровнем внешней температуры.

Остановимся на размерах и окраске тела, которые, видимо, имеют термоадаптивное значение. В условиях недостатка тепла быстрый нагрев предпочтительнее, т. к. позволяет животному достичь оптимальной подвижности за относительно короткое время. Быстрое остывание в этом случае не выглядит адаптивным, хотя в конце дневной активности в укрытии, например в норе, любая скорость остывания, скорее всего, не имеет особого значения.

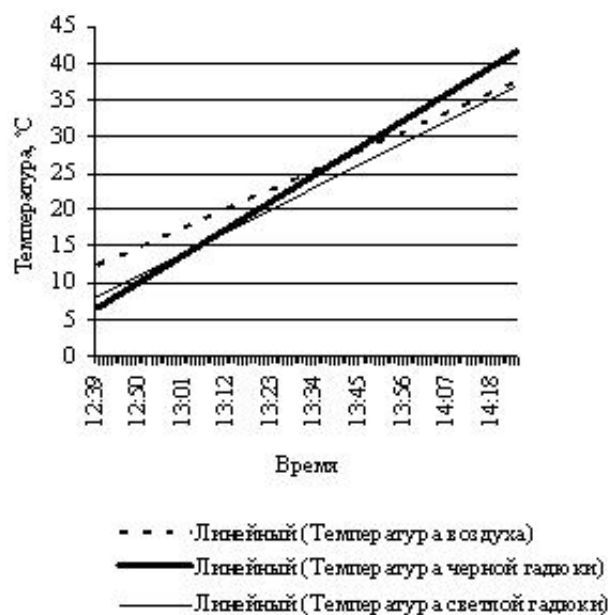
В условиях избытка тепла повышенная скорость утреннего нагрева, возможно, предпочтительнее, чем замедленная, все по той же причине. Скорость остывания, вероятно, также не играет существенной роли.

Эксперименты с нагреванием и последующим охлаждением крупной и небольшой черной особей, черной и светлоокрашенной особей обыкновенной гадюки примерно одинакового размера, особей обыкновенного ужа разного размера и особей разноцветных ящурок более темного и более светлого оттенков окраски спины, на наш взгляд, могут в какой-то мере иллюстрировать вышесказанное (рис. 3).

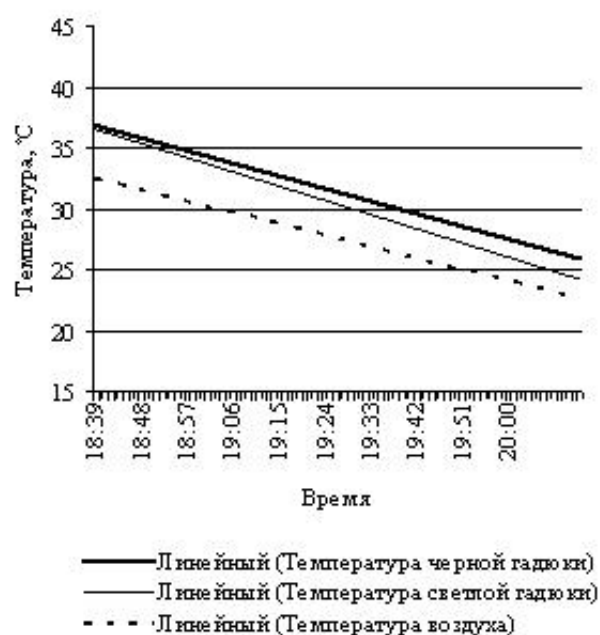




А

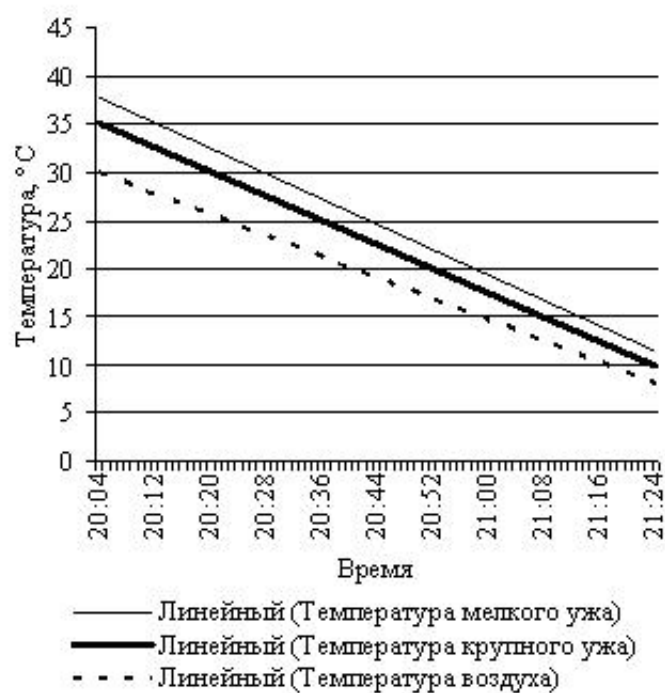
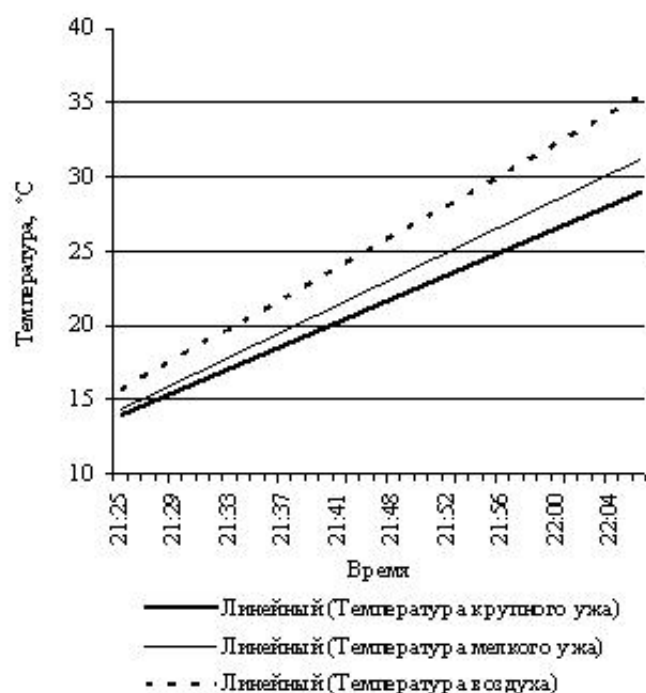


В



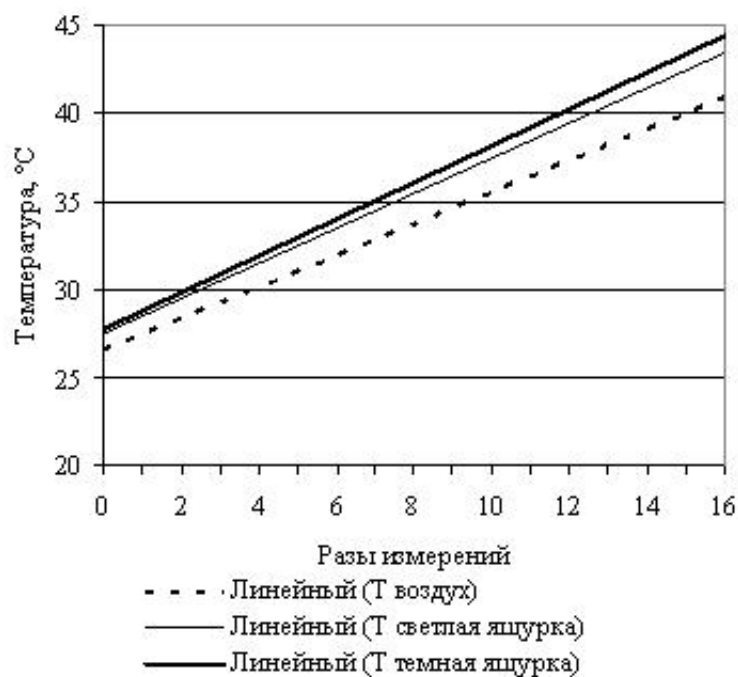
С

Д



E

F



G

Рис. 3. Эксперименты с нагреванием и охлаждением рептилий: А – нагрев крупной и мелкой обыкновенных гадюк; В – охлаждение крупной и мелкой обыкновенных гадюк; С – нагрев черной и светлой обыкновенных гадюк; D – охлаждение черной и светлой обыкновенных гадюк; Е – нагрев крупного и мелкого обыкновенных ужей; F – охлаждение крупного и мелкого обыкновенных ужей; G – нагрев темной и светлой разноцветных ящурок

Fig. 3. Experiments of heating and cooling reptiles: A – heating of large and small Common European adders; B – cooling of large and small Common European adders; C – heating of black and light Common European adders; D – cooling of black and light Common European adders; E – heating of large and small grass snakes; F – cooling of large and small grass snakes; G – heating of dark and light colored steppe-runners

Крупная гадюка (L.+L.cd. 695 мм) нагревается несколько медленнее, чем мелкая (L.+L.cd. 475 мм): 0.20 град./мин по сравнению с 0.22 град./мин. Остывает также медленнее: 0.37 град./мин по сравнению с 0.40 град./мин.

Температура тела гадюки средних размеров, находящейся в экспериментальной норе в июне в 8 ч., то есть перед ее выходом для обогрева, составляет по результатам 15 регистраций 15-18 °C с небольшим округлением. Исходя из этого не крупная гадюка, покинувшая нору, нагревается до средней температуры, определенной для светлой морфы в  $27.3 \pm 0.37$  °C приблизительно за 51 мин., а крупная – за 57 мин. И у крупной, и у мелкой змей сила связи их температуры с температурой воздуха в климатической камере высока и практически не отличается:  $r = 0.94 \pm 0.009$  для первой и  $r = 0.96 \pm 0.006$  для второй ( $t = 1.89$ ;  $P > 0.05$ ).

Подобную тенденцию демонстрирует и результат эксперимента с обыкновенными ужами разных размеров: некрупным (L.+L.cd. 565 мм) и очень крупным (L.+L.cd. 1110 мм).

При первом нагревании скорость роста температуры тела крупного ужа (0.13 град./мин) меньше скорости нагревания более мелкого (0.16 град./мин). То же соотношение скоростей сохраняется и при втором более интенсивном нагревании, соответственно 0.40 град./мин и 0.43 град./мин. Охлаждались оба ужа с одинаковой скоростью 0.30 град./мин.

В таком же эксперименте с утренним выходом из норы, как и с обыкновенными гадюками, крупный уж достигнет своей средней температуры активности в  $25.3 \pm 0.17$  °C примерно за 21 мин., а мелкий за 19 мин.

Некрупное животное с его большей относительной поверхностью тела по сравнению с более крупным обладает меньшей тепловой инерцией, то есть быстрее нагревается и быстрее остывает согласно физическим законам. Разница в скорости изменения температуры тела касается прежде всего

нагрева и в меньшей степени охлаждения. Возможно, разница в достижении оптимальной температуры тела в 5–10 мин. покажется не столь существенной, но если речь идет о возможности быстрого обретения максимальной подвижности, необходимой для защиты от нападения, то ее как раз и может обеспечить приоритет в скорости нагрева.

Существуют ли температурные отличия между светлоокрашенными и черными обыкновенными гадюками (табл. 2)?

Таблица 2. Температурная характеристика черной и светлой морф обыкновенной гадюки в Камском Предуралье

Параметр	Светлая морфа n=160	Чёрная морфа n=42
L.+L.cd. (мм)	573±7.38	577±20.3
Температура воздуха в 5 см (°C)	22.2±0.61	22.5±1.52
Температура субстрата (°C)	24.8±0.52	21.4±0.99
Температура в пищеводе (°C)	28.2±0.36	26.5±0.79
Температура спины (°C)	24.3±0.41	23.3±0.78
Температура живота (°C)	23.9±0.38	23.0±0.77
Мощность ультрафиолета (Вт/м²)	7.0±1.04	3.5±2.04
Мощность видимого света (Вт/м²)	164.6±18.00	125.0±9.59
Падающее тепло (Вт/м²)	37.3±4.72	29.5±4.97
Возвращённое тепло (Вт/м²)	18.2±2.63	14.8±4.18
Сила связи температур воздух/пищевод (h)	0.56±0.08	0.64±0.04
Сила связи температур субстрат/пищевод (h)	0.74±0.04	0.87±0.04
Сила влияния темпер. воздуха на темпер. пищевода (%) (h²)	23.49	33.78
Сила влияния темпер. субстрата на темпер. пищевода (%) (h²)	49.77%	74.61%

Нами указывалось ранее на заметное биотопическое разобшение цветовых морф обыкновенной гадюки (Литвинов, 2004). Светлая морфа преимущественно обитает на склонах южной экспозиции, черная – на опушках и болотах. Весь север Прикамья занят исключительно черной морфой, а юго-восток преимущественно светлоокрашенной. Они демонстрируют заметно различную термофильность. Светлая морфа обитает на более теплом грунте, у нее выше температуры тела, сильнее воздействие на нее потока солнечной радиации. Тем не менее сила связи температуры тела с внешними температурами и сила влияния этих температур на температуру тела у этих двух морф отличается незначительно.

В одном из экспериментов нагревание гадюк проводилось от начальной температуры в клоаке у обеих змей 21.4 °C до 37.5 °C у черной и 34.6 °C у светлой. За одно и то же время в 64 мин. температура черной поднялась на 16.1° со скоростью 0.25 град./мин, а температура светлой гадюки – на 13.2° со скоростью 0.21 град./мин. Соответственно, черная гадюка может достичь верхнего предела своего природного температурного оптимума (для температуры тела это 30.0 °C) примерно за 34 мин. Светлоокрашенная гадюка достигает этого предела примерно за 46 мин. (31.0 °C). Таким образом, черная гадюка получает заметное преимущество перед светлоокрашенной в скорости нагревания.

Охлаждение гадюк происходило в течение 120 мин. За это время черная гадюка снизила свою температуру с 25.0 °C, то есть с оптимальной для нее температуры, до 6.9 °C на 18.1°. Светлая гадюка за это же время снизила свою температуру тоже с 25.0 °C до 6.1° на 18.8°.

Сходные результаты были получены и при проведении экспериментов с разноцветной ящуркой. Нагревали двух самок ящурок одинакового размера более светлого и темного оттенков окраски спины в течение 40 мин. За это время температура поверхности спины темной ящурки поднялась с 27.5 °C до 43.0 °C на 15.5°. Температура спины светлой ящурки выросла с исходной 27.5 °C до 41.6 °C на 14.1°. Скорость нагревания спины темной ящурки составила 0.39 град./мин, светлой ящурки – 0.35 град./мин. Оптимум температуры тела для этих ящурок из Нижнего Поволжья составляет 28.0–33.5 °C. Таким образом, чтобы достичь верхнего предела оптимума, более темная ящурка должна нагреваться за 86 мин., а светлая – за 96 мин.

## Заключение

Напрашивается вывод, что черная или даже просто темная окраска верхней части тела у рептилий дает некоторые преимущества в нагревании, сокращая время, затрачиваемое на этот процесс. Пресмыкающиеся, не успевшие нагреться до оптимальной температуры и поэтому не столь подвижные, могут быть уязвимы для врагов в период утреннего нагревания. Темные особи, таким образом, должны оказываться в более выгодном положении, т. к. быстрее нагреваются. Вечернее охлаждение не дает

таких преимуществ ни темным, ни светлым особям, поскольку в абсолютном большинстве случаев оно происходит в укрытии, то есть в норе, где уязвимость не играет роли. В условиях сильно заросших биотопов черная окраска обыкновенной гадюки, скорее всего, термоадаптивна, мало демаскирует ее в силу закрытости биотопов. В условия остепненных склонов юго-востока Предуралья черный цвет не нужен и требованиям термоадаптивности соответствует серый, к тому же этот цвет хорошо маскирует гадюк на фоне относительно редкой растительности и известняковых и гипсовых обнажений.

Тем не менее нам бы не хотелось абсолютизировать вопрос о размерах тела и роли окраски, поскольку в природе существует баланс адаптаций, когда наиболее существенной, а значит, подхваченной отбором, является та, которая наиболее значима в существующих условиях среды.

## Библиография

Литвинов Н. А. Термобиологические исследования [Thermobiological studies] // Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. С. 127–140.

Литвинов Н. А., Четанов Н. А. Непрерывная регистрация температуры тела обыкновенной гадюки летом [Continuous recording of body temperature in the summer of common viper] // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 5(1). С. 430–435.

Angilletta M. Thermal Adaptation. A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, 2009. 289 p.

Avery R. A. Field Studies of Body Temperatures and Thermoregulations // Biology of the Reptilia. 1982. Vol. 12. P. 93–166.

Brattstrom B. H. Body Temperatures of Reptiles // Amer. Midland Naturalist. 1965. Vol. 73, № 2. P. 376–422.

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. № 28. P. 75–106.

Guillon M., Guiller G., DeNardo D., Lourdaïs O. Microclimate preferences correlate with contrasted evaporative water loss in parapatric vipers at their contact Zone // Can. J. Zool. 2014. P. 81–86.

Elsworth P., Seebacher F., Franklin C. Sustained swimming performance in crocodiles (*Crocodylus porosus*): effects of body size and temperature // Journal of Herpetology. 2003. № 37(2). P. 363–368.

Huey R. B. Temperature, Physiology, and the Ecology of Reptiles // Biology of the Reptilia. London: Academic Press Inc., 1984. P. 25–91.

Lourdaïs O., Guillon M., DeNardo D., Blouin-Demers G. Cold climate specialization: Adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers // Physiology & Behavior. 2013. № 119. P. 149–155.

Seebacher F., Elsworth P., Franklin C. Ontogenetic changes of swimming kinematics in a semi-aquatic reptile (*Crocodylus porosus*) // Australian Journal of Zoology. 2003. № 51(1). P. 15–24.

Seebacher F., Franklin C. The effect of heat transfer mode on heart rate responses and hysteresis during heating and cooling in the estuarine crocodile *Crocodylus porosus* // The Journal of Experimental Biology. 2003. № 206(7). P. 1143–1151.

Seebacher F., Elsey R., Trosclair P. Body temperature null distributions in reptiles with nonzero heat capacity: Seasonal thermoregulation in the American alligator (*Alligator mississippiensis*) // Physiological and Biochemical Zoology: ecological and evolutionary approaches. 2003. № 76(3). P. 348–359.

Seebacher F. A review of thermoregulation and physiological performance in reptiles: what is the role of phenotypic flexibility? // J. Comp. Physiol. B. 2005. P. 175.

Seebacher F., Franklin C. E. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review // J. Comp.

Литвинов Н. А. К вопросу об оценке температуры тела рептилий, ее соотношении с внешней температурой и адаптивности размеров и окраски // Принципы экологии. 2015. № 1. С. 4–16. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4061

---

Physiol. B. 2005. P. 175.

### **Благодарности**

Выражаю глубокую благодарность своим коллегам Н. А. Четанову, С. В. Ганцук и С. А. Шуракову за помощь в настоящем исследовании.

# On the estimation of body temperature of reptiles, its relation with outside temperature and adaptability of size and color

**LITVINOV  
Nikolay**

*Perm State Humanitarian Pedagogical University,  
ganshchuk@mail.ru*

## **Keywords:**

Reptiles  
body temperature  
size  
color  
thermoadaptive behavior  
the absolute temperature optimum

## **Summary:**

The main temperature data of reptiles and the method of calculating their absolute optimum temperature, using linear regression are discussed. There are three forms of reptile's thermoadaptive behavior: heating to the optimal level of body temperature, the control over the temperature during the daytime and evening cooling, although the latter is forced by lowering external temperature. Large-size and small-size individuals differ in the rate of changing body temperature mainly in heating and to a lesser extent in cooling. The difference in achieving optimal body temperature does not look significant, but as for the maximal mobility needed to defend against an attack, it just may be provided due to the priority in the heating rate. Black or even dark color of the upper part of a reptiles' body also give some advantages, reducing the time of heating.

## **References**

- Litvinov N. A. Thermobiological studies, Zmei Volzhsko-Kamskogo kraya. Samara: Izd-vo Samarskogo nauchnogo centra RAN, 2004. P. 127–140.
- Litvinov N. A. Chetanov N. A. Continuous recording of body temperature in the summer of common viper, *Izvestiya Samarskogo NC RAN*. 2014. T. 16, No. 5(1). P. 430–435.
- Angilletta M. Thermal Adaptation. A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, 2009. 289 p.
- Avery R. A. Field Studies of Body Temperatures and Thermoregulations, *Biology of the Reptilia*. 1982. Vol. 12. R. 93–166.
- Brattstrom V. N. Body Temperatures of Reptiles, *Amer. Midland Naturalist*. 1965. Vol. 73, No. 2. P. 376–422.
- 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.
- Guillon M., Guiller G., DeNardo D., Lourdaïs O. Microclimate preferences correlate with contrasted evaporative water loss in parapatric vipers at their contact Zone, *Can. J. Zool.* 2014. R. 81–86.
- Elsworth P., Seebacher F., Franklin C. Sustained swimming performance in crocodiles (*Crocodylus porosus*): effects of body size and temperature, *Journal of Herpetology*. 2003. No. 37(2). R. 363–368.
- Huey R. B. Temperature, Physiology, and the Ecology of Reptiles, *Biology of the Reptilia*. London: Academic Press Inc., 1984. P. 25–91.
- Lourdaïs O., Guillon M., DeNardo D., Blouin-Demers G. Cold climate specialization: Adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers, *Physiology & Behavior*. 2013. No. 119. R. 149–155.
- Seebacher F., Elsworth P., Franklin C. Ontogenetic changes of swimming kinematics in a semi-aquatic reptile (*Crocodylus porosus*), *Australian Journal of Zoology*. 2003. No. 51(1). R. 15–24.

Seebacher F., Franklin C. The effect of heat transfer mode on heart rate responses and hysteresis during heating and cooling in the estuarine crocodile *Crocodylus porosus*, *The Journal of Experimental Biology*. 2003. No. 206(7). R. 1143–1151.

Seebacher F., Elsey R., Trosclair P. Body temperature null distributions in reptiles with nonzero heat capacity: Seasonal thermoregulation in the American alligator (*Alligator mississippiensis*), *Physiological and Biochemical Zoology: ecological and evolutionary approaches*. 2003. No. 76(3). R. 348–359.

Seebacher F. A review of thermoregulation and physiological performance in reptiles: what is the role of phenotypic flexibility?, *J. Comp. Physiol. B*. 2005. R. 175.

Seebacher F., Franklin C. E. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review, *J. Comp. Physiol. B*. 2005. R. 175.





УДК 591.54

## Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования

**ЧЕРЛИН**

**Владимир**

**Александрович**  
**Ключевые слова:**

рептилии  
температура  
терморегуляция  
адаптация

*Зоопарк СПб, cherlin51@mail.ru*

### **Аннотация:**

В статье рассматриваются основные элементы понятийного аппарата и другие аспекты термобиологии рептилий, которые необходимо учитывать при рассмотрении проблемы их термальных адаптаций. В статье определены различия между понятиями «термобиологические особенности» и «термальные адаптации», которые в литературе часто используются как синонимы. Показано, что в адаптации рептилий к внешним условиям большое значение имеет комплекс термофизиологических показателей и реакций, определяющий условия реализации полной активности. Связь между термофизиологическими показателями рептилий, описывающими условия реализации полной активности, и характеристиками природных условий среды не всегда однозначна. Между ними существует важный посредник – системы поведенческой и физиологической терморегуляции – который существенно нарушает однозначность этой связи. Благодаря системам терморегуляции (в основном поведенческой) мезофилы могут успешно обитать в регионах с жарким климатом, а в холодных климатах могут жить рептилии, которым регулярно необходим нагрев тела до 30–34 °С. Анализируется значение поведенческих регуляторных реакций, физиологических температурно зависимых, терморегулирующих и терморегулируемых реакций в комплексе термальных адаптаций рептилий. Показано ключевое значение комплекса термофизиологических, стабильных (неизменных ни географически, ни сезонно), терморегулирующих показателей гомеостаза (физиолого-экологической матрицы) в адаптации рептилий к природно-климатическим условиям регионов обитания. Описаны механизмы формирования пространственно-временных структур суточной и сезонной активности и регулирования эндогенных сезонных циклов питания и размножения. Показано, что индивидуальные адаптации к условиям термальной среды происходят у рептилий преимущественно не за счет модификации термофизиологических характеристик, а благодаря тонкой подстройке пространственно-временных структур суточной и сезонной активности с помощью поведенческих регуляторных реакций, позволяющих сохранить неизменными показатели гомеостаза, входящие в комплекс физиолого-экологической матрицы. При этом основная задача индивидуальных термальных адаптаций – сохранение показателей термального гомеостаза в разных

условиях среды. В изучении термобиологии рептилий предлагается сменить акцент с исследования пластичности термобиологических характеристик на изучение стабильности видоспецифичного комплекса физиолого-экологической матрицы и приемов сохранения этой стабильности в разных условиях среды.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. К. Голованов

Получена: 18 апреля 2015 года

Опубликована: 28 апреля 2015 года

## Введение

В литературе имеется большой объем материалов, описывающих различные стороны адаптации рептилий к температурным условиям среды. В свое время было опубликовано несколько крупных статей и сводок по этой теме (Cowles, Bogert, 1944; Brattstrom, 1965; Tempelton, 1970; Cloudsley-Thompson, 1971). На том этапе исследований они касались в основном феноменологии явления – чисто описательных признаков, констатирующих некоторые внешние проявления терморегуляции рептилий, но в которых не были учтены эндогенные характеристики, связанные у пресмыкающихся, в частности, с механизмами регуляции температуры тела. Такое описание адаптаций рептилий, конечно, имеет право на существование, но оно мало помогает в понимании термобиологии этих животных.

Несколько лет назад вышла книга, посвященная непосредственно тепловым адаптациям рептилий (Angilletta, 2009). В ней подробно рассматриваются вопросы, связанные с температурной изменчивостью, чувствительностью, терморегуляцией, акклимацией, коадаптациями, эволюцией термобиологической сферы, сравниваются различные математические модели, описывающие разные стороны тепловых адаптаций, и т. п.

В последнее время в литературе стали встречаться два термина, описывающие степень проявленности терморегуляции у рептилий и/или формы их адаптации к термальным условиям среды: *thermoregulators* (терморегуляторы – животные, которые активно и эффективно регулируют температуру тела) и *thermoconformers* (термоконформеры – животные, которые не проявляют активных усилий по регуляции температуры тела, т. е. оперативная температура почти совпадает с реальной температурой тела живых животных в данных условиях. Оперативная температура – температура тела, которая устанавливается как проявление «термального равновесия» между телом животного и «термальным фоном» среды в случае, если бы у животного не существовало никаких проявлений физиологической и поведенческой терморегуляции. Наиболее правильно было бы определять ее как температуру мертвого тела, помещенного в ту же среду, где находится и живое животное. Но на практике, по понятным причинам, ее определяют не так, а как температуру макета тела животного, сделанного в натуральную величину из специально подобранных материалов, сходных по теплоемкости и теплопроводности с телом животного, часто – из меди и ее сплавов (Bakken, 1992; и мн. др.). Другими словами, температура тела в этом случае практически пассивно следует за температурами среды. Нужно признать, что относительные термоконформеры среди рептилий, безусловно, существуют (Alcala, Brown, 1966; Hertz, 1974; Huey, 1974; Huey, Webster, 1976; Rand, Humphry, 1968; Ruibal, 1961; Ruibal, Philibosian, 1970; Stebbins et al., 1967; и др.). Но они именно относительные, поскольку, чаще всего, такие виды почти не регулируют температуру тела в границах тех диапазонов температур, в которых они оказываются в природных условиях и которые при этом почти соответствуют эндогенно потребным температурам тела данных видов рептилий, и/или динамика температур среды обеспечивает эндогенно потребную динамику температуры тела без активного применения специальных механизмов оперативной регуляции (оперативный – приспособленный для правильного и быстрого практического выполнения тех или иных задач, умеющий справляться с практическими задачами – Толковый словарь..., 1938). Сам факт того, что терморегуляционные реакции у них не всегда четко наблюдаются, – это не проявление отсутствия терморегуляции или наличия какого-то специфического ее механизма, а лишь большая или меньшая степень редукции существующего, стандартного механизма терморегуляции, связанная с особенностями физиологии и обитанием в тропических климатах, где температуры среды не опускаются слишком низко и/или не поднимаются слишком высоко и где сезон таких «теплых» условий имеет в году большую продолжительность (теплый сезон с температурами около 28–32° длится практически весь год).

Кроме того, используется еще одна пара терминов: *thermal specialists* (рептилии, которые

удерживают температуру тела в узком диапазоне; близко к понятию «стенотермы») и *thermal generalists* (рептилии, температура тела которых находится в широком диапазоне, т. е. они не так четко регулируют температуру тела; близко к понятию «эвритермы»). Однако и это разделение не дает сколь-нибудь важной информации, поскольку если, например, два разных вида рептилий удерживают температуру тела в достаточно узком диапазоне, но делают это за счет сильно различающихся эндогенных механизмов или вследствие того, что температуры среды в месте обитания подвержены слабым колебаниям, то эти ситуации надо четко различать.

Несмотря на большое количество публикаций, касающихся термальных адаптаций рептилий, нам кажется возможным и необходимым еще раз обратиться к этой теме. Рассматривая способы адаптации пресмыкающихся к термальным условиям, важно, видимо, учесть, кроме прочего, эндогенные характеристики этих животных, связанные, в частности, с терморегуляцией, во всей сложности их внутренних и внешних взаимосвязей. Выявление общих эколого-физиологических и физиолого-экологических закономерностей позволит описать механизмы этих адаптаций, а уже как следствие – создать естественную физиолого-экологическую модель адаптации рептилий к температурным условиям, т. е. выявить основные пути формирования и развития этих адаптаций.

## Материалы

Материалом для данной статьи служат результаты сорокалетней работы по термобиологии рептилий (Черлин, 1989, 2012а, 2014). Сбор первичной информации в полевых условиях происходил в пустынях и горах Средней Азии на территориях заповедников – Бадхызского (Кушка, южная Туркмения), Репетекского (восточные Каракумы, Туркмения), Сюнт-Хасардагского (Кара-Кала, юго-западная Туркмения), Кугитангского (хребет Кугитанг, южная Туркмения), Кызылкумского (восточные Кызылкумы, Узбекистан), Нуратинского (Нуратинский хребет, Узбекистан), во многих других точках – на Красноводском плато (западная Туркмения), в окрестности озера Айдаркуль (Узбекистан), на хребте Бабатаг (Узбекистан), на Гиссарском хребте (Узбекистан), в окрестностях и на территории гор. Ташкента (Узбекистан), на хребте Копетдаг (южная Туркмения). Также исследования велись в других природных зонах: в Ленинградской области (на Карельском перешейке), в Карелии (заповедник «Кивач»), на острове Кунашир (Дальний Восток), а также в болотах дельты реки Миссисипи (штат Луизиана, юг США), в низинных тропических лесах национального парка «Уджун-Кулон» (западная оконечность острова Ява и близлежащие острова, Индонезия), в горных лесах у пос. Сите-Гунунг (северо-западная часть о. Ява, Индонезия). В полевых условиях была исследована термобиология 50 видов рептилий фауны бывшего СССР и 8 тропических видов. Работы проводились в течение 22 полевых сезонов (в общей сложности более 40 месяцев). Серии измерений по каждому из изученных видов в зависимости от их доступности составляли от 30–40 до нескольких сотен. В отдельных случаях число измерений могло превышать тысячу. В общей сложности были обработаны материалы 6372 встреч рептилий разных видов в природе, более 20000 измерений среды и тела рептилий при этих встречах и около 90000 измерений, полученных на наших метеорологических площадках.

Более 250 экземпляров пойманных в разное время рептилий интересующих видов привозили в места, где возможно было их удовлетворительно содержать в неволе, с ними проводили специальные исследования по термобиологии. Такими местами в разное время были террариумные отделы Ленинградского и Ташкентского зоопарков, Зоологический институт АН СССР, герпетарий АОЗТ «Биопрепарат» и домашние террариумы в Санкт-Петербурге.

Кроме того, в течение более 30 лет в этих организациях мы вели наблюдения за другими содержащимися в неволе видами рептилий фауны бывшего СССР – за 63 видами (более 2,5 тысячи экземпляров), из которых 38 видов змей (13 видов ядовитых), 20 видов ящериц и 4 вида черепах, а также за 115 тропическими видами (около 760 экземплярами), включая 6 видов сухопутных и 11 видов водяных черепах, 9 видов крокодилов, 44 вида ящериц и 45 видов змей (13 видов ядовитых).

## Методы

Основной отличительной чертой авторской методологии сбора информации по термобиологии рептилий является выделение статусов и форм их активности (Черлин, 1991, 2010, 2013б), в которых стратегии отношения к температуре различны (раздел «Статусы и формы активности у рептилий»).

Наиболее полный материал по какому-либо виду рептилий мы получали, если изучали его в полевых условиях и дополняли наблюдениями, измерениями и опытами при содержании их в неволе. Эти варианты исследований гармонично дополняют друг друга: с одной стороны, в хорошо организованном и оборудованном террариуме, где контроль и наблюдение за животными во всех фазах

активности облегчается, легко наблюдается то, что в поле можно не заметить в связи со скрытностью и осторожностью животных, с другими осложняющими обстоятельствами; с другой стороны, в поле поведение животных более полное, демонстрирующее в естественном состоянии сложные связи активности и поведения рептилий с условиями среды, «завуалированные» или неявно проявляющиеся в условиях неволи, где параметры среды задает человек.

Кроме того, в полевых условиях в одних и тех же «базовых» географических точках стационарные исследования проводили по-возможности в течение 3-5 лет в разные сезоны года, а также в разных частях ареала и в разных экологических условиях.

Окончательный вариант метода сбора информации в поле и в лаборатории, сформировавшийся в результате многолетних исследований, представляет собой комплекс из трех взаимосвязанных блоков: 1) подробного изучения климатических условий биотопов и микростаций в местах обитания рептилий данного вида, 2) различных вариантов наблюдений за поведением пресмыкающихся с выявлением форм терморегуляционного поведения и форм активности, 3) изучения суточной и сезонной динамики температуры тела животных в связи с выявленными формами активности.

Обработка материалов встреч и наблюдений производилась по специально разработанным методикам отдельно по формам поведенческой активности (Черлин, 2010, 2013б, 2014).

## Результаты

### ОСНОВНАЯ НАПРАВЛЕННОСТЬ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ РЕПТИЛИЙ

Начать разговор о таком комплексном понятии, как тепловые адаптации, нужно с принципов организации терморегуляции у рептилий.

Рептилии – эктотермные животные, температура их тела поддерживается в основном за счет факторов внешней среды, они не имеют более или менее значимого эндогенного механизма для повышения температуры тела. Практически все аспекты жизнедеятельности рептилий оказываются температурно зависимыми: биохимия, физиология, поведение, экология и т. п. (Van Damme et al., 1991; Shine, Harlow, 1993; Bauwens et al., 1995; Черлин, 2014; и мн. др.), поэтому регулирование температуры тела для пресмыкающихся – одна из самых главных задач в обеспечении их жизнедеятельности.

Какова основная направленность регуляции температуры тела у рептилий?

Один из аспектов терморегуляции направлен на реализацию принципа стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных: в прогрессивной эволюции позвоночных животных наблюдается направленность на стабилизацию высокой температуры тела (Рюмин, 1939, 1940; Черлин, 1990, 2012в). Этот принцип необходим, в частности, для энергетической оптимизации работы ферментных систем организма (Черлин, 1990, 2012в), способствует более интенсивной работе внутренних органов, анализаторов, а также энергообеспеченности активности на клеточном уровне (Черлин, 1988в, 2014). Эта стабилизация может осуществляться либо за счет тепловых факторов внешней среды, либо за счет эндогенной теплопродукции. Рептилии демонстрируют максимальное среди позвоночных животных развитие эффективной терморегуляции за счет экзогенных тепловых факторов благодаря, прежде всего, прекрасно развитому комплексу терморегуляционного поведения. Отчасти поэтому они – высшие эктотермы.

Следовательно, важная направленность терморегуляции рептилий – поддержание определенной суточной и сезонной динамики температуры тела, в рамках которых должен иметься промежуток времени с высокой температурой тела. Эта необходимость периодически нагреваться наблюдается практически у всех пресмыкающихся. Бывают, правда, и крайне редкие исключения. Например, высокоспециализированные виды, населяющие «холодные» географические области, которые вообще крайне редко прогреваются солнцем, – бирманская гадюка *Azemiops feae* (Kardong, 1986; Orlov, 1997; и др.), или живущая в перманентно «холодных» стациях бразильская змеиношейная черепаха *Hydromedusa maximiliani* (Souza, Martins, 2006), или мадагаскарские гекконы рода *Uroplatus* и др. Хотя и здесь не все так однозначно. По устному сообщению известного террариумиста и герпетолога С. Рябова (Московский зоопарк), при содержании в неволе, например, бирманских гадюк, которые, действительно, в природе практически никогда не греются (во всяком случае, никто и никогда этого не наблюдал у этих облигатно ночных змей), выясняется следующее: когда в террариуме им предоставляется возможность нагреваться, они делают это с большим удовольствием и подолгу. Правда, при этом они в 100 % случаев через короткое время погибают в результате бурного развития у них гельминтов.

Другой аспект терморегуляции у рептилий направлен на реализацию закона автономизации жизнедеятельности живой системы: эволюционное развитие живых систем направлено на уменьшение зависимости их жизнедеятельности от внешних для них факторов (Черлин, 2012б).

Реализация этого закона выражается в своеобразной форме связи температуры тела рептилий со средой: благодаря активному использованию и развитию специфических комплексов физиологических и поведенческих регуляторных реакций рептилии

1) усиливают оперативную связь температуры тела с микроклиматическими термальными факторами среды, но за счет этого одновременно

2) ослабляют зависимость своей жизнедеятельности от климатических условий географического региона обитания.

Таким образом, еще одна важная направленность терморегуляции рептилий – удовлетворение эндогенных потребностей рептилий во временной стабилизации температуры тела в течение некоторой части суток и в реализации суточной и сезонной динамики температуры тела за счет максимально эффективной, оперативной связи температуры тела с тепловыми факторами среды (тепловые факторы среды – факторы, влияющие на температуру тела животного путем теплового излучения, конвекции и теплообмена при контакте).

### КЛЮЧЕВЫЕ ПОНЯТИЯ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ

Для того чтобы понять, как происходит процесс адаптации рептилий к тепловым условиям внешней среды, необходимо иметь представление о том, как организована структура термобиологических характеристик у рептилий, в чем состоят их термальные потребности, за счет чего и как они могут удовлетворяться. Именно это в сжатой форме мы описываем в данном разделе (подробно см.: Черлин, 2014).

#### Статусы и формы активности у рептилий

При изучении термобиологии рептилий выяснилось, что одним из важных ее элементов являются понятия активности, ее статусы и формы (Черлин, 2014).

*Активность, sensu lato*, – всеобщая характеристика живых существ, их собственная динамика как источник преобразования или поддержания ими жизненно значимых связей с окружающим миром (Дудьев, 2008. Стр. 17);

– фундаментальное свойство живых организмов, выражающееся в их способности, преодолевая и используя внешние воздействия для реализации своих потребностей, целесообразно реагировать на факторы внешней среды (Покровский, 2005. Стр. 24).

Первое упоминание о разделении активности рептилий на неактивное и активное состояния, последнее из которых делится на полную и неполную активность, отмечено в работе С. С. Либерман и Н. В. Покровской (1943), хотя в ней авторы не называли описанные ими состояния «статусами активности» или какими-то другими специальными терминами. Статусы активности – относительно однородные состояния животных, в которых они могут в той или иной мере *полноты* осуществлять комплексы поведенческих актов, а) реализующих жизнеобеспечение *особей* (индивидуальная безопасность, терморегуляция, питание и пр.), б) активно включающих их в жизнь *популяций* (поддержание социальной структуры, охрана, размножение и пр.) и в) активно включающих их в жизнь *биоценозов* (пищевые цепи, межвидовые взаимодействия и пр.).

Но прежде чем говорить о статусах и формах активности, нужно определить «вспомогательный» термин, который будет встречаться в статье.

*Рутинная активность* – весь комплекс ежедневной, обычной, нормальной активности (*normal activity* – Cowles, Bogert, 1944; Huey, 1982; и др.) животного (в том числе и двигательной), направленный на его жизнеобеспечение, включающий регуляторные поведенческие реакции, а также поведение, связанное с питанием, коммуникациями, размножением, режимами активности и отдыха и т. п. Поскольку рутинная активность «связывает» жизнедеятельность животного с абиотическим и биотическим окружением, регуляция оптимальных (или хотя бы просто адекватных, допустимых) условий реализации рутинной активности для рептилий – задача первостепенной важности.

*Состояние полной активности* – животные находятся в состоянии, в полной мере обеспечивающем эффективное протекание всех основных поведенческих актов, характерных для рутинной активности (локомоции, терморегуляция, питание, сексуальность, территориальность, защита, коммуникации и т. п.). В этом состоянии движения рептилий активны, быстры (адекватно видовым особенностям) и точны. Состояние неполной активности – животные находятся при температурах тела, недостаточно высоких для перехода в состояние полной активности; при этом рептилии могут совершать ряд поведенческих актов, характерных для полной активности (локомоции, даже питание), но набор их неполный, реактивность, скорость и точность движений понижены. Терморегуляторные поведенческие реакции в

переходных состояниях проявляются, но они направлены почти исключительно на повышение температуры тела до уровня перехода в состояние полной активности, на ускорение нагревания тела или замедление его остывания.

*Формы активности* – это комплекс поведенческих реакций, с помощью которых реализуется специфическая функциональная нагрузка каждого из статусов активности, осуществляется связь жизнедеятельности животных с тепловым фактором. У всех групп пресмыкающихся можно выделить стандартные формы активности. Они чрезвычайно важны тем, что, во-первых, в каждой из них рептилии поддерживают какую-то одну из сторон отношения к температуре: либо имеют возможность не обращать на нее внимания, либо удерживают на каком-то определенном уровне, либо направленно ее повышают или понижают, либо противодействуют избыточному нагреванию или слишком быстрому остыванию. Во-вторых, в каждой из форм активности рептилии имеют возможность реализовать и реализуют вполне конкретный набор поведенческих актов, важных для жизнедеятельности индивидуального животного, популяции и вида в целом: активные локомоции, питание, эффективная защита, проявление полового поведения и т. п. Выявление форм активности, таким образом, является одновременно и описанием важнейших принципов связи жизнедеятельности рептилий с температурой, что, в свою очередь, позволяет более полно и эффективно исследовать температурные предпочтения и границы, физиологические закономерности, связанные с температурой, и т. п.

*Формы активности рептилий в неактивном состоянии – ночной покой, анабиотические состояния (гибернация, эстивация).*

*Формы активности рептилий в состоянии полной активности – термостабилизирующее поведение, термонеутральное поведение, терминг, добровольный перегрев, дневной отдых.*

*Термостабилизирующее поведение* – форма активности, при которой особи реализуют комплекс поведенческих актов, направленных на удовлетворение своих индивидуальных потребностей, видоспецифичных потребностей жизнеобеспечения популяции и взаимодействие с биотическим окружением, т. е. выполняют активную функцию в биоценозе (питание, внутривидовые коммуникации, связанные с размножением, территориальностью, поддержанием социальной структуры популяции и т. п., межвидовые коммуникации – охрана территории и т. п.); температура их тела при этом находится (активно удерживается или пассивно оказывается) в определенном нешироком диапазоне, внутри которого стремится оказаться в еще более узких рамках. Если у животных в середине дня активность прерывается, например, в связи со слишком высокими температурами среды, то можно выделить *первичное термостабилизирующее поведение* (до ухода в убежище днем) и *вторичное термостабилизирующее поведение* (после выхода из дневного убежища во второй половине дня). Термостабилизирующее поведение характерно только для игуаноморфных, сцинкоморфных, веритеницевых и варановых ящериц.

*Термонеутральное поведение* – форма активности, при которой рептилии, как и при термостабилизирующем поведении, реализуют ряд поведенческих актов, направленных на удовлетворение своих индивидуальных потребностей, видоспецифичных потребностей жизнеобеспечения популяции и взаимодействие с биотическим окружением; но, в отличие от термостабилизирующего поведения, температура тела при этом может направленно не поддерживаться в узком диапазоне, оказываться часто существенно ниже модальной (предпочитаемой) и поэтому варьировать в довольно широких пределах. Термонеутральное поведение характерно только для гаттерии, gekkonovых ящериц, змей, крокодилов и черепах.

*Терминг (therming)* – форма активности, при которой рептилии греются, крайне редко отвлекаясь на другие формы активности (питание, социальные контакты и т. п.). Температура тела при этом удерживается примерно на одном, достаточно высоком уровне в диапазоне термостабилизации. Терминг наблюдается только у гаттерии, gekkonovых ящериц, змей, крокодилов и черепах. Терминг – чрезвычайно важная форма поведения, поскольку рептилии, для которых она характерна, именно при ней активно и направленно поддерживают температуру тела в диапазоне термостабилизации и набирают необходимое «количество теплоты» для протекания важнейших физиологических процессов (переваривания корма, гаметогенеза, беременности). При этом необходимо различать термины «терминг» и «баскинг». *Баскинг (basking)* – форма терморегуляционного поведения (а не форма активности), при которой рептилии греются, т. е. тем или иным способом получают тепло; температура тела при этом может подниматься, оставаться на одном уровне или опускаться. Он может наблюдаться при разных формах активности и у всех групп пресмыкающихся.

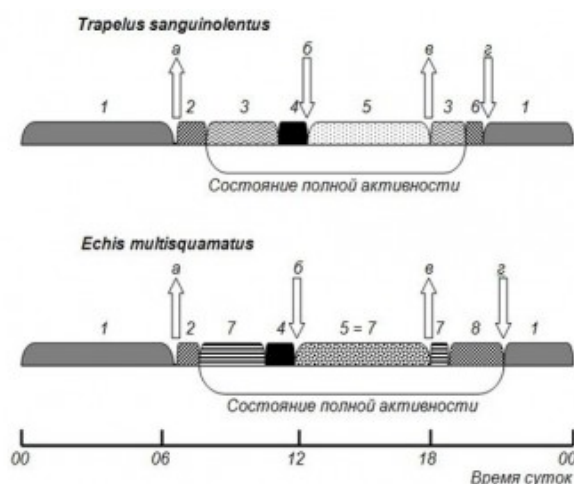
*Добровольный перегрев* – форма активности, при которой животные добровольно находятся в зоне интенсивного поступления тепла, температура их тела при этом выше диапазона

термостабилизации. Животные при добровольном перегреве специальными (поведенческими и физиологическими) приемами противодействуют повышению температуры тела, замедляют скорость ее повышения до верхнего предела температуры активного состояния. Эта форма поведения в норме встречается не так уж часто и связано это обычно с некими особыми случаями. Например, самец степной агамы весной в период половой активности очень серьезно относится в охране своей территории и пытается как можно дольше, даже в жаркую середину дня, оставаться на ветках кустов. Беременные самки или животные, проглотившие большую добычу, иногда задерживаются в зоне сильного нагрева, что вызвано соответствующими, специфическими физиологическими потребностями. Могут быть и другие случаи. Эта форма поведения характерна только для игуаноморфных, сцинкоморфных, веретеницевых и варановых ящериц.

**Формы активности рептилий в состоянии неполной активности** – формы активности, при которых температура тела животных ниже температуры, обеспечивающей полную активность; при этом рептилии стремятся либо повысить ее до необходимого высокого уровня и перехода в состояние полной активности, либо замедлить остывание. К таким формам активности относятся: нагревание, остывание, псевдотермостабилизирующее поведение.

**Псевдотермостабилизирующее поведение** – форма активности, которая наблюдается у рептилий в условиях, когда термальные факторы среды достаточно длительное время не позволяют температуре тела повыситься до температуры полной активности. В этих прохладных условиях рептилии проводят иногда продолжительное время, ожидая появления солнца или начала влияния другого источника активного поступления тепла. При этой форме поведения животные, как и при термостабилизирующем поведении, реализуют ряд важных поведенческих функций (питание, локомоции), но набор их неполный, делается это не так активно, как при термостабилизирующем поведении, движения недостаточно быстры, точны и результативны. Их основное внимание направлено, прежде всего, на отслеживание возможности нагреться. Мы наблюдали такое поведение у рептилий, живущих в условиях с прохладной и изменчивой погодой: например, у живородящих ящериц *Zootoca vivipara* в Ленинградской области и в Карелии, у агам Чернова *Laudakia chernovi* на высоте более 2000 м над уровнем моря на хребте Кугитанг, ранней весной в Каракумах у песчаных круглоголовок *Phrynoscephalus interscapularis*. Эта форма поведения характерна только для игуаноморфных, сцинкоморфных и веретеницевых и варановых ящериц.

Возможные суточные последовательности форм активности у разных видов рептилий приведены на рис. 1.



**Рис. 1.** Суточная последовательность поведенческих реакции, связанных с температурой, у разных видов рептилий: а – выход на поверхность утром; б – уход с поверхности днем; в – выход на поверхность вечером; г – уход с поверхности вечером; 1 – ночной покой; 2 – нагревание; 3 – термостабилизирующее поведение; 4 – добровольный перегрев; 5 – дневной отдых; 6 – остывание; 7 – терминг; 8 – термонеutralное поведение

**Fig. 1.** The daily sequence of behavioral reactions connected with the temperature in different reptile species: а – travel to the surface in the morning; б – leaving the surface at midday; в – travel to the surface in the evening; г – leaving the surface in the evening; 1 – night rest; 2 – heating; 3 – thermal stabilizing

behavior; 4 - voluntary overheating; 5 - day rest; 6 - cooling; 7 - therming; 8 - thermal neutral behavior

#### *Термобиологические показатели рептилий, их изменчивость и стабильность*

Говоря о термобиологических показателях, необходимо обратить внимание на очень важное обстоятельство. Существуют физиологически обусловленные термобиологические показатели, а есть те диапазоны температур тела в рамках физиологически стабильных границ, которые рептилии имеют возможность выбрать и проявить лишь в конкретных климатических условиях среды. Если внешние условия не позволяют рептилиям проявить весь потенциальный диапазон своих физиологических возможностей, то можно наблюдать заметные различия в результатах исследований одного и того же вида, например, в лаборатории и в природе, в разных биотопах в естественных условиях. Но это будут не физиологически, а лишь экологически, экзогенно обусловленные различия. Поэтому мы разделили термобиологические показатели рептилий на термофизиологические и термозэкологические (Черлин, Музыченко, 1988).

*Термофизиологические показатели* описывают полные потенциальные предпочтения и границы, а *термозэкологические показатели* чаще всего демонстрируют лишь более узкую часть термофизиологического диапазона, которая имеет возможность проявиться в данных климатических и экологических условиях. Смысл и происхождение этих искажений проиллюстрированы на рис. 2.

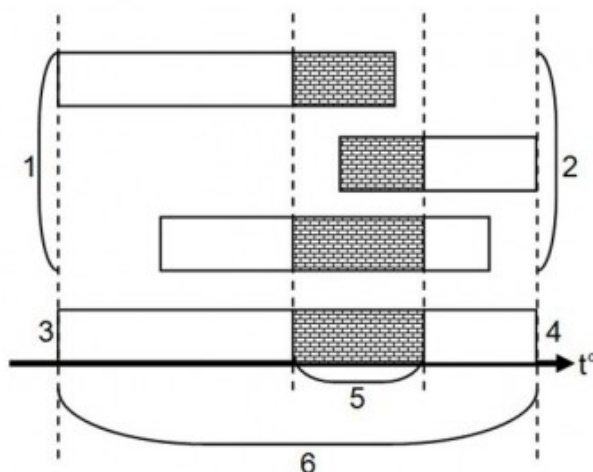


Рис. 2. Термобиологические показатели рептилий одного и того же вида, корректно полученные в различных полевых условиях и в лаборатории: 1 - в полевых условиях, 2 - термозэкологические показатели, 3 - в лаборатории, 4 - термофизиологические показатели, 5 - диапазон термостабилизации, 6 - диапазон полной активности

Fig. 2. Thermobiological features of the same species of reptiles in different field and laboratory conditions. 1 - field conditions, 2 - thermoecological indicators, 3 - in laboratory, 4 - thermophysiological indicators, 5 - the thermostabilization range, 6 - full activity range

Основные *термофизиологические показатели*, которые имеет смысл в данном контексте рассматривать: *диапазон температур полной активности* ограничивается минимальной и максимальной температурами полной активности; *диапазон термостабилизации* (довольно узкий диапазон высоких температур тела, который рептилии активно, направленно и оперативно поддерживают у себя в течение более или менее продолжительного времени); *критические минимум и максимум* температуры тела (температуры тела при наступлении холодового и теплового шоков); *температуры ночного покоя* (температуры тела, которые рептилии активно и направленно поддерживают у себя в состоянии ночного покоя и которые необходимы им для поддержания суточного градиента температуры тела); *диапазон суточных колебаний температуры тела* - диапазон температур между максимальной температурой тела при полной активности и минимальной температурой ночного покоя; «*запас температурной прочности вида*» - диапазон температур тела между максимальной температурой полной активности и критическим максимумом (Черлин, 2014).

Основные *термозэкологические показатели*, которые имеет смысл в данном контексте рассматривать: *диапазон добровольных температур тела* - диапазон температур тела,



зарегистрированный у рептилий данного вида, находящихся в состоянии полной активности в данных экологических условиях (аналог диапазона полной активности в разделе термофизиологических показателей), *минимальные и максимальные добровольные температуры тела* ограничивают диапазон температур полной активности в данных экологических условиях (аналоги минимальной и максимальной температур полной активности в разделе термофизиологических показателей), *предпочитаемые температуры* – диапазон температур тела при полной активности, который рептилии направленно избирают и поддерживают у себя в данных экологических условиях (аналог диапазона термостабилизации в разделе термофизиологических показателей), *ночные температуры* – температуры тела в период ночного покоя, характерные для данных экологических условий (аналог температур ночного покоя в разделе термофизиологических показателей), *суточный перепад температур* – разница между предпочитаемой и средней ночной температурами тела; этот показатель очень важен для жизнедеятельности рептилий, поскольку он определяет возможность протекания у них ряда важнейших физиологических процессов (аналог диапазона суточных колебаний температуры тела в разделе термофизиологических показателей).

Поскольку термофизиологические и термоэкологические показатели характеризуют разные (эндогенные и экзогенные) стороны процесса терморегуляции, их варьирование у рептилий одного вида связано с разными причинами.

Полевые и лабораторные авторские исследования восьми видов ящериц в разных регионах и в разные сезоны, а также анализ литературных материалов показали следующие результаты (Черлин, 2014):

1) термоэкологические показатели у рептилий одного вида из разных популяций или из одной популяции, но в разные сезоны года или в разные годы могут заметно различаться, поскольку являются результатами взаимодействия термофизиологических характеристик с очень изменчивыми ландшафтными, климатическими, биотопическими и другими экологическими условиями-ограничениями;

2) термофизиологические показатели, связанные с регуляцией температуры тела в неактивном состоянии (температуры тела неактивного состояния) и в состоянии ночного покоя (или дневного покоя у ночных видов), различаются в разных популяциях одного вида, географически и сезонно. Они проявляют циркадную и сезонную эндогенные ритмики и, скорее всего, имеют, кроме прочего, определенную экологическую привязку;

3) термофизиологические показатели, связанные с биохимическими основаниями, – показатели термальной выносливости (критические минимальная и максимальная температуры, а также температурная выносливость тканей) – могут быть стабильными, могут немного различаться в разных популяциях одного вида, но экологическое значение этих различий неопределенно и неоднозначно, на них влияют некоторые особые физиологические состояния: беременность, возраст и т. п.; эта изменчивость требует дальнейшего изучения;

4) на изменчивость различных термофизиологических показателей (температурные предпочтения, температурная выносливость) также влияют некоторые особые физиологические состояния: голод, беременность, возраст, стресс, акклимация, вирусные заболевания и т. п.;

5) термофизиологические показатели, являющиеся базовыми, «штатными» характеристиками, закрепленными в системе терморегуляции как терморегулирующие константы в период полной активности (минимальная и максимальная температуры полной активности, диапазоны термостабилизации), демонстрируют внутривидовую стабильность. У них нет значимой географической, сезонной или пр. изменчивости.

Таким образом, можно констатировать очень важное обстоятельство: у рептилий имеется видоспецифичный комплекс базовых, стабильных, термофизиологических характеристик, детерминированных, прежде всего, структурой механизма регуляции температуры тела в состоянии полной активности (минимальная и максимальная температуры полной активности, диапазон термостабилизации). Этот комплекс не подвержен внутривидовой (географической, популяционной и сезонной) изменчивости и формирует видоспецифичную, стабильную, физиолого-экологическую матрицу (Cherlin, 1991; Черлин, 2012a, 2014). По сути физиолого-экологическая матрица – это описание видоспецифичного комплекса характеристик термального гомеостаза и основных механизмов его поддержания в различных условиях среды.

Видоспецифичная физиолого-экологическая матрица обуславливает связь жизнедеятельности данного вида рептилий с климатическими условиями среды. Она является основой, ключевым элементом механизма адаптации рептилий к условиям среды.

### Неоднозначность связи термобиологии рептилий и условий среды

Какое влияние оказывают описанные выше особенности терморегуляции и термобиологические характеристики рептилий на процессы их термальной адаптации?

Логично было бы предположить, что термофизиологические показатели рептилий играют исключительно важную роль в их адаптации к различным климатическим условиям. Но связь термобиологических показателей рептилий с условиями среды оказывается неожиданно неоднозначной...

Как уже упоминалось ранее, диалектика связи температуры тела с термальными факторами среды весьма неоднозначная: благодаря активному использованию и развитию специфических комплексов физиологических и поведенческих регуляторных реакций рептилии стремятся одновременно усилить оперативную связь температуры тела с микроклиматическими термальными факторами среды, но за счет этого одновременно ослабить зависимость своей жизнедеятельности от макроклиматических условий мест обитания. Эта закономерность может быть выражена и другими словами: за счет сильного развития оперативной связи температуры тела с микроклиматическими параметрами среды рептилии получают возможность адаптироваться к широкому спектру макроклиматических условий географических регионов обитания.

В качестве примера можно рассмотреть герпетофауну западных Кызылкумов. В ее составе имеются следующие основные виды: песчаная круглоголовка *Phrynocephalus interscapularis*, ушастая круглоголовка *Phrynocephalus mystaceus*, степная агама *Trapelus sanguinolentus*, серый варан *Varanus griseus*, сетчатая ящурка *Eremias grammica*, быстрая ящурка *Eremias velox*, линейчатая ящурка *Eremias lineolata*, средняя ящурка *Eremias intermedia*, серый геккон *Cyrtopodion russowi*, каспийский геккон *Cyrtopodion caspius*, сцинковый геккон *Teratoscincus scincus*, гребнепалый геккон *Crossobamon eversmanni*, пустынный гологлаз *Ablepharus deserti*, стрела-змея *Psammophis lineolatus*, чешуелобый полоз *Spalerosophis diadema*, гюрза Чернова *Macrovipera lebetina černovi* и степная черепаха *Agrionemys horsfieldi*.

Даже беглого взгляда на табл. 1 достаточно, чтобы заметить значительные различия в термобиологических показателях у этих видов. За счет чего в таких жестких пустынных условиях это становится возможным?

Здесь необходимо обратить внимание на ряд важных обстоятельств. Во-первых, на одной и той же площади существует значительное разнообразие основных биотопов: дневная пустыня с ячеистыми песками; ночная пустыня; обрывы коренного берега Амударьи днем; то же ночью; тугайный лес днем; то же ночью и т. п. Все эти биотопы обладают специфическими климатическими условиями по всем показателям: температурно-влажностному режиму, освещенности и т. п.

Таблица 1. Термобиологические показатели некоторых рептилий западных Кызылкумов

Виды	Минимальная активность	Максимальная активность	Диапазон термостабилизации	
<i>Phrynocephalus interscapularis</i>	37.5	45.0	40.5-41.5	Ч
<i>Ph. mystaceus</i>	36.0	44.2	38.8-39.8	Ч
<i>Trapelus sanguinolentus</i>	37.0	44.5	38.0-42.0	Ч
<i>Varanus griseus</i>	34.0	40.6	36.0-39.0	Ч
<i>Eremias grammica</i>	34.0	42.5	38.6-39.5	Ч
<i>E. velox</i>	36.0	41.0	39.5	Ч
<i>E. lineolata</i>	34.0	41.0	35.0-37.5	Ч
<i>Psammophis lineolatus</i>	32.0	40.4	34.0-40.0	Черлин
<i>Cyrtopodion russowi</i>	11.0	42.5	37.0-40.0	Ч
<i>E. intermedia</i>	32.0	39.0	32.5-37.5	Ч
<i>Agrionemys horsfieldi</i>	27.0	36.5	32.0-34.0	Ч
<i>Spalerosophis diadema</i>	28.0	34.5	28.8-32.4	Черлин
<i>Ablepharus deserti</i>	25.0	33.0	27.0-31.0	Ч
<i>Cyrtopodion caspius</i>	23.0	36.0	26.0-32.0	Ч
<i>Teratoscincus scincus</i>	16.0	33.0	27.5-33.0	Черлин

<i>Crossobamon eversmanni</i>	18.0	32.0	28.0-32.0	Черлин, 1989
<i>Leiolepis maculosa</i>	17.0	34.0	27.0-30.0	

Во-вторых, между разными видами рептилий существуют порой весьма значительные различия в массе тела (от 1 до 3 порядков) и других особенностях, очень сильно отражающихся на процессах теплообмена со средой.

В-третьих, огромное нивелирующее влияние на связь температур тела и среды оказывают терморегуляционное и другие формы поведения (способность или неспособность залезать на ветки, активность использования нор и т. п.).

В-четвертых, сами термобиологические показатели активности, как выяснилось, не всегда напрямую связаны с климатом района обитания (Черлин, 1989). Так, в одних и тех же биотопах в одно и то же время в Каракумах и Кызылкумах живут ушастая и песчаная круглоголовки, которые имеют немного различные модальные диапазоны термостабилизации: соответственно 38.8–39.8° и 40.5–41.5° (Черлин, Музыченко, 1988). Критические максимумы температуры тела при этом у данных видов примерно одинаковые (48.0–50.0°). У серого геккона, живущего на стволах деревьев и не уходящего в убежища даже в самое жаркое время суток, критический максимум 43.5–44.0°, а у сцинкового геккона, обитающего там же, но встречающегося на поверхности только ночью, этот показатель 41.0–44.0° (Черлин, Музыченко, 1984), то есть эти цифры вполне сопоставимы. Но диапазоны термостабилизации двух этих видов соответственно 36–40° (Черлин, 1983 б) и 27.5–33° (Черлин и др., 1983), то есть значительно различаются. При сравнении ушастых круглоголовок и сетчатых ящурок видно, что их диапазоны термостабилизации очень сходны (38.8–39.8°), а критические максимумы различны (соответственно 49.0–49.5° и 44.0–45.0°) (Черлин, Музыченко, 1983, 1988). Все это приводит к тому, что в одном и том же месте могут обитать виды как очень высокотемпературные, так и типичные мезофилы. И действительно, почти половина видов (кроме, очевидно, группы наиболее термофильных), обладая своими показателями активности, могли бы обитать и в значительно более северных районах с более холодным и мягким климатом, включая степи и даже широколиственные леса. Но их там нет. Нетрудно такую же ситуацию экстраполировать и на другие районы, и на другой набор видов рептилий.

Исходя из этого можно сделать *первый вывод*: в одном и том же месте даже в достаточно экстремальных аридных условиях вполне благополучно живут рептилии с очень разными термобиологическими показателями, описывающими полную активность.

Принадлежность к группам термонеутрально или термостабильно активных рептилий также мало помогает в понимании специфики адаптации к разным климатическим зонам. Рептилии той или другой групп вполне успешно приспосабливаются к самому широкому спектру природно-климатических условий. Так, даже в жарких пустынях можно встретить представителей тех или других пресмыкающихся. В приведенном выше примере с герпетофауной Кызылкумов все агамиды, лацертиды и сцинкиды относятся к термостабильно активным, а геккониды и змеи – к термонеутрально активным рептилиям. В таежной зоне, где климат холодный, также обитают, с одной стороны, термостабильно активные живородящие (*Zootoca vivipara*) и прыткие (*Lacerta agilis*) ящерицы, веретеница (*Anguis fragilis*), а с другой – термонеутрально активные обыкновенные гадюки (*Pelias berus*) и обыкновенный уж (*Natrix natrix*). И в пустыне, и в тайге обе группы пресмыкающихся вполне успешно приспосабливаются к природно-климатическим условиям, используя микробиотопическое и микроклиматическое разнообразие и формируя различные пространственно-временные структуры активности. Следовательно, и эти достаточно глубокие физиологические различия также не являются определяющими ни в адаптации к различным условиям среды, ни в географическом распространении пресмыкающихся.

Но можно сделать и еще одно чрезвычайно интересное сравнение. В табл. 2 приведены термофизиологические показатели ряда видов змей и ящериц. В строчках без заливки помещены мезофильные виды, обитающие в жарких пустынных регионах, а в залитых светло-серым цветом – обитатели лесных, таежных и даже приполярных регионов. В этой связи поразительно то, что подавляющая часть термофизиологических показателей, связанных с проявлением полной активности, у обеих групп почти одинаковая! Существенно различаются минимальные температуры полной активности (частично это может быть связано не только с физиологическими различиями, но и с методическими некоррекциями). Стабильно более низкими в подавляющую часть года оказываются и температуры ночного покоя. Максимальные же температуры полной активности и диапазоны

термостабилизации у обеих групп очень сходны.

Таблица 2. Термобиологические показатели некоторых видов змей и ящериц западных Кызылкумов и северных регионов

Виды	Минимальная актив- ности	Максимальная активнос- ти	Диапазон термоста- билизации	Температуры ночного покоя
<i>lebetina Macrovipera</i>	17.0	34.0	27.0-30.0	10-32 в разные сезоны
<i>Echis multisquamatus</i>	25.0	34.0	30-32	10-32 в разные сезоны
<i>Spalerosophis diadema</i>	28.0	34.5	28.8-32.4	10-32 в разные сезоны
<i>Pelias berus</i>			~ 30	
-«-			32-33	10-20
-«-	9	31		
-«-	13-14	32-34		
-«-	5.6	33.2		
-«-		34	32-34	
-«-	9	34	~32	
<i>Ablepharus deserti</i>	25.0	33.0	27.0-31.0	15-25
<i>Teratoscincus scincus</i>	16.0	33.0	27.5-33.0	10-32 в разные сезоны
<i>Crossobamon eversmanni</i>	18.0	32.0	28.0-32.0	10-32 в разные сезоны
<i>Zootoca vivipara</i>	26.8	33.0	28.8-32.5	10-15
<i>Lacerta agilis</i>		35.2-35.8		10-15

Различаются и суммарные количества теплоты (STe), получаемой разными видами рептилий за год: несмотря на то, что диапазоны полной активности у обеих групп сходны, но продолжительность периода высоких температур и уровни температур ночного покоя у пустынных видов существенно больше (см. табл. 3).

Таблица 3. Суммы эффективных температур (STe) для некоторых видов рептилий за год (средние по нескольким регионам). (По: Черлин, 2014)

Вид рептилий	Min	Max	Средне
За весь год			
<i>Pelias berus</i>	45960	85137	69400
<i>Echis multisquamatus</i>	179697	180969	180333
<i>Macrovipera lebetina černovi</i>	-	-	158000
<i>Montivipera raddei</i>	-	-	160000
Тропические удавы ( <i>Boidae</i> )	-	-	240000
Только за период активности (без зимовки)			
<i>Pelias berus</i>	34392	71052	55600
<i>Echis multisquamatus</i>	148041	156033	151000
<i>Macrovipera lebetina černovi</i>	-	-	119000
<i>Montivipera raddei</i>	-	-	128000
Тропические удавы ( <i>Boidae</i> )	-	-	240000

Исходя из сказанного, можно сделать следующие выводы.

**Вывод второй:** в контрастно разных климатических условиях могут успешно обитать рептилии, обладающие сходными термобиологическими показателями, описывающими полную активность.

**Вывод третий:** сами по себе термобиологические и другие показатели, описывающие полную активность, не являются специфическими адаптациями к климату данного региона.

Закономерности формирования пространственно-временной структуры активности, в свою очередь, базируются также и на видоспецифичных физиологических, морфологических, поведенческих и других генетически фиксированных характеристиках. У близкородственных групп эти закономерности и многие характеристики часто бывают сходными (Черлин, 1989; и др.). Значит, если сравнивать близкородственные виды со сходными закономерностями, но с несколько различающимися

абсолютными значениями указанных характеристик, то можно понять и объяснить разницу в их пространственно-временном, а также частично в биотопическом и географическом размещении (Черлин, 1989). Так, на адырах Нуратинского хребта (Узбекистан) в полосе шириной всего около 1 км встречаются совместно степная и туркестанская агамы. Температуры полной активности и диапазоны термостабилизации у степных агам существенно выше, чем у туркестанских (табл. 4).

Таблица 4. Термобиологические показатели трех видов агам

Виды	Температуры полной активности, °C		Диапазон
	min	max	
<i>Trapelus sanguinolentus</i>	37.0	44.5	
<i>Laudakia lehmanni</i>	35.0	39.0	35.0-44.5
<i>Laudakia chernovi</i>	32.0	37.0	32.0-39.0

В соответствии с этим степная агама населяет более жаркие остепненные открытые пространства низин около хребта, а туркестанская поднимается по ущельям и склонам в горы, где температуры среды более изменчивы, контрастны и к тому же их основной фон заметно ниже (Черлин, Чикин, 1991; Cherlin, 1989).

Подобное же сравнение возможно и для туркестанской агамы и агамы Чернова, с которыми мы работали на хребте Кугитанг в Туркмении. Агамы Чернова выбирают заметно более низкие температуры тела и поэтому поднимаются намного выше в горы (более 2000 м над у. м.), чем туркестанские агамы (ниже 2000 м над у. м.). Агамы Чернова оказываются способны выдерживать большие перепады температур, для них характерно псевдо ТСП, когда они подолгу находятся на поверхности без солнца при достаточно низких температурах, располагаются на гребнях каменных выходов, чтобы лучше использовать ненадолго появляющееся солнце, и ожидают коротких периодов солнечной погоды для нагрева тела до температуры полной активности. Ниже по склонам, где живут туркестанские агамы, им будет явно жарко; при постоянно высокой температуре воздуха и горячих камнях им грозит там регулярный перегрев.

Можно рассматривать целые герпетокомплексы на одной территории, внутри которых у разных видов различны терморегуляторные стратегии и разнообразны пространственно-временные структуры активности. Один пример такого рода герпетофауна Кызылкумов уже приведен в табл. 1.

Другой пример – герпетофауна горных ущелий Нуратинского хребта, где можно встретить набор фоновых видов: степная и туркестанская агамы, быстрая ящурка, туркестанский геккон *Cyrtopodion fedtschenkoi* и желтопузик *Pseudopus apodus* (Черлин, Чикин, 1991; Cherlin, 1989). Их термобиологические показатели приведены в табл. 5.

Таблица 5. Термобиологические показатели некоторых горных рептилий хребта Нурата

Виды	Температура полной активности, °C		Диапазон термостабилизации, °C	Темп
	min	max		
<i>Trapelus sanguinolentus</i>	37.0	44.5	38.0-42.0	В
<i>Laudakia lehmanni</i>	35.0	39.0	35.5-37.5; Mo = 37.3	18
<i>Cyrtopodion fedtschenkoi</i>	25.0	36.0	32.0-34.5; Mo = 33.3	18
<i>Eremias velox</i>	36.0	41.0	39.0-41.0; Mo = 39.5	17
<i>Pseudopus apodus</i>	25.0?	30.0	27.0-30.0; Mo = 28.0-29.0	17

Хорошо прогреваемые участки дна ущелий занимали в основном быстрые ящурки и степные агамы, имеющие самые высокие температуры полной активности и модальные диапазоны термостабилизации. Туркестанские агамы, способные свободно лазать по скалам и вертикальным поверхностям и имеющие немного более низкие температурные показатели активности, занимали в основном вертикальные склоны и отвесные поверхности камней и скал, тянущиеся намного выше в горы, которые хорошо прогревались солнцем, но не так длительно и регулярно, как дно ущелий внизу. А еще менее теплолюбивые туркестанские гекконы, которые мельче и легче агам, способные свободно передвигаться по вертикальным каменным поверхностям и потолку небольших пещер и пустот в скалах, ограничено использовали открытые солнечные участки скал, в основном получая тепло от разогретых камней на склонах (как снаружи, так и внутри полостей, пустот и пещер). Желтопузики же, крупные, не

умеющие лазать и ограниченно подвижные, с низким температурным предпочтением, могли населять только поймы саев и пологие глинисто-щебнистые поросшие травой склоны. Часто они держались недалеко от густых зарослей мяты и другой травы, растущей около родников. В качестве убежищ желтопузики использовали густые заросли травы, трещины скал и пустоты под камнями. Таким образом, распределение пресмыкающихся по станциям вполне соответствовало их термобиологическим показателям.

В результате оказывается, что в одних и тех же местах могут жить рептилии с очень разными термобиологическими характеристиками.

Из сказанного выше можно сделать четвертый вывод: если ориентироваться только на термобиологические характеристики рептилий, описывающие показатели их полной активности, то невозможно объяснить закономерности их приуроченности к различным природно-климатическим зонам.

Это показывает, что причинно-следственные связи между термофизиологией и природными условиями обитания у рептилий неоднозначны и многоплановы. Между ними существует важный посредник – крайне эффективный комплекс в основном поведенческой терморегуляции, который чутко меняет только пространственно-временную структуру активности. А это, в свою очередь, очень сильно нивелирует влияния условий внешней среды на термофизиологию рептилий, ослабляет давление на нее отбора, противодействует накоплению адаптивно значимых изменений комплекса термофизиологических характеристик в генофонде популяций.

Все приведенные выше материалы говорят о том, что связь между термофизиологическими показателями рептилий, описывающими условия реализации полной активности, и характеристиками природных условий среды – не всегда однозначна. Комплекс в основном поведенческой и физиологической терморегуляции существенно нарушает (размывает) однозначность связи между температурами среды и тела. Благодаря терморегуляции (в основном поведенческой) рептилии как группа, имея потребность в нагреве тела хотя бы на недолгое время до уровней примерно от 28 до 42° в зависимости от видов, могут обитать как в экстремально жарких пустынях, так и в не менее экстремальных для их физиологии приполярных районах и высокогорьях, т. е. в регионах с широким спектром географических и климатических условий. Таким образом, термофизиологические характеристики, описывающие условия протекания у рептилий полной активности, часто могут не очень соответствовать характеристикам географических регионов обитания, т. е., например, мезофилы могут успешно обитать в регионах с жарким климатом, а в холодных климатах могут жить рептилии, которым необходим нагрев тела до 30–34°. Таким образом, термофизиологические характеристики, описывающие условия протекания у рептилий полной активности, могут и не являться для них специфически адаптивными к условиям данных природно-климатических зон.

#### *Фактор количества теплоты в экологии рептилий*

Хотелось бы особо остановиться на такой важной характеристике, как «эффективные температуры» (STe), или «дни-градусы», как ее называли раньше. Чаще всего такие исследования проводили на насекомых (Иванов, 1959), особенно при изучении продолжительности отдельных стадий развития (Parker, 1930; и др.), но были и публикации, касающиеся рыб (Кашкаров, 1938), земноводных (Наумов, 1963). Были, конечно, и более поздние публикации. В англоязычной литературе этот показатель называют «градусо-днями» – degrees days (DD), или «тепловыми единицами» – heat units (Begon et al., 1986; Valenzuela et al., 1997; Baskerville, Emin, 1969; Whillams, Crossman, 1977; Parker, Andrews, 2006). Думаю, такой подход весьма продуктивен и для пресмыкающихся. Так, на примере черепахи тартаруги *Podocnemis expansa* показана высокая негативная корреляция (-0.85) между количеством градусо-дней и продолжительностью инкубации яиц (Valenzuela et al., 1997), а исследования восточной заборной игуаны *Sceloporus undulatus* – значение количества дней-градусов для завершения эмбриогенеза и, таким образом, определение северной границы распространения (Parker, Andrews, 2006). Этот показатель успешно используется для научного исследования и практической деятельности по сохранению морских черепах (Matsuzawa et al., 2004; и др.).

Обладая вполне определенным набором стабильных видоспецифичных морфологических, физиологических и поведенческих характеристик, рептилии данного вида в условиях определенного региона с определенными климатическими характеристиками могут иметь единственно возможный вариант пространственно-временной структуры суточной и сезонной активности. Следовательно, рептилии данного вида в определенных природно-климатических условиях могут набрать лишь вполне определенную, конечную величину STe. Нами разработан скорректированный метод для расчета

годовой  $STe$  именно для рептилий и произведены расчеты годовых сумм  $STe$  для одних и тех же видов в разных частях их ареалов и разных видов, обитающих в различных природных зонах (Черлин, 2011, 2014).

Внутри достаточно жесткой пространственно-временной структуры активности рептилии данного вида имеют возможность некоторой модификации  $STe$  за счет выбора различных ночных температур и доли терминга в сутках. Можно посмотреть на данный вопрос и с другой стороны: при обитании в разных природно-климатических зонах величина  $STe$ , определяющая возможности существования жизнеспособной популяции, изменяется в основном за счет объективно складывающейся пространственно-временной структуры активности, субъективных модификаций уровней ночных температур и продолжительности терминга.

Расчеты  $STe$  проводились в основном на разных видах змей (Черлин, 2012а, 2014), биологию которых мы изучали как в природе, так и в лаборатории (среднеазиатские эфы *Echis multisquamatus*, обыкновенные гадюки *Pelias berus*, гюрза *Macrovipera lebetina*, и др.). Из термобиологических исследований очевидно, что практически у всех этих змей температуры термостабилизации находятся в пределах 28–32°, а диапазоны температур полной активности редко превышают 32–33°. Для каждого из этих видов змей мы производили расчеты  $STe$  для разных точек их ареалов, в которых климатические условия существенно различаются. Сравнение этих цифр показывает, что основная разница между ними сводится к двум моментам: 1) у более теплолюбивых видов ночные температуры выше и 2) у более теплолюбивых видов продолжительность периода с высокими ночными температурами в году намного больше. Таким образом, несмотря на то, что температуры тела при активности у них оказываются сходными, годовая величина  $STe$  для этих видов довольно сильно различается – для змей, населяющих более теплые регионы, она более чем в 3 раза превышает эту величину для тех, которые населяют холодные регионы. Это значит, что для завершения одних и тех же важнейших физиологических сезонных процессов теплолюбивым видам надо значительно больше времени, чем холодолюбивым.

Очевидно, у каждого вида рептилий есть критическое значение  $STe$ , ниже которого реализация, в частности, репродуктивного цикла невозможна. Это обстоятельство будет являться серьезным препятствием к распространению животных данного вида в регионы с более холодным климатом. При этом ряд видов, обитающих в горах или в северных районах, не всегда могут набрать за год достаточную для завершения, например, полового цикла  $STe$ , и размножение у них происходит неежегодно, что продемонстрировано Нильсоном на примере обыкновенной гадюки (Nilson, 1981).

Таким образом, получается, что представители данного вида рептилий, как индивидуальные животные, могут существовать на значительно большем ареале, чем реально живет вид. И это подтверждает практика содержания рептилий в неволе. Однако серьезное ограничение на распространение видов оказывает невозможность завершения у них ряда важнейших физиологических сезонных циклов, необходимых для существования вида (в частности, размножения), вследствие, в том числе, и недостаточности  $STe$ .

Имея материалы исследований по термобиологии некоторого вида рептилий и зная определенные климатические характеристики разных районов, можно с большой степенью достоверности вычислить структуру суточной и сезонной активности этих животных и сумму эффективных температур для них в данных местах. А зная критический минимум суммы эффективных температур для данного вида, можно, например, определить, в каких районах этот вид сможет жить, а в каких – нет.

## Обсуждение

В научной литературе часто употребляется словосочетание «термальные адаптации». Но, говоря о термальных адаптациях, авторы чаще всего описывают и обсуждают то, что составляет предмет термобиологии как таковой, термобиологические категории, эколого-физиологические, физиолого-экологические, физиологические, экологические и прочие аспекты термобиологии рептилий.

Думаю, что здесь нужно разобраться в том, чем отличаются по смыслу понятия «термобиология» и «термобиологические особенности», с одной стороны, от понятия «термальные адаптации» – с другой.

Часто в литературе они используются как синонимы, т. е. принимается точка зрения, что все термобиологические показатели, процессы и структуры являются однозначно адаптивными. Но нам кажется, что это не совсем одно и то же. По крайней мере, если это так, то такое положение надо доказать, а различия между двумя группами понятий нужно тогда определить и в дальнейшем термины применять правильно.

Итак, термобиология, термобиологические особенности. Что это? Это понятия статические, т. е. набор, комплекс эндогенных характеристик, которые описывают свойства животного, зависимые от

температуры, параметры термального гомеостаза, внутреннюю организацию и механизмы терморегуляции. А вот термальные адаптации – это понятие функциональное, динамическое. Это морфологические свойства, биохимические, физиологические и поведенческие реакции, направленные на приспособление, улучшение приспособленности организма животного или сообщества к данным термальным условиям среды или на приспособление к новым, меняющимся условиям термальной среды (при изменении условий или при освоении новых биотопов, что тоже есть изменение условий). Выражаются они в сохранении или организации возможностей для успешного выживания особей и популяций в данных или меняющихся условиях среды при допустимых энергетических затратах на жизнеобеспечение особей и воспроизводство популяций. И все это – при непременно сохранении показателей термального гомеостаза.

В самом общем смысле адаптация (лат. *adapto* – приспособляю) – процесс приспособления к условиям внешней среды.

*Индивидуальные адаптации* – реакции индивидуального животного (в основном поведенческие), направленные на реализацию актов жизнеобеспечения его как самостоятельной особи, на выполнение им всех необходимых физиологических и экологических функций в популяции и биоценозе в данных или меняющихся условиях среды, на безусловное сохранение основных параметров гомеостаза, улучшение адаптированности особи в различных условиях среды и получение ею конкурентных преимуществ перед другими индивидами.

*Адаптированное состояние особи* – это такое равновесное, устойчивое, динамическое состояние, при котором отдельное, индивидуальное животное может обеспечить выживание себя как самостоятельной особи с наименьшими возможными для данных условий (оптимальными) энергетическими затратами при сохранении основных характеристик гомеостаза.

Что представляет собой реакция индивидуальной адаптации? Ее важнейший смысл и направленность – в любых условиях среды (постоянных или меняющихся) сохранять неизменным видоспецифичный комплекс базовых, стабильных, термофизиологических, терморегулирующих показателей (характеристик гомеостаза) – физиолого-экологическую матрицу. Реализуется это благодаря двум основным направлениям индивидуальных адаптивных реакций:

1) оперативно и максимально эффективно нивелировать (нейтрализовать) влияние «возмущающих» воздействий во внутренней или внешней среде, т. е. использовать в основном наиболее простые, энергетически малозатратные, поведенческие регуляторные реакции и комплекс поведенческих мер для изменения режима своей активности (суточной и сезонной пространственно-временной структуры активности) с целью реализации периодических физиологических процессов в организме и сохранения характеристик гомеостаза;

2) изменить функционирование различных биохимических, физиологических и прочих систем организма, чтобы их работа была наиболее оптимальной и энергетически наименее затратной в новых условиях; этот путь более сложный, энергетически более дорогой, чем первый.

Результаты исследований показывают, что, хотя все животные (по крайней мере высшие) задействуют при адаптациях оба этих направления, но очевидно, что чем успешнее используется первое, тем менее актуальным становится второе.

Основной же смысл адаптаций, связанный с сохранением неизменности характеристик физиолого-экологической матрицы, важен всегда и в любом случае. Поэтому комплекс характеристик термального гомеостаза физиолого-экологической матрицы нужно считать центральным, ключевым понятием в механизме процесса адаптации.

#### *Поведенческие терморегуляторные реакции*

Можно выделить несколько типов поведенческих терморегуляторных реакций:

1) поведенческие терморегуляторные реакции, направленные на регуляцию температуры тела рептилий, т. е. поддерживающие ее определенный уровень или способствующие реализации необходимой суточной динамики температуры тела при обязательном сохранении параметров термального гомеостаза;

2) реакции поведенческого реагирования на различные экологические (в том числе и термальные) факторы внешней среды и их изменения с целью «тонкой подстройки», «тюнинга» структуры жизнедеятельности для сохранения постоянного динамического равновесия между: а) необходимостью реализации всех важнейших элементов жизнедеятельности особи и популяции данного вида и б) необходимостью сохранения параметров гомеостаза. Этот «тюнинг» осуществляется за счет изменений в пространственно-временной структуре активности животных. В наборе этих поведенческих



регулирующих реакций, характерных для видов, часто имеются общие реакции, т. е. отдельные элементы этого набора видоспецифичны;

3) реакции оперативного поведенческого реагирования на динамику факторов внешней среды с целью реализации необходимых физиологических суточных циклов (сон-бодрствование и т. п.). Эти реакции выступают как «тонкая подстройка», «тюнинг» пространственно-временной структуры суточной активности (Черлин, 2014);

4) реакции поведенческого реагирования на динамику факторов внешней среды с целью реализации необходимых физиологических сезонных циклов (цикл размножения, цикл питания, цикл жировых тел и т. п.). Эти реакции выступают как «тонкая подстройка», «тюнинг» пространственно-временной структуры сезонной активности (Черлин, 2014).

При этом «тюнинг» суточных и сезонных пространственно-временных структур активности осуществляется «через сито» базовых, неизменных, видоспецифичных, физиолого-экологических, терморегулирующих характеристик, т. е. видоспецифичной, стабильной физиолого-экологической матрицы (Cherlin, 1991; Черлин, 2014).

#### *Значение поведенческих терморегуляционных реакций в комплексе индивидуальных адаптаций*

О многочисленных формах и разнообразных механизмах поведенческой терморегуляции уже было подробно написано ранее (Черлин, 2012а, 2014). В контексте данного рассмотрения важен ответ на вопрос: являются ли поведенческие, терморегуляционные реакции адаптивными, т. е. направлены ли они а) на реализацию актов жизнеобеспечения отдельных особей с сохранением основных параметров гомеостаза, б) на выполнение ими всех необходимых физиологических и экологических функций в популяции и в биоценозе, в) на создание индивидуальных конкурентных преимуществ?

Поведенческие терморегуляционные реакции являются в рамках физиолого-экологической схемы терморегуляции оперативными поведенческими ответами обратной связи на отклонения переменной (температуры тела) от неизменного «штатного», терморегулирующего значения этой переменной, хранящегося в памяти системы в виде характеристик гомеостаза (физиолого-экологической матрицы). Эти ответные реакции направлены на достижение всех тех целей, которые указаны в предыдущем абзаце как характеристики адаптивного процесса. Следовательно, поведенческие терморегуляционные реакции, безусловно, могут считаться элементами индивидуальных адаптивных реакций.

#### *Значение поведенческих механизмов формирования пространственно-временной структуры активности в комплексе индивидуальных адаптаций*

В подавляющем большинстве случаев среда предоставляет для рептилий достаточно большие возможности, чтобы регулировать температуру тела. Этому способствует мозаичность температурных и других экологических условий среды, т. е. разнородность (контрастность) «термального поля» и других факторов экологической среды. Разные виды рептилий используют для терморегуляции эту разнородность условий в разных вариантах: поверхность почвы – ветки деревьев и кустов, поверхность почвы – норы, солнечные участки поверхности – теневые и т. п. Но сами рептилии остаются в зоне активности настолько долго, насколько им позволяют условия среды. Более того, в ряде случаев они пытаются всеми возможными способами продлить время активности при высоких температурах, что подтверждается наличием у некоторых видов рептилий такой формы активности, как добровольный перегрев (Черлин, 2014 и др.).

Термальные условия среды используются различными видами рептилий по-разному. В любом случае, важное условие при этом – сохранить видоспецифичный комплекс стабильных, термофизиологических характеристик гомеостаза.

Очень ярко демонстрирует связь режима активности с температурой тела и климатическими факторами среднеазиатская эфа *Echis multisquamatus* (рис. 3), с которой мы работали в течение четырех лет во впадине Еройландуз в Бадхызском заповеднике на самом юге Туркменистана (Черлин, Целлариус, 1981).

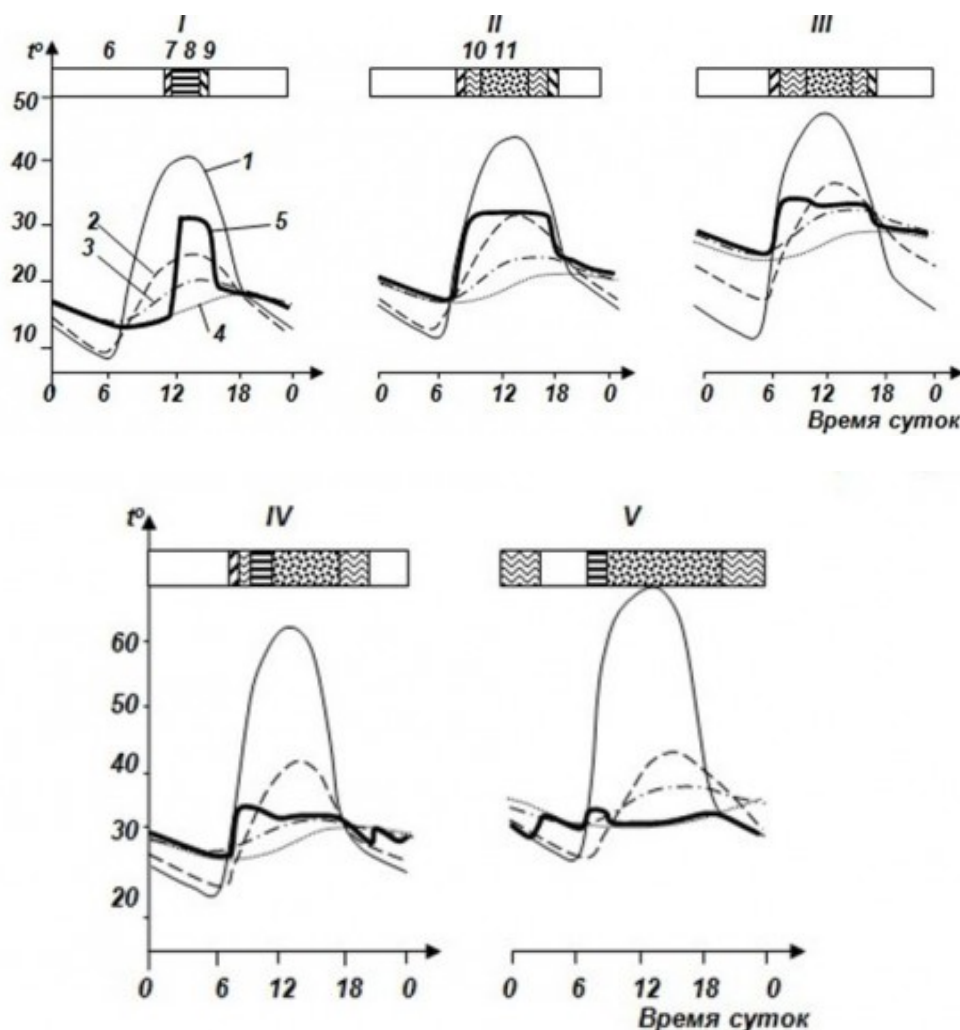


Рис. 3. Суточная и сезонная динамика температуры тела среднеазиатской эфы в зависимости от температур среды. I - начало весны, II - середина весны, III - конец весны, IV - начало лета, V - середина лета. По оси ординат ( $t^{\circ}$ ) - температура,  $^{\circ}\text{C}$ , по оси абсцисс - время суток. 1 - температура поверхности почвы, 2 - температура воздуха на высоте 3 см, 3 - температура почвы на глубине 20 см, 4 - температура почвы на глубине 30 см, 5 - температура тела, 6 - ночной покой, 7 - нагревание, 8 - терминг, 9 - остывание, 10 - ТНП, 11 - дневной отдых = терминг (по Черлин, Целлариус, 1981)

Fig. 3. Daily and seasonal dynamics of body temperature in saw scaled viper *Echis multisquamatus* depending on environmental temperature. I - early spring, II - the middle of spring, III - late spring, IV - the beginning of summer, V - the middle of summer. Ordinate axis ( $t^{\circ}$ ) - temperature,  $^{\circ}\text{C}$ , abscissa axis - day time. 1 - land surface temperature, 2 - air temperature at 3 cm height, 3 - soil temperature at 20 cm depth, 4 - soil temperature at 30 cm depth, 5 - body temperature, 6 - night rest, 7 - heating, 8 - therming, 9 - cooling, 10 - thermally neutral behavior, 11 - day rest = therming (by Cherlin, Cellarius, 1981)

Графики демонстрируют жесткую зависимость температуры тела в каждый промежуток времени от вполне определенных температурных характеристик среды. Это, в свою очередь, показывает, что такое животное, как эфа, обладающее вполне определенными термобиологическими характеристиками и особенностями терморегуляции, может быть активно только в данное время и в данном месте. Возможности для нее находиться в другом месте и быть активной в другое время, обладая своими характерными термобиологическими особенностями, потребностями и возможностями терморегуляции, просто нет. В противном случае температуры тела станут либо слишком низкими, либо слишком высокими, т. е. выйдут за пределы диапазона температур полной активности и также не смогут обеспечить физиологически необходимые суточную и сезонную динамики.

Еще один довольно жесткий пример подобной ситуации наблюдался нами в той же впадине Еройландуз, где мы работали не только с эфами, но и всеми другими рептилиями, которые там водятся

(Целлариус, Черлин, Лукин, 1983). Летом температуры в норах (на глубине 20 см) вечером и в начале ночи повышались до своего суточного максимума – 32° и иногда даже немного выше (см. рис. 1V). Температуры тела эф в норах практически полностью совпадают с температурой почвы там. Уровень 32° – максимальная температура полной активности для эфы (как и для других скрытноживущих видов змей, обитающих там же, – афганских литоринхов *Lytorhynchus ridgewayi*, индийских бойг *Boiga trigonatum*, поперечнополосатых волкозубов *Lycodon striatus*). Поэтому в этот момент все змеи названных видов почти одновременно выходили на поверхность, где температуры в это время ниже. Другого варианта действий у них не было. Глядя на термометр нашей метеоплощадки, измерявший температуру почвы на глубине 20 см, мы точно знали: как только температура на нем поднимается до 32°, можно идти «собирать» все интересующие нас виды змей.

Однозначную зависимость структуры активности от температурных условий среды показывает серый варан, планомерное изучение которого мы вели в течение многих лет в Кызылкумском заповеднике в Узбекистане (Целлариус, Черлин, Меньшиков, 1991; Целлариус, Целлариус, 1997). Мы выяснили, что суточную динамику температуры тела этого животного в природной среде можно рассчитать, зная суточный ход температур поверхности почвы и приземного слоя воздуха на специальной метеоплощадке. Средняя температура тела варанов в состоянии полной активности в данной популяции в любой произвольно выбранный момент времени соответствовала величине:

$$t_p = (t_n + t_b)/2,$$

где  $t_p$  – средняя рассчитанная температура тела варанов в некий момент времени,  $t_n$  и  $t_b$  – температуры поверхности песка и приземного слоя воздуха на высоте примерно 5 см на метеоплощадке в этот же момент.

На рис. 4 видно, как однозначно определяется возможное время полной активности этих ящериц: они выходят из нор и ведут полную активность строго в такое время, когда температурные условия среды позволяют температуре их тела находиться в диапазоне полной активности.

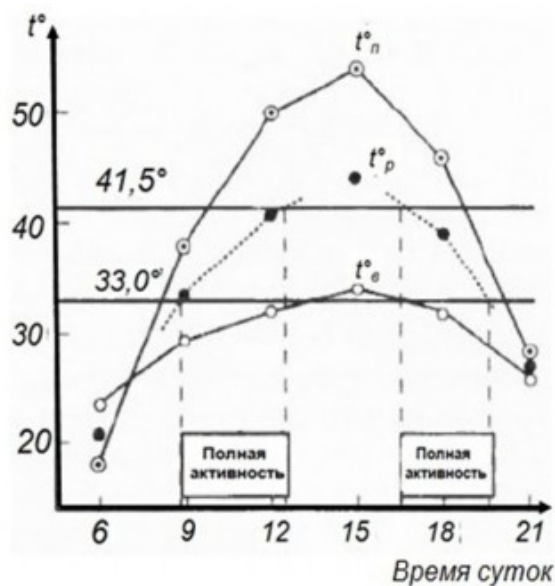


Рис. 4. Схема расчета продолжительности периода полной активности серого варана по метеоданным (по Целлариус, Целлариус, 1997). По оси ординат ( $t^\circ$ ) – температура, °C, по оси абсцисс – время суток.  $t_n$  – температура поверхности песка,  $t_b$  – температура приземного слоя воздуха,  $t_p$  – рассчитанная температура тела

Fig. 4. The calculation of the full activity period in *Varanus griseus* using the meteorological data (by Cellarius, Cellarius, 1997). Ordinate axis ( $t^\circ$ ) – temperature, °C, abscissa axis – day time.  $t_n$  – sand surface temperature,  $t_b$  – surface air temperature,  $t_p$  – calculated body temperature

Мы изучали термобиологию дальневосточного сцинка *Plestiodon latiscutatus* в 1983 году на острове Кунашир (Боркин и др., 2005). Наши исследования показали, что именно определенные и стабильные термофизиологические характеристики этих ящериц (температура полной активности 29.0-36.5°,

диапазон термостабилизации 33.0-36.0°), их морфологическая структура (массивное тело, короткие лапки) и поведенческие особенности жестко определяют пространственно-временную структуру их активности, а также биотопическое распространение и даже географическое распространение (Боркин и др., 2005).

Мы провели сравнение экологии и термобиологии полосатой ящурки *Eremias scripta* и песчаной круглоголовки *Phrynocephalus interscapularis* в Каракумах (Черлин, 1988б; Черлин, Музыченко, 1983) при их совместном обитании (рис. 5). Оба вида – мелкие, подвижные, псаммофильные ящерицы, тяготеющие к высоким температурам. Но полосатые ящурки прекрасно лазают по веткам кустарников и деревьев, буквально перелетая с одной на другую. Лапки расположены так, что при движении по почве тело оказывается прижатым или очень близко к ней, вследствие чего их крохотное туловище с малой массой и минимальной термальной инерционностью очень быстро приобретает ту же температуру, что и поверхность почвы. Температуры полной активности и модальный диапазон термостабилизации достаточно высоки и близки к 40°. У песчаной круглоголовки лапки расположены так, что ящерицы могут легко приподниматься на них, удерживая тело приподнятым и отделенным от поверхности почвы. Температуры полной активности и диапазон термостабилизации около 40° и даже несколько выше. Это исследование продемонстрировало, что температурные условия среды вместе с особенностями терморегуляции жестко определяют единственно возможный вариант пространственно-временной структуры активности для обоих этих видов.

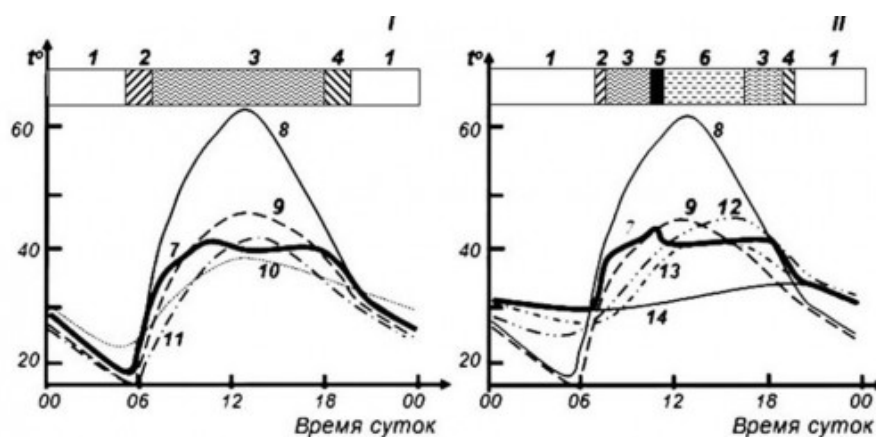


Рис. 5. Динамика температур среды и тела ящериц в Каракумах в летний период: I – полосатая ящурка; II – песчаная круглоголовка. Общие формы поведения ящериц: 1 – ночной отдых, 2 – нагревание, 3 – the thermal ТСП, 4 – остывание, 5 – добровольный перегрев, 6 – дневной отдых. Температуры: 7 – тела ящериц; 8 – поверхности почвы на открытом месте; 9 – воздуха в приземном слое (на высоте 2 см) на открытом месте; 10 – воздуха в кроне дерева на высоте 2 м; 11 – поверхности почвы в тени кустов; 12 – почвы на глубине 5 см; 13 – почвы на глубине 10 см; 14 – почвы на глубине 15 см

Fig. 5. The dynamics of lizards' body and ambient temperature in Karakum desert in summer. I – *Eremias scripta*; II – *Phrynocephalus interscapularis*. The activity patterns in lizards: 1 – night rest, 2 – heating, 3 – thermally stabilizing behavior, 4 – cooling, 5 – voluntary overheating, 6 – day rest. Temperatures: 7 – lizards' body temperature; 8 – land surface temperature at an open place; 9 – surface air temperature at 2 cm height at an open place; 10 – air temperature in the tree crown at 2 m height; 11 – land surface temperature in the bush shade; 12 – soil temperature at 5 cm depth; 13 – soil temperature at 10 cm depth; 14 – soil temperature at 15 cm depth

Нами были проделаны специальные работы по сравнению термобиологических особенностей активности нескольких обитающих совместно видов рептилий: средней *Eremias intermedia* и линейчатой *E. lineolata* ящурок в Кызылкумах (Черлин, 2014), сцинковых и гребнепалых гекконов в Каракумах и Кызылкумах (Черлин, 2013а), трех видов среднеазиатских змей: среднеазиатской эфы, чешуелобого полоза и стрелы-змеи (Черлин, 2013б). Результаты всех работ однозначно показали, что именно термобиологические характеристики видов, их морфологические, физиологические и поведенческие особенности, а также разнородность «термального поля» в пустыне определяют механизмы их пространственно-временного и биотопического размещения, сезонное изменение структуры их активности, биотопическое размещение и географическое распространение, а также показывают

механизм их временного и биотопического разобщения.

Большое значение в биологии рептилий имеет количество теплоты, которое получают рептилии в течение годового цикла, поскольку это обстоятельство существенно влияет на возможности адекватного протекания у них циклов питания, размножения и т. п., другими словами – на возможности выживания особей, популяций и вида в целом, их биотопического размещения и географического распространения (Baskerville, Emin, 1969; Begon et al., 1986; Matsuzawa et al., 2004; Parker, Andrews, 2006; Valenzuela et al., 1997; Whillams, Crossman, 1977; Черлин, 2014; и др.). Пространственно-временная структура активности животных, т. е. в интересующем нас аспекте – время, которое они проводят при одинаковых температурах тела в течение суток, сезона и года, имеет для регуляции получаемого животными количества теплоты большое значение. Таким образом, модификации пространственно-временной структуры активности у рептилий одного вида в разных климатических и экологических условиях являются адаптивным механизмом, «согласующим» и «подгоняющим» их биологию к условиям среды.

Все описанные в данном разделе регуляторные реакции рептилий направлены на оптимизацию жизнеобеспечения особей данного вида рептилий в стабильных или меняющихся условиях среды при сохранении неизменности комплекса показателей физиолого-экологической матрицы. Они, в первую очередь, должны считаться индивидуальными адаптивными реакциями.

*Регуляция основных сезонных физиологических циклов рептилий климатическими условиями*

Сезонные физиологические циклы рептилий (питание, размножение) очень жестко связаны с климатическими условиями.

Циклы размножения в отношении температурных, влажностных и световых потребностей разделяются на ряд этапов. Для самцов – половая активность (когда в течение суток имеется достаточно продолжительный период термостабилизирующего или термонеutralного поведения, а суточный перепад температур тела держится около 12–15° и даже более, когда влажность повышена и возрастает длительность световой фазы активности, для дневных видов – увеличение продолжительности и интенсивности ультрафиолетового излучения), восстановительный период (когда температура тела в течение достаточно длительного времени удерживается на относительно высоком уровне и имеется продолжительный период термостабилизирующего или термонеutralного поведения для интенсивного питания и т. п.), период охлаждения (когда в течение 1–4 месяцев температура тела опускается и удерживается на низком уровне: для разных групп пресмыкающихся примерно от 20 до 0°). Для самок – половая активность (когда в течение суток повышены влажность и суточный перепад температур тела, когда возрастает длительность световой фазы активности, а для дневных видов – увеличивается продолжительность и интенсивность ультрафиолетового излучения), беременность и рождение молодняка или яйцекладка (когда уменьшается суточный перепад температур тела и когда температура тела в течение суток удерживается на высоком уровне, обычно в диапазоне 30–35°), восстановительный период (когда температура тела в течение достаточно длительного времени удерживается на относительно высоком уровне и имеется продолжительный период термостабилизирующего или термонеutralного поведения для интенсивного питания и т. п.), период охлаждения (когда в течение 1–4 месяцев температура тела опускается и удерживается на низком уровне: для разных групп пресмыкающихся примерно от 20 до 12°).

Питание возможно, только когда животное может свободно охотиться (когда в течение суток имеется достаточно продолжительный период термостабилизирующего или термонеutralного поведения) и переваривать пищу (когда температура в области желудка длительное время в течение суток может удерживаться на необходимо высоком уровне, обычно в диапазоне 30–35°).

В течение многих лет мы изучали биологию среднеазиатской эфы *Echis multisquamatus* (Черлин, Целлариус, 1981). Мы выяснили, что важнейшим показателем, характеризующим и регулирующим возможности реализации сезонных физиологических циклов у этих змей, является температура в норах, где змеи проводят время днем и в течение второй половины ночи (температура ночного покоя). Температура, до которой змеи нагреваются и проводят значительную часть времени днем, находится во все сезоны на уровне 28–34°. А вот температуры в норах с ранней весны к середине лета возрастают от 12–17° до 30–36°. Таким образом, именно температура почвы в норах определяет амплитуду суточных колебаний температуры тела эф и ее сезонную динамику (от весны к лету суточная амплитуда колебаний температуры тела эф уменьшается примерно с 20° почти до 0). Она обуславливает (регулирует) течение ряда важнейших сезонных физиологических процессов – состояния гонад, половой активности, течения беременности, восстановительного периода для самцов и самок, возможности

переваривания пищи и т. п.

Рис. 6 и 7 показывают, как течение сезонных циклов размножения и питания определяется (регулируется) сезонной динамикой климатических (температурных) характеристик биотопов. Такая или подобная ситуация характерна и для других рептилий.

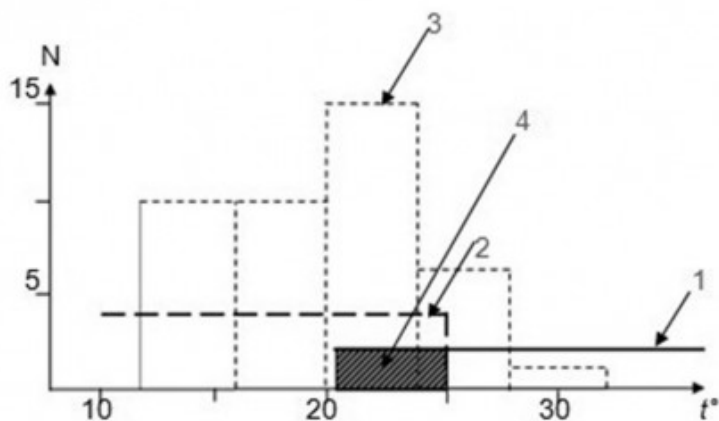


Рис. 6. Микроклиматические условия, определяющие сроки протекания половой активности у среднеазиатской эфы (по Черлин, Целлариус, 1981). N – частота встреч эф (в % от общего числа встреч),  $t^{\circ}$  – температура почвы на глубине 20 см; 1 – температура почвы в норах, при которой эфы могут свободно передвигаться по поверхности (иметь длительный период термонейтрального поведения); 2 – температура почвы в норах, при которой может протекать гаметогенез; 3 – частота встреч эф на поверхности в светлое время суток (в % от общего числа встреч); 4 – интервал температур почвы в норах, при котором возможна половая активность

Fig. 6. Microclimatic conditions, determining the sexual activity period in saw scaled viper, *Echis multisquamatus* (by Cherlin, Cellarius, 1981). N – frequency of snakes' encounters (percentage of total encounters number),  $t^{\circ}$  – soil temperature at 20 cm depth; 1 – soil temperature in holes, at which snakes can move freely over the surface (and have the long period of thermally neutral behavior); 2 – soil temperature in holes, at which gametogenesis is possible; 3 – frequency of snakes' encounters during the daytime (percentage of total snakes' encounters) ; 4 – soil temperature range in holes, at which sexual activity is possible.

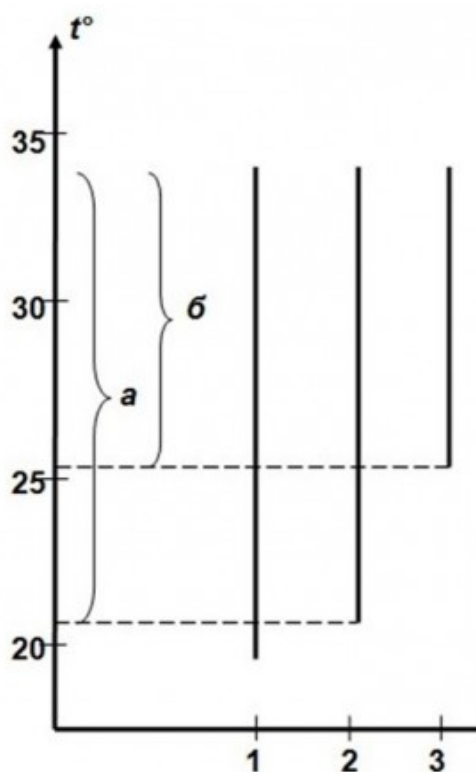


Рис. 7. Микроклиматические условия, определяющие время протекания пищевой активности у среднеазиатской эфы (по: Черлин, Целлариус, 1981).  $t^{\circ}$  – температура почвы на глубине 20 см; 1 – температура почвы в норах, при которой возможно переваривание пищи; 2 – температура почвы в норах, при которой возможна охота; 3 – температура почвы в норах после завершения половой активности; а – интервал температур почвы в норах, при которых возможно питание не размножавшихся в данный сезон особей, б – интервал температур почвы в норах, при котором возможно питание размножавшихся в данный сезон особей

Fig. 7. Microclimatic conditions, determining the foraging activity period in saw scaled viper, *Echis multisquamatus* (by Cherlin, Cellarius, 1981).  $t^{\circ}$  – soil temperature at 20 cm depth; 1 – soil temperature in holes, at which digestion is possible; 2 – soil temperature in holes, at which predatory behavior is possible; 3 – soil temperature in holes after sexual activity; а – soil temperature range in holes, at which predatory behavior of snakes not breeding this year is possible; б – soil temperature range in holes, at which predatory behavior of snakes breeding this year is possible

#### Физиологические температурно зависимые и терморегуляционные реакции у рептилий

В ряде публикаций был подробно описан набор физиологических температурно зависимых и терморегуляционных реакций у рептилий (Черлин, 2014; и др.). В данном контексте важно ответить на вопрос: являются ли они адаптивными, и если да – то все ли они адаптивны?

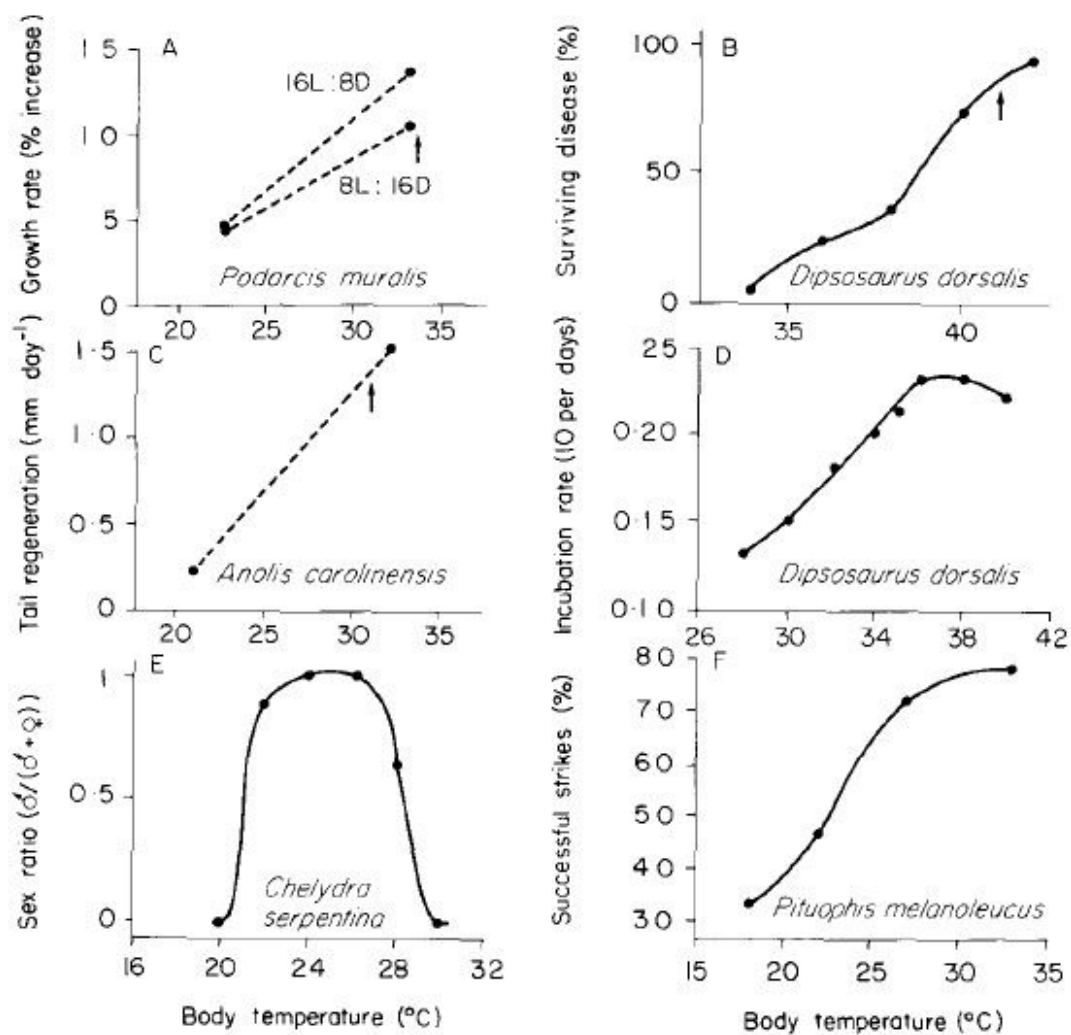
#### Значение биохимических и физиологических температурно зависимых процессов и реакций в комплексе индивидуальных адаптаций рептилий

У рептилий описано множество биохимических и физиологических реакций, которые различным образом зависят от температуры. Являются ли они термальными адаптациями?

Давно известно о влиянии температуры на поведение пресмыкающихся. Разные формы активности пресмыкающихся протекают в различных температурных диапазонах. Даже успех охоты за добычей в значительной степени зависит от уровня температуры тела (Greenwald, 1974). Рептилии значительную часть времени поддерживают у себя определенный диапазон температур тела, в котором успех ряда (но не всех!) важных поведенческих актов оказывается максимальным. В случаях совпадения оптимума функций с диапазоном температур термостабилизации связь с температурой можно было бы назвать адаптивной.

Температурная чувствительность биохимических соединений, отдельных тканей, органов, сложных физиологических процессов и т. п. может быть различной и связанной с разными причинами в

зависимости от их функций (рис. 8).





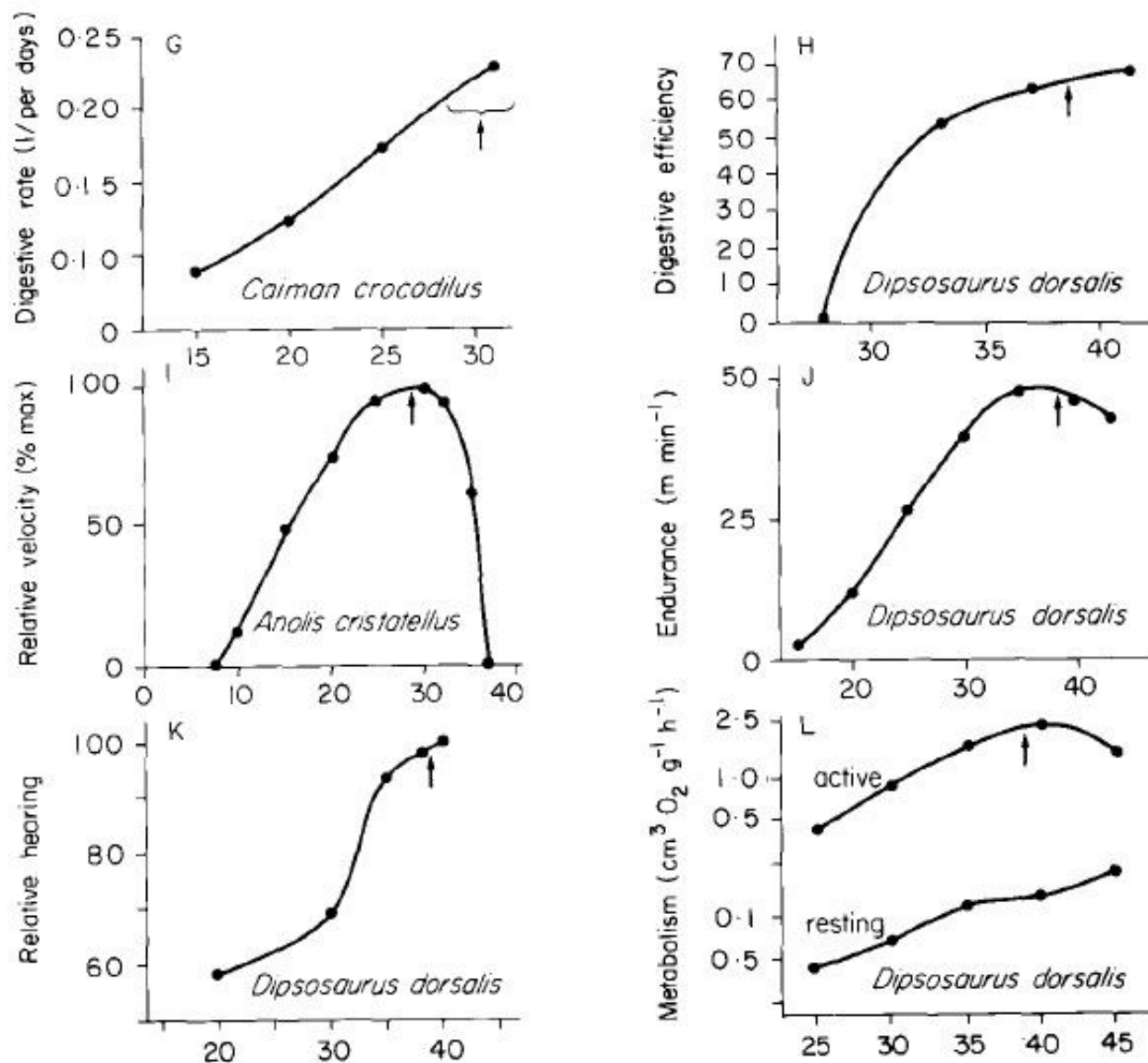


Рис. 8. Зависимость интенсивности разных функций и процессов организма рептилий от температуры тела. Вертикальная стрелка показывает предпочитаемую температуру. А (по Licht et al., 1969); В (выживание после трех дней, по Kluger, 1979), С (по Maderson, Licht, 1968), D (по Muth, 1980), E (по Bull, 1980), F (по Greenwald, 1974), G (по Diefenbach, 1975a, b), H (по Harlow et al., 1976), I (по Huey, 1982 и Huey, Webster, 1976), J (по Bennett, 1980), K (слух на частоте 1000 Hz, по Werner, 1972), L (по Bennett, Dawson, 1972)

Fig. 8. Dependence of intensity of different physiological processes on temperature of reptiles. The vertical arrow shows the preferred temperature. A (by Licht et al., 1969); B (survival after 3 days, by Kluger, 1979), C (by Maderson, Licht, 1968), D (no Muth, 1980), E (by Bull, 1980), F (by Greenwald, 1974), G (by Diefenbach, 1975a, b), H (by Harlow et al., 1976), I (by Huey, 1982 и Huey, Webster, 1976), J (by Bennett, 1980), K (hearing at the frequency of 1000 Hz, by Werner, 1972), L (by Bennett, Dawson, 1972)

Известно о связи температуры с морфологическим строением покровов (Гражданкин, 1981а, б; Черлин, 1983а; Klauber, 1941; Osgood, 1978; Fox et al., 1961; и др.). Чаще всего зависимость однозначная: при более высоких температурах количество чешуй на теле увеличивается за счет увеличения числа брюшных щитков (а значит, и числа «сегментов» туловища) и/или увеличения числа чешуй поперек тела. По нашему мнению, эта закономерность имеет адаптивное значение: увеличение числа чешуй на теле по ряду причин может усиливать транспирацию с покровов и, таким образом, увеличивать возможности охлаждения тела при высоких температурах, замедлять нагрев тела и т. п. (Гражданкин, 1981а, б; Черлин, 1983а).

Мы совместно с Р. Н. Ахмеровым изучали процессы окислительного фосфорилирования (сопряженного окисления) и окисления экзогенного НАДН, которое обеспечивается особой системой ферментов, отличной от основной дыхательной цепи, – редокс-цепью с цитохромом В<sub>5</sub> (несопряженное окисление – Агуреев, Мохова, 1969; Ахмеров, 1981; Akhmerov, 1986). Исследования проводились на тканях печени животных разного уровня организации (озерной лягушки *Rana ridibunda*, сетчатой ящурки *Eremias grammica*, степной агамы *Trapelus sanguinolentus* и домового мыши *Mus musculus*) и при разных физиологически значимых температурах (16, 25, 37 и 42°).

Фосфорилирующее, сопряженное окисление обеспечивает клетки и внутриклеточные структуры энергией для совершения определенной работы, а несопряженное, по мнению ряда авторов, может являться одним из специфических механизмов термогенеза (Ленинджер, 1966; Скулачев, 1969; Агуреев, Мохова, 1969; Арчаков, 1975; Черлин, 1988в).

К сожалению, распространенный в биохимических исследованиях вариант изучения скорости окисления в митохондриях при стандартной температуре 25° *in vitro* сам по себе, конечно, представляет определенный интерес, но совершенно не отражает реальные условия функционирования энергетических механизмов *in vivo*. И действительно, если у мышей температура тела почти все время держится в довольно узком диапазоне (близком к уровню 37° в нашем исследовании), то у интересующих нас видов рептилий ситуация совсем иная. В неактивном состоянии они находятся при температурах тела от 13–15° до 32–33° в разные сезоны года. Но активность у них всегда происходит при более высоких температурах тела: от 36–37° до 43–44°. В таком случае особый интерес представляет рассмотрение вопроса об изменении скорости окисления митохондрий в широком спектре температур тела с особым вниманием к его интенсивности при температурах нормальной активности, т. е. при физиологических температурах.

Одна из основных закономерностей, проявившаяся у всех изученных животных, заключается в возрастании интенсивности обоих видов окисления с увеличением температуры (Агзамов и др., 1992; Ахмеров и др., 1995).

Сравнение скоростей сопряженного и несопряженного окисления у представителей различных классов позвоночных животных показало, что у лягушки эти скорости при всех температурах значительно ниже, чем у пресмыкающихся и млекопитающих (рис. 9 и 10).

С ростом температуры от 16 до 42° интенсивность фосфорилирующего окисления в митохондриях у белой мыши возрастала в 3.9 раза, а у степной агамы – в 13.9 раза. Если у агамы интенсивность фосфорилирующего окисления с ростом температуры возрастала почти равномерно, то у мыши после 37° этот рост явно замедлился. Максимальный скачок в увеличении скорости фосфорилирующего окисления у мышей возник в интервале 25–37°, а у степной агамы – 37–42°. С ростом температуры от 16 до 42° интенсивность несопряженного окисления увеличилась у лягушки в 7.4, у агамы – в 15.1, у ящурки – в 4.9, у мыши – в 8.9 раза. Как и в случае сопряженного окисления, скорость роста несопряженного окисления у мышей при возрастании температуры более 37° замедлялась. У двух изученных нами видов рептилий динамика возрастания интенсивности несопряженного окисления различна. У сетчатой ящурки при переходе от 25° к 37° окисление увеличилось в 2.0 раза, а от 37° к 42° – всего в 1.1 раза. У степной агамы при переходе от 25° к 37° окисление возросло в 3.0 раза, а от 37° к 42° – в 1.8 раза.

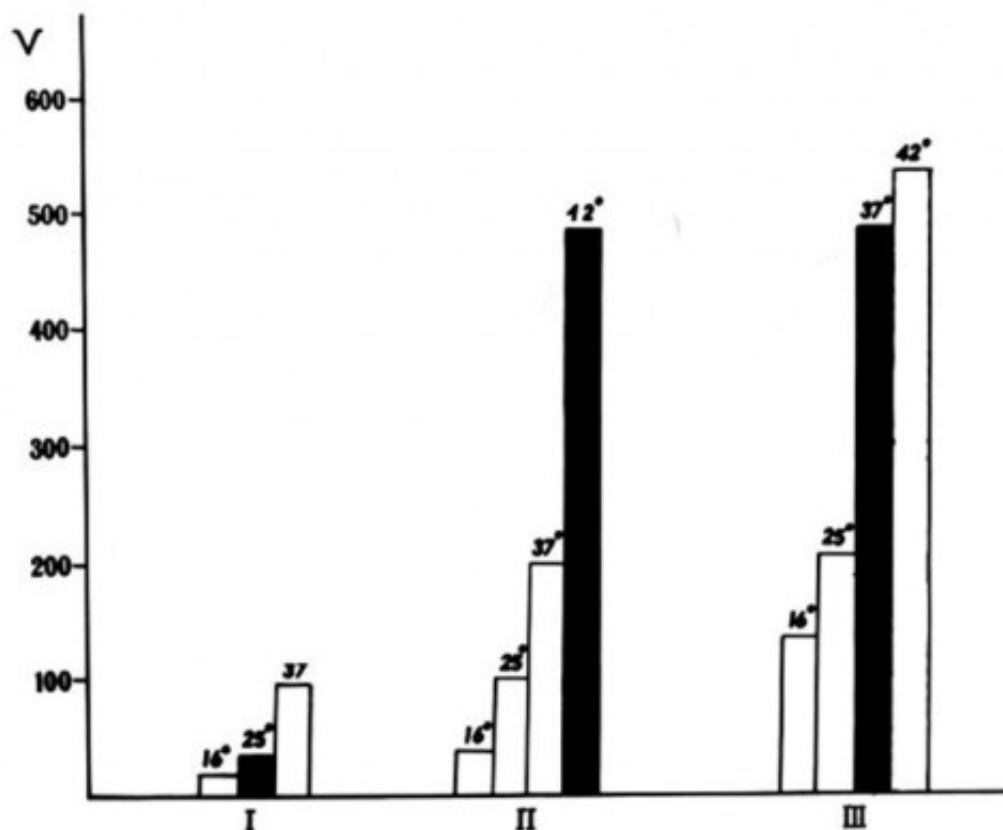


Рис. 9. Фосфорилирующее окисление митохондрий у разных групп животных (V нг-ат O<sub>2</sub>/мин/мг белка). I – озерная лягушка, II – степная агама, III – белая мышь. Зачернен столбец, соответствующий скорости окисления при нормальной для данного вида животных активности, т. е. при «физиологической» температуре. V – в нг-ат O/мин/мг белка (скорости дыхания митохондрий печени разных животных)

Fig. 9. The mitochondrial phosphorylation in different animal groups (V ng-at O<sub>2</sub>/min/mg of albumin). I – *Pelophylax ridibundus*, II – *Trapelus sanguinolentus*, III – *Mus musculus*. Black column corresponds to the oxidation speed at normal activity of given species, i. e. at “physiological” temperature. V – ng-at O/min/mg of albumin (breathing speed of mitochondria of the liver of different species)

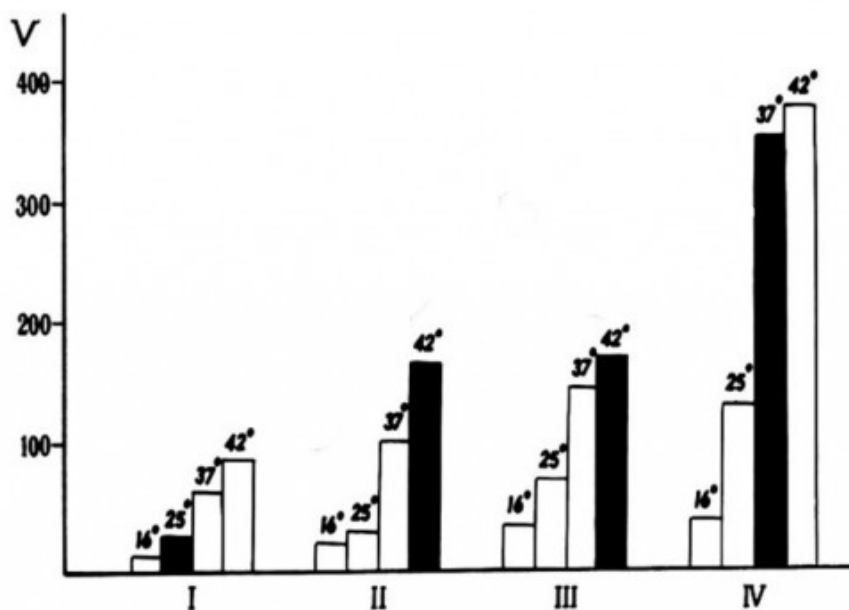


Рис. 10. Несопряженное окисление НАД.Н у разных групп животных (V нг-ат O<sub>2</sub>/мин/мг белка). I - озерная лягушка, II - степная агама, III - сетчатая ящурка, IV - белая мышь. Обозначения – как на рис. 9

Fig. 10. The noncoupled mitochondrial oxidation in different animal groups (V ng-at O<sub>2</sub>/min/mg of albumin). I – *Pelophylax ridibundus*, II – *Trapelus sanguinolentus*, III – *Eremias grammica*, IV – *Mus musculus*. Black column corresponds to the oxidation speed at normal activity of given species, i.e. at “physiological” temperature.

Активность степной агамы протекает при температурах тела от 38–39° до 43–44°, оптимумом в области 40–42°. Для сетчатой ящурки этот диапазон составляет 36–43° с оптимумом 39–41°. Для белой мыши диапазон физиологических температур около 37–38°, а у озерной лягушки – около 25°.

Как уже отмечалось ранее, интенсивность сопряженного окисления у степной агамы при каждом конкретном уровне температур от 3.9 (при 16°) до 2.4 (при 37°) раза ниже, чем у мышей, а при 42° разница сократилась до 1.1 раза. Однако, если сравнить скорости фосфорилирующего окисления при уровнях физиологических температур для каждого из видов (37° для мыши и 42° для агамы), то оказывается, что они одинаковы (см. рис. 5). Поскольку фосфорилирующее окисление обеспечивает клетки и внутриклеточные структуры энергией для совершения определенной работы, одинаково высокие скорости такого окисления отмечаются именно у очень подвижных животных (ящерицы и мыши) в физиологическом диапазоне температур тела. Это, очевидно, обеспечивает высокие потенциальные возможности их активности и не зависит от таксономического положения животного. У малоподвижной лягушки эти скорости во всех случаях оказываются значительно ниже. Эта ситуация демонстрирует принципиальную невозможность для нее значительно увеличить активность даже при повышении температуры тела. Такая зависимость явно является адаптивно значимой.

Несопряженное окисление в митохондриях печени всех изученных видов животных также усиливается с возрастанием температуры (см. рис. 10). Однако при всех уровнях температур у лягушки оно оказывается в 3.4–5.6, у ящурки в 1.1 (при 16°) – 2.1, а агамы в 2.2 раза ниже, чем у мыши. При физиологических температурах (см. рис. 4) у лягушки интенсивность этого окисления в 13.3, у ящурки и агамы в 2.2 раза ниже, чем у мыши. Функциональное значение этого типа окисления для адаптаций пока неясно.

В литературе имеется много и других данных о зависимости различных биохимических процессов в организме рептилий от температуры (Баженова, 1980; Иванов и др., 1986; Кусакина, 1965; Ушаков, Даревский, 1959; Bickler, 1982; Wilhoft, 1958; Cree et al., 1990; и др.).

Интересные данные получены по теплоустойчивости мышечной ткани у рептилий. Показано, что этот показатель в течение сезона у одного и того же вида изменяется: он ниже в период половой активности и беременности, выше – летом и осенью перед уходом на зимовку. С одной стороны, его изменения связаны в большей степени с гормональным фоном, чем с экологией, но с другой – он строго постоянен не только на уровне видов, но и подвидов одного вида (Ушаков, 1959, 1963). Ситуация эта сходна с таковой по критическим температурам.

Можно сказать, что температура влияет на все физиологические отправления организма: метаболизм (Проссер, 1977; Слоним, 1984; Соколова, 1980; Хозацкий, Масленникова, 1989; Шмидт-Нильсен, 1982; Al-Sadoon, 1987; Al-Sadoon, Abdo, 1991; Al-Sadoon, Spellerberg, 1985; Beaupre et al., 1993a; Bennett, Dawson, 1976; Ellis, Chappell, 1987; Niewiarowski, Waldschmidt, 1992; John-Alder et al., 1983; и мн. др.), функции иммунной системы (Mondal, Rai, 2001; Firth et al., 1989; Flatin, 1976; и др.), переваривание корма (Черномордилов, 1943; Beaupre et al., 1993 б; Chen et al., 2003; Coulson, Coulson, 1986; Deifinbach, 1975a, б; Naulleau, 1983; Pafilis, Valacos, 2004; Pafilis et al., 2007; Riddle, 1909; Saint-Girons, 1983; Skoczylas, 1982; Van Damme et al., 1991; и др.), на потребление корма (Van Damme et al., 1991; и др.), ово- и сперматогенез (Angelini et al., 1979, 1982; Action..., 1981; Callard et al., 1972; Licht, 1973; Bradshaw et al., 1980; Cowles, Bogert, 1944; Lang, 1979; Matz, 1984; Regal, 1966; Saint-Girons, 1982; Witten, Heatwole, 1978; и мн. др.), протекание беременности (Aldridge, 1979; и др.) и определение пола и морфологии потомства (Bull, 1980; Yntema, 1976; Brana, Ji, 2000; Warner, Shine, 2005; Rodríguez-Díaz et al., 2010; и др.), на сердечно-сосудистую систему (Иванов, Турдыев, 1983; Исабекова и др., 1986; Campos, 1964; Licht., 1964; Stinner, 1987; Vera, Gonzalez, 1986; и др.), дыхательную систему (Davies et al., 1982; Glass et al., 1985; Kraus, Jackson, 1980; Morris, 1984; и др.), на сенсорные системы (Campbell, 1969; Van Damme et al., 1987; Werner, 1972; и др.), подвижность (Avery, Bond, 1989; Bennett, 1980, 1990; Greenwald, 1974; и др.), защитное поведение (Christian, Tracy, 1981; Goode, Duvall, 1989; Hertz et al., 1982; Scribner, Weatherhead, 1995; и др.), на эмбриогенез, рост и развитие (Захаров и др., 1982; Chen et al., 2010; Du, Feng, 2008; Vinegar, 1974; и др.), линьку (Semlitsch, 1979; Uhiu et al., 1986; и др.), успешность охоты

(Greenwald, 1974; Avery, Mynott, 1990; Diaz, 1994; и др.), образ жизни (Beaupre, 1995; Grant, Dunham, 1990; и мн. др.) и т. п. Но и физиологическое состояние может влиять на термальные предпочтения рептилий (Blouin-Demers, Weatherhead, 2001; Peterson et al., 1993; Werner, 1990; и др.).

Географическое распространение рептилий в значительной степени зависит от климатических условий и, в частности, от температурных факторов (Божанский, 1985; Динесман, 1949; Черлин, 1988а; Bustard, 1967; Monasterio et al., 2009; и др.). Также большое значение температура имеет и в выборе биотопов (Webb, Shine, 1998; Blouin-Demers, Weatherhead, 2001; Chruszcz, Barclay, 2002; Quirt et al., 2006; и др.).

Практически все аспекты жизнедеятельности рептилий оказываются температурно зависимыми (Van Damme et al., 1991; Shine, Harlow, 1993; Bauwens et al., 1995; и мн. др.). Эти и многие другие обстоятельства дают возможность считать температуру одним из важнейших, а может быть, и первостепенным по важности фактором, влияющим на все стороны жизнедеятельности рептилий.

Являются ли эти биохимические и физиологические температурно зависимые процессы и реакции термальными адаптациями? Очевидно – далеко не все. Так, скорость и эффективность пищеварения возрастают при повышении температуры. Но возникновение такого свойства не может рассматриваться как результат адаптации. Это – явление, отражающее общие биохимические и физиологические закономерности, распространяющиеся на большинство ферментов и других важных веществ в организме животных. Оно, безусловно, используется рептилиями в их ежедневной жизни. Но при этом рептилии адаптируют свою жизнедеятельность к данному свойству (в основном, за счет применения поведенческой регуляции), чтобы оптимизировать ее и сделать более энергетически эффективной, а не наоборот. Такую термозависимость физиологических функций, думаю, некорректно считать адаптивной.

Можно ли считать термальной адаптацией такое физиологическое явление, как акклимация? Акклимация – экспериментальная адаптация, приспособление организма к воздействию определенного набора внешних факторов в искусственно созданных условиях, при которых наблюдаются специфические ответные биохимические или физиологические реакции, довольно быстро возвращающиеся в прежнее состояние после прекращения действия этих искусственно созданных условий.

Так, критические температуры тела могут быть подвержены определенным сезонным изменениям. Они зависят от той температуры, при которой испытуемых животных содержали до опыта (Kour, Hutchison, 1970; Licht et al., 1966; и др.). В этих цитированных работах описаны опыты, которые были поставлены на четырех видах ящериц при трех уровнях температурной акклимации: 15, 25 и 35°. Критический максимум у одних и тех же видов в зависимости от температуры акклимации колебался в среднем в пределах 1.0–3.5°, а критический минимум – 4–6°. Наибольший размах изменчивости в опытах в первом случае был около 6°, а во втором – 10.5°. Эти реакции вполне определенно наблюдаются в условиях лабораторных экспериментов. А как обстоят дела с акклимацией у рептилий в естественных, природных условиях? Борясь с искушением назвать эту реакцию безусловно адаптивно значимой, следует напомнить, что, например, несмотря на действительное увеличение критического максимума при увеличении температуры акклимации (как это могло бы быть в природе в летний период), рептилии с температурой критического максимума в жизни никогда не сталкиваются. Хорошо развитый механизм регуляции верхней границы температуры полной активности через различные поведенческие терморегуляторные реакции этого категорически не допускает. Мало того, реальные температуры тела при активности рептилий в природе и прохладной весной, и жарким летом одинаковы (Черлин, 2014; Черлин, Музыченко, 1988), т. е. преадаптации к низким температурам весной и высоким – летом на самом деле у рептилий в естественных условиях не происходит. Да и максимальная температура полной активности как термофизиологический показатель у рептилий внутри вида во все сезоны одинакова (Черлин, 2014). Поэтому и температуры критического максимума, изученные нами непосредственно в природе у нескольких видов пустынных ящериц в Каракумах, в разные сезоны года не различались (Черлин, Музыченко, 1984). Так что возрастание критического максимума у рептилий при возрастании температуры акклимации в лабораторных экспериментах не говорит о том, что в природе в более жарких условиях (лето или равнинные биотопы) критические температуры у обитающих там рептилий должны оказаться выше, чем при обитании в более прохладных условиях (весна или в горах). Сезонные различия в уровнях критических температур (возможно, и в других термофизиологических показателях) в лабораторных экспериментах у рептилий, скорее всего, могут быть связаны с сезонными различиями в их физиологическом состоянии.

Эффекты акклимации краткосрочные: через некоторое время после прекращения действия экспериментального фактора физиологические параметры животного возвращаются в исходное

состояние. В литературе описано множество других реакций рептилий в опытах по акклимации (Du et al., 2010; Elphick, Shine, 1998; Else, Bennett, 1987; Goodman, 1971; Huang, Tu, 2009; Hochscheid et al., 2004; Huey et al., 1999; Huey, Slatkin, 1976; Garland, Adolph, 1991; Kaufmann, Bennett, 1989; Kolbe et al., 2012; Muir et al., 2010; Parker, 2014; Patterson, Davies, 1984; Qu et al., 2011; Shu et al., 2010; Scott, Pettus, 1979; Southwood et al., 2005; Stewart, 1965; Wysocki et al., 2009; Yang et al., 2008).

Таким образом, эффекты акклимации – чисто физиологические реакции, не имеющие особого адаптивного значения.

*Значение физиологических терморегулирующих характеристик и реакций в комплексе индивидуальных адаптаций рептилий*

По сути это комплекс географически, сезонно и популяционно неизменных физиологических констант, которые образуют стабильную физиолого-экологическую матрицу (Черлин, 2014). Параметры этой матрицы формируются видоспецифичной физиологической нормой реакции физиологических структур животного на различные внешние воздействия. Эта матрица определяет видоспецифичные параметры гомеостаза и многое другое в экологии данных видов. В рамках физиолого-экологической схемы терморегуляции эти характеристики являются терморегулирующими.

В нашем контексте имеет смысл особо обратить внимание на очень важное обстоятельство – характеристики физиолого-экологической матрицы строго видоспецифичны и неизменны ни географически, ни сезонно, т. е. *в рамках комплекса терморегулирующих характеристик, составляющих физиолого-экологическую матрицу, в них не происходит внутривидовых, адаптивных, «подстроечных» изменений.*

С точки зрения значения в адаптации рептилий к климатическим условиям среды термофизиологические показатели можно разделить на те, которые

1) описывают характеристики регуляции температуры тела в период полной активности (диапазон температур полной активности, минимальную и максимальную температуры полной активности, диапазон термостабилизации); эти характеристики связаны в своем проявлении с внутренней организацией механизмов терморегуляции при полной активности в нервной системе рептилий,

2) описывают характеристики регуляции температуры тела в период неактивного состояния (регуляция температуры ночного покоя, температур гибернации и эстивации),

3) описывают характеристики температурной выносливости (критические минимум и максимум температуры тела),

4) описывают характеристики, которые складываются вследствие определенного сочетания других термофизиологических характеристик (диапазон суточных колебаний температуры тела, «запас температурной прочности вида»).

Показатели первой группы, конечно, непосредственно влияют на связь температуры тела животных с климатом среды, но они видоспецифичны и неизменны в рамках всех популяций вида, где бы животные не обитали. Эти показатели надежно защищены эффективными механизмами терморегуляции (поведенческой и физиологической) от внешних влияний. Рептилии, судя по всему, не меняют их различными способами для адаптации к условиям среды, а используют механизмы терморегуляции для сохранения неизменными ключевых термофизиологических, терморегулирующих характеристик за счет тонкой подстройки пространственно-временных структур активности. Поэтому терморегуляционные реакции, безусловно, можно рассматривать как адаптивные, а вот сами термофизиологические показатели вряд ли можно считать адаптивно настроенными характеристиками.

При анализе показателей второй группы важно отметить следующее. Сами по себе показатели температуры тела в неактивном состоянии чрезвычайно важны, прежде всего для регуляции сроков и характера протекания важнейших сезонных физиологических циклов у рептилий (питания, размножения, и т. п.), т. е. для подстройки этих физиологических циклов к внешним, макроклиматическим условиям районов их обитания (Черлин, 2014а). Следовательно, эти показатели изначально имеют адаптивную направленность.

Показатели третьей группы сами по себе адаптивной направленности иметь не могут, т. к. рептилии могут столкнуться с ними в жизни только один раз – первый и последний. Подойти к температурам теплового или холодного шоков в природных условиях – это для животного смерть. Здесь намного важнее регуляция температуры тела в период полной активности (и частично – в неактивном состоянии, например на зимовках), которая призвана, кроме прочего, не подпускать температуру тела животного к опасным границам. Сами же температуры теплового и холодного шоков

вряд ли имеют адаптивную составляющую, т. к. их конкретные величины, скорее всего, связаны с определенными биохимическими и физиологическими закономерностями и взаимосвязями, которые могут вообще не быть связаны с температурной выносливостью (беременность и т. п.).

Показатели четвертой группы адаптивно очень важны. Они определяют возможности рептилий данных видов выживать в данных условиях внешней среды. Так, диапазон суточных колебаний температуры тела регулирует сроки и характер протекания процессов питания, пищеварения, циклов жировых тел, проявления половой активности, гаметогенеза, созревания яиц и эмбрионов, восстановительного периода семенников и яичников и т. п.

*Значение термоэкологических, терморегулируемых показателей в комплексе индивидуальных адаптаций рептилий*

Термоэкологические показатели, видимо, не являются адаптивно значимыми, поскольку представляют собой лишь фактический, конечный результат взаимодействия физиологических требований организма (термофизиологических показателей) через системы терморегуляции с климатическими и экологическими условиями внешней среды, т. е. это конечные показатели, результаты разных процессов (адаптивных или неадаптивных), а не сами эти процессы. Другими словами, это показатели, которые однозначно получаются такими, какие они есть, вне зависимости от того, насколько они влияют на термальные адаптации.

*Выводы о значении индивидуальных термобиологических особенностей в комплексе индивидуальных адаптаций рептилий*

1) Важнейшим, ключевым феноменом в формировании адаптаций рептилий к природно-климатическим условиям среды является комплекс видоспецифичных, стабильных, географически и сезонно неизменных показателей гомеостаза (физиолого-экологическая матрица).

2) Основной смысл и направленность индивидуальных термальных адаптаций – сохранение комплекса важнейших характеристик гомеостаза (физиолого-экологической матрицы) за счет подстройки пространственно-временных структур суточной и сезонной активности.

3) Индивидуальные адаптации рептилий к термальным условиям среды обитания происходят не за счет адаптивной модификации термофизиологических характеристик, а в основном благодаря тонкой подстройке пространственно-временных структур суточной и сезонной активности, основой для которой служит физиолого-экологическая матрица.

4) Формирование, подстройка пространственно-временных структур активности у рептилий происходит посредством «отсеивания» через «сито» видоспецифичной, неизменной, физиолого-экологической, термобиологической матрицы тех временных, микроклиматических, биотопических и прочих условий, в которых активность рептилий данного вида по объективным причинам оказывается невозможной.

5) Поскольку эта матрица является видоспецифичным и неизменным комплексом терморегулирующих характеристик, то в любых биотопах с конкретными климатическими условиями рептилии данного вида могут иметь единственно возможный, «рамочный» вариант пространственно-временной структуры суточной и сезонной активности.

6) Физиолого-экологическая матрица через модификацию пространственно-временных структур сезонной активности также регулирует течение сезонных физиологических циклов питания и размножения (Черлин, 2014).

7) Этот единственно возможный для рептилий данного вида в данных климатических и экологических условиях «рамочный» вариант пространственно-временных структур суточной и сезонной активности, формируемый стабильной терморегулирующей физиолого-экологической матрицей, однозначно определяет в данных условиях среды количество теплоты, которое может получить организм пресмыкающегося за год.

8) Критерием адаптивных возможностей является то, насколько единственно допустимая для данного вида в данных условиях пространственно-временная структура сезонной активности позволяет или не позволяет данному виду набрать то количество теплоты, которое дает возможность реализовать все необходимые для него в течение годового цикла физиологические процессы, обеспечивающие выживание индивидуального животного и популяции.

9) Общебиологические, методологические результаты данного исследования и анализа материалов показывают необходимость сместить акцент исследований по термальным (и не только) адаптациям (по крайней мере – рептилий) с проблем биохимической, физиологической,

термобиологической и пр. пластичности (хотя исследовать эти проблемы, конечно, нужно) на а) проблемы изучения комплекса показателей термального гомеостаза (физиолого-экологической матрицы) и б) различных (поведенческих и физиологических) механизмов реагирования на внешние возмущающие воздействия с целью сохранения этого гомеостатического комплекса.

На адаптации к среде, идущие через сохранение гомеостаза и развитие внешних связей, указывают примеры, касающиеся конкретных групп живых организмов (Алехин, 1938; Хаскин, 1975; и др.), а также концептуальные работы (Чернов, 1975; и др.). О необходимости сохранения гомеостаза при адаптациях биологи иногда упоминают, это положение даже периодически встречается в определениях, которые даются процессу адаптации (Краткий..., 2008), но с конкретными примерами проявления этих закономерностей, по крайней мере у эктотермных позвоночных животных, я не сталкивался. Наше исследование – пока единственная известная мне иллюстрация значения параметров гомеостаза в адаптивном процессе эктотермных позвоночных.

## **Заключение**

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

Адаптации как биологическое явление могут иметь разную направленность и механизмы действия:

- адаптации к определенным абиотическим факторам внешней среды;
- адаптации к изменениям условий среды;
- адаптации к конкретным географическим и макроклиматическим комплексам;
- адаптации к появлению нового, сильного, определенного возмущающего фактора внешней среды;
- адаптации к условиям внешней среды в связи с появлением нового, отличного от прежнего, внутреннего состояния организма;
- адаптации в связи с появлением необходимости и/или возможности освоения новых условий внешней среды;
- адаптации в связи с необходимостью изменения в активности и направленности двигательной и психической деятельности;
- адаптации к различным условиям внешней среды, когда важным для благополучной жизнедеятельности требованием организма является сохранение стабильности комплекса ключевых физиологических параметров гомеостаза (физиолого-экологической матрицы) и т. д. и т. п.

Важнейшим, ключевым понятием в формировании адаптаций рептилий к природно-климатическим условиям среды является физиолого-экологическая матрица вида (Cherlin, 1991) – комплекс видоспецифичных, стабильных, популяционно, географически и сезонно неизменных показателей гомеостаза и видоспецифичный набор биохимических, физиологических и поведенческих приемов регуляции параметров комплекса этих показателей.

Индивидуальные адаптации к среде обитания происходят у рептилий не за счет адаптивной модификации термофизиологических характеристик, а за счет тонкой (в основном поведенческой) подстройки пространственно-временных структур суточной и сезонной активности. Подстройка пространственно-временных структур активности у рептилий происходит посредством «отсеивания» через «сито» видоспецифичной, неизменной, физиолого-экологической, термобиологической матрицы тех временных, микроклиматических, биотопических и прочих условий, в которых активность рептилий данного вида по объективным причинам оказывается невозможной. В результате получается, что данный вид рептилий в данных условиях среды может иметь единственно возможный «рамочный вариант» режима пространственно-временной структуры суточной и сезонной активности.

Таким образом, основной смысл и направленность индивидуальных термальных адаптаций рептилий – сохранение видоспецифичного комплекса важнейших характеристик гомеостаза (физиолого-экологической матрицы) за счет подстройки пространственно-временных структур суточной и сезонной активности. Критерием адаптивных возможностей является то, насколько



единственно допустимая для данного вида в данных условиях пространственно-временная структура сезонной активности позволяет или не позволяет данному виду набрать то количество теплоты, которое дает возможность реализовать все необходимые для него в течение годового цикла физиологические процессы, обеспечивающие выживание индивидуального животного и популяции.

Здесь проявляется диалектическое единство двух пластов процесса адаптации у рептилий: 1) необходимость сохранения стабильности видоспецифичных характеристик гомеостаза (физиолого-экологической матрицы) в различных условиях внешней среды с помощью видоспецифичных регуляторных реакций, с одной стороны, и 2) необходимость сохранения пластичности жизнедеятельности организмов данного вида в различных условиях внешней среды с помощью модификации пространственно-временной структуры активности, с другой стороны.

В соответствии с этим стоит обратить внимание на то, что исследования в области адаптации животных к разным условиям внешней среды должны обязательно касаться обеих сторон этого процесса: 1) изучения стабильного, видоспецифичного комплекса характеристик и значений показателей физиолого-экологической матрицы, 2) изучения видоспецифичных регуляторных реакций, направленных на сохранение стабильности физиолого-экологической матрицы в различных условиях среды.

Это показывает необходимость сместить акцент исследований по термальным (возможно, и не только) адаптациям (по крайней мере рептилий) с проблем биохимической, физиологической, термобиологической пластичности (хотя исследовать эти проблемы, конечно, нужно) на проблемы изучения и сохранения стабильности комплекса показателей термобиологического гомеостаза и поведенческих, физиологических и прочих механизмов реагирования на внешние возмущающие воздействия с целью сохранения этого гомеостатического комплекса.

Исходя из этого можно предложить несколько определений и замечаний, связанных с понятием адаптаций, направленных на сохранение гомеостаза.

В самом общем смысле определение такой адаптации может выглядеть следующим образом.

*Адаптация* – биологический процесс, смысл которого заключается в сохранении комплекса видоспецифичных, ключевых, стабильных параметров гомеостаза животного (его физиолого-экологической матрицы) в различных условиях среды с помощью видоспецифичного набора биохимических, физиологических и поведенческих приемов регуляции с целью обеспечения благополучной и конкурентоспособной жизнедеятельности особей, популяций, процветания вида.

*Границы адаптивных возможностей* – а) границы параметров внешней среды, в рамках которых видоспецифичные приемы адаптации способны сохранять неизменным видоспецифичный комплекс физиолого-экологической матрицы; б) границы значений показателей физиолого-экологической матрицы, в рамках которых животные способны с помощью видоспецифичного набора регуляторных реакций обеспечивать благополучную и конкурентоспособную жизнедеятельность в разных условиях среды.

Очевидно, закономерности, описанные в данной статье, не являются эвристическими для всей биоты. Они проявляются в области термальной биологии и термальных адаптаций у рептилий. Так, видимо, к этому и стоит относиться. Возможно, они проявляются и у других групп живых организмов, и в других случаях, когда важным требованием сохранения успешной жизнедеятельности является сохранение комплекса стабильных физиологических характеристик гомеостаза. Но эта проблема требует отдельного, специального изучения.

## Библиография

Агзамов Х., Эрматова С. М., Ахмеров Р. Н. Влияние сезонных изменений температуры окружающей среды на функциональные параметры митохондрий печени у представителей разных классов позвоночных [The influence of seasonal changes of ambient temperature on the functional parameters of liver mitochondria in representatives of different vertebrate classes] // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1998. Т. 34. № 2. С. 191-201.

Агуреев А. П., Мохова Е. Н. Регуляция живых систем и состояние энергетического обмена [Regulation of living systems and the status of energy metabolism]. Пушино, 1969. С. 27-51.

Алехин В. В. География растений [The geography of plants]. М.: Государственное учебно-педагогическое изд. Наркомпроса РСФСР, 1938. 328 с.

Арчаков А. И. Микросомальное окисление [Microsomal oxidation]. М.: Наука, 1975. 327 с.

Ахмеров Р. Н. Тканевое окисление, энергопродукция и теплопродукция в разных тканях крыс [Tissue oxidation, energy production capacity and heat production in different tissues of rats] // Узб. биол. ж. 1981. № 5. С. 25–27.

Ахмеров Р. Н., Гибарова С., Алламуратова Ш. И., Алматов К. Т. Соотношение дыхания митохондрий печени у млекопитающих и рептилий при разной температуре [The ratio of respiration of liver mitochondria in mammals and reptiles at different temperatures] // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1995. Т. 31. № 4. С. 410–415.

Баженова А. Ф. Температурные зависимости тканевого метаболизма у пустынных рептилий [The temperature dependence of tissue metabolism in desert reptiles] // Температурная компенсация и поведенческий гомеостазис. Л., 1980. С. 89–95.

Божанский А. Т. Использование климаграмм в герпетологических исследованиях на примере обыкновенной гадюки (*Vípera berus*) [The use of hytherographs in herpetological studies on the example of the adder (*Vípera berus*)] // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1985. С. 32–33.

Боркин Л. Я., Черлин В. А., Басарукин А. М., Маймин М. Ю. Термобиология дальневосточного сцинка (*Eumeces latiscuttatus*) на острове Кунашир, южные Курильские острова [The thermal biology of Far Eastern skink (*Eumeces latiscuttatus*) on Kunashir island, South Kuril Islands] // Современная герпетология. 2005. Т. 3/4. С. 5–28.

Гражданкин А. В. Роль испарительной кожной влагоотдачи в терморегуляции наземных пустынных рептилий [The role of cutaneous evaporative water loss in thermoregulation of terrestrial desert reptiles] // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981а. С. 42.

Гражданкин А. В. Кожная влагоотдача у пустынных птиц и рептилий [The cutaneous water loss in desert birds and reptiles] // Зоол. ж. 1981б. Т. 60, № 2. С. 265–270.

Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь [Environmental encyclopedia]. Кишинев: Главная редакция Молдавской советской энциклопедии, 1989. 406 с.

Динесман Л. Г. О распространении и экологии рептилий в связи с зонами солнечной радиации [On the distribution and ecology of reptiles in connection with the solar radiation zones] // Проблемы физической географии. 1949. Т. XIV. С. 153–165.

Дудьев В. П. Психомоторика: словарь-справочник [Psychomotor system: a dictionary-guide]. М.: Владос, 2008. 368 с.

Захаров В. М., Баранов А. С., Валецкий А. В. Влияние температуры инкубации на продолжительность развития прыткой ящерицы – *Lacerta agilis* (Squamata, Lacertidae) [The effect of incubation temperature on the duration of development of the sand lizard – *Lacerta agilis* (Squamata, Lacertidae)] // Зоол. ж. 1982. Т. LXL, № 6. С. 883–889.

Иванов З. В. Жизнь насекомых [The life of insects]. М.: Сельхозгиз, 1959.

Иванов В. И., Турдыев А. А., Аббасова И. А. Липиды микросом гепатоцитов черепахи *Testudo horsfieldi* при различных температурах содержания [The microsomes lipids of hepatocytes in tortoise *Testudo horsfieldi* at different captivity temperatures] // Ж. эволюц. биохим. и физиол. 1986. Т. 22. № 3. С. 240–246.

Исабекова С. Б., Чинтаева Ф. Х., Карягина Н. М. Особенности реакции кровеносной и лимфатической систем у рептилий на термовоздействия [Peculiarities of reactions of blood and lymphatic systems in reptiles on heat impact] // Нейрогуморальная регуляция вегетативных функций: Материалы науч. конф. Ин-та физиол. КазССР. Алма-Ата, 1986. С. 52–55.

- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных [The basis of animal ecology]. М.; Л.: Госмедиздат, 1938. 602 с.
- Коросов А. В. Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки [Dual negative feedback and model of thermoregulation in adder] // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. «Естественные и технические науки». 2008. № 1. С. 74–82.
- Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки на Севере [Ecology of common European adder in the North]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.
- Краткий толковый психолого-психиатрический словарь [Brief explanatory psychological-psychiatric dictionary]. М., 2008.
- Кусакина А. А. Термоустойчивость гемоглобина пяти видов ящериц пустыни Каракум [The thermal resistance of hemoglobin of five species of lizards of the Karakum desert] // Термоустойчивость клеток животных. М.; Л.: Наука, 1965. С. 212–215.
- Леках В. А. Ключ к пониманию физиологии: учебное пособие [The key to understanding of physiology: study guide]. М.: Едиториал УРСС, 2002. 360 с.
- Ленинджер А. Митохондрия [Mitochondrion]. М.: Мир, 1966. 167 с.
- Либерман С. С., Покровская И. В. Материалы по экологии прыткой ящерицы [Materials on ecology of the sand lizard] // Зоол. ж. 1943. Т. 22. № 2. С. 247–256.
- Литвинов Н. А. Термобиологические исследования [Thermobiological research] // Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. С. 109–146.
- Меницкий Д. Н. Принципы саморегуляции функциональных систем [The principles of self-regulation of functional systems] // Системный анализ механизмов поведения / Под ред. К. В. Судакова. М.: Наука, 1979. С. 81–91.
- Наумов Н. П. Экология животных [The animals ecology]. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
- Покровский В. И. Энциклопедический словарь медицинских терминов [Encyclopedic dictionary of medical terms]. М.: Медицина, 2005. 1591 с.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных [Comparative animal physiology]. Т. 2 / Ред. Л. Проссер. М.: Мир, 1977. 84 с.
- Рюмин А. В. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм [Temperature sensitivity of vertebrate animals and the biological path of the origin of warm-blooded forms]: Сб. студ. научных работ МГУ. М., 1939. Вып. 6. С. 55–84.
- Рюмин А. В. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных [The significance of temperature in the ontogeny and phylogeny of animals] // Успехи современной биологии [Successes of modern biology]. 1940. Т. 12. № 3. С. 504–515.
- Скулачев В. П. Аккумуляция энергии в клетке [Accumulation of energy in the cell]. М.: Наука, 1969. 440 с.
- Словарь русского языка Т. Ф. Ефремовой [Dictionary of the Russian language T. F. Efremova]. URL: <http://enc-dic.com/efremova/Operativnyj-61489.html>
- Слоним А. Д. Физиология терморегуляции [Physiology of thermoregulation]. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1984. 378 с.

Соколова Т. М. Энергетическая интерпретация газообмена рептилий при различных температурах и его экологическая обусловленность [Energy interpretation of gas exchange in reptiles at different temperatures and its environmental conditionality] // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск, 1980. С. 56-79.

Толковый словарь русского языка [Explanatory dictionary of the Russian language]. Т. 2. / Под ред. Д. Н. Ушакова. М.: Советская энциклопедия: ОГИЗ: Государственное издательство иностранных и национальных словарей, 1938. 1040 с.

Ушаков Б. П. Теплоустойчивость тканей – видовой признак пойкилотермных животных [The thermal resistance of tissue – species-specific character of poikilothermic animals] // Зоол. журн. 1959. Т. 38, № 9. С. 1292-1302.

Ушаков Б. П. Изменения уровня теплоустойчивости мышечной ткани рептилий, связанные с сезоном и циклом размножения [Variations of the level of thermal resistance of the muscle tissue in reptiles associated with the season and the breeding cycle] // Сб. работ Ин-та цитологии АН СССР. 1963. № 6. С. 51-61.

Ушаков Б. П., Даревский И. С. Сравнение теплоустойчивости мышечных волокон и отношение к температуре у двух симпатрических видов полупустынных ящериц [Comparison of the thermal resistance of muscle fibers and temperature relations in two sympatric species of semi-desert lizards] // ДАН СССР. 1959. Т. 128. № 4. С. 833-835.

Хаскин В. В. Энергетика теплообразования и адаптация к холоду [Energy of heat production and adaptation to cold]. Новосибирск: Наука, 1975. 200 с.

Хозацкий Л. И., Масленникова Л. С. Терморегуляция у мягкотелых черепах [Thermoregulation in the soft-shelled turtles] // Вопросы герпетологии. Киев, 1989. С. 271-272.

Целлариус Е. Ю., Целлариус А. Ю. Температурные условия активности серого варана (*Varanus griseus*, Reptilia, Sauria) [Thermal conditions of *Varanus griseus* (Reptilia, Sauria) activity] // Зоол. ж. 1997. Т. 76, № 2. С. 206-211.

Целлариус А. Ю., Черлин В. А., Лукин Ю. А. Население пресмыкающихся бессточной впадины Еройдандуз (Бадхыз, Туркмения) [The reptiles population of Eroidanduz depression (Badhys, Turkmenia)] // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1983. № 6. С. 63-66.

Целлариус А. Ю., Черлин В. А., Меньшиков Ю. Г. Предварительное сообщение о работах по изучению биологии *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) в Средней Азии [Preliminary report on the study of biology of *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) in Middle Asia] // Герпетологические исследования. Ленинград: ЛИСС, 1991. № 1. С. 61-103.

Чан Кьен. Систематика и экология обыкновенной гадюки *Vipera berus* (Linné, 1758) [Systematics and ecology of common European adder *Vipera berus* (Linné, 1758)]: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1967. 14 с.

Черлин В. А. Зависимость шиткования змей рода *Echis* от климатических факторов [Dependence of scale pattern in snakes of the genus *Echis* on climatic factors] // Зоологический журнал. 1983а. Т. 62. № 2. С. 252-258.

Черлин В. А. Способы адаптации пресмыкающихся к температурным условиям среды [Ways of adaptation of reptiles to environmental temperature] // Журнал общей биологии. 1983б. Т. 44, № 6. С. 753-764.

Черлин В. А. Географическое распространение змей рода *Echis* в связи с особенностями их адаптации к среде обитания [The geographical distribution of snakes genus *Echis* in connection with their adaptation to the environment] // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. № 3. 1988а. С. 29-33.

Черлин В. А. К термобиологии серого геккона (*Cyrtopodion russowi*), полосатой ящурки (*Eremias scripta*) и степной агамы (*Trapelus sanguinolentus*) в Восточных Каракумах [To thermal biology of grey Gecko (*Cyrtopodion russowi*), striped racerunner (*Eremias scripta*) and steppe Agama (*Trapelus sanguinolentus*) in Eastern Karakum desert] // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1988б. № 5. С. 36-43.

Черлин В. А. Интенсивность окисления митохондрий печени разных классов позвоночных животных при различных температурах [The intensity of oxidation of liver mitochondria in different classes of vertebrates at different temperatures] // Тезисы научных сообщений IV съезда физиологов Узбекистана. Ташкент, 9-11 ноября 1988. Ташкент, 1988в. С. 140-141.

Черлин В. А. Популяционные аспекты термальных адаптаций у пресмыкающихся [Population aspects of thermal adaptations in reptiles] // Проблемы популяционной экологии земноводных и пресмыкающихся [Problems of population ecology of amphibians and reptiles]. М., 1989. С. 135-172. (Итоги науки и техники. ВИНТИ. Серия Зоология позвоночных. Т. 17).

Черлин В. А. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных [Stabilization of high body temperature in the evolution of vertebrates] // Успехи современной биологии. 1990. Т. 109. № 3. С. 440-452.

Черлин В. А. Методы исследований по термобиологии пресмыкающихся [The research methods of reptiles thermal biology] // Экология животных Узбекистана. Ташкент, 1991. С. 70-97.

Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство) [Thermal biology of reptiles. General information and research methods (guide)]. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2010. 124 с.

Черлин В. А. Биологические основы содержания пресмыкающихся в неволе: тепловой фактор [Biological bases of maintenance of reptiles in captivity: the heat factor]. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2011. 176 с.

Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общая концепция [Thermal biology of reptiles. The main concept]. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2012а. 362 с.

Черлин В. А. Термобиология рептилий и ее применение в экологических исследованиях и природоохранной деятельности [Thermal biology of reptiles and its application in environmental studies and nature conservation] // Вопросы герпетологии. Минск, 2012в. С. 344-349.

Черлин В. А. Сравнение термобиологии сцинкового (*Teratoscincus scincus scincus*) и гребнепалого (*Crossobamon evermanni*) гекконов [Comparison of thermal biology of *Teratoscincus scincus scincus* and *Crossobamon evermanni*] // Вестник Тамбовского университета. Сер. «Естественные и технические науки». 2013а. Т. 18. Вып. 6. С. 3110-3112.

Черлин В. А. Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий [Challenges and possible errors in field studies in thermal biology of reptiles] // Современная герпетология: проблемы и пути их решения: Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25-27 ноября 2013 г.) / Зоологический институт РАН. СПб., 2013б. С. 32-39.

Черлин В. А. Сравнение термобиологии трех видов змей Средней Азии (*Echis multisquamatus*, *Spalerosophis diadema*, *Psammophis lineolatus*) [Comparison of thermal biology of three snake species of Middle Asia (*Echis multisquamatus*, *Spalerosophis diadema*, *Psammophis lineolatus*)] // Праці Українського герпетологічного товариства. № 4. 2013в. С. 184-189.

Черлин В. А. Рептилии: температура и экология [Reptiles: temperature and ecology]. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 с.

Черлин В. А., Музыченко И. В. Термобиология и экология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) круглоголовок летом в Каракумах [Thermal biology of *Eremias grammica*, *Phrynocephalus mystaceus* and *Ph. interscapularis* in Eastern Karakum desert in summer] // Зоологический журнал. 1983. Т. 62. № 6. С. 897–908.

Черлин В. А., Музыченко И. В. К методике определения критического максимума температуры тела некоторых среднеазиатских ящериц [To the method of determining of the body critical thermal maximum in some middle asian lizards] // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1984. № 5. С. 73–76.

Черлин В. А., Музыченко И. В. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц [Seasonal variations of thermal biological characters in some arid lizards] // Зоологический журнал. 1988. Т. 67. № 3. С. 406–416.

Черлин В. А., Целлариус А. Ю. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echis multisquamatus* Cherlin 1981 от температурных условий в Южной Туркмении [The dependence of behavior in the saw-scaled viper, *Echis multisquamatus* Cherlin, 1981 on temperature in south Turkmenia] // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л.: Наука, 1981. С. 96–108 (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 101).

Черлин В. А., Целлариус А. Ю., Громов А. В. К температурной биологии сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) в Каракумах [To the thermal biology of *Teratoscincus scincus* in Karakum desert] // Экология. 1983. № 2. С. 84–87.

Черлин В. А., Чикин Ю. А. К термобиологии ящериц горных районов Узбекистана [To thermal biology of lizards of the mountain regions of Uzbekistan] // Герпетологические исследования. Л.: ЛИСС, 1991. № 1. С. 119–129.

Черлин В. А., Шепилов С. А. Термобиология среднеазиатской гюрзы (*Macrovipera lebetina turanica*) хребта Нуратау и гюрзы Чернова (*Macrovipera lebetina černovi*) западных Кызылкумов [Thermal Biology of the Central Asian Blunt-Nosed Viper (*Macrovipera lebetina turanica*) from Nuratau Crest and the Chernov Blunt-Nosed Viper (*Macrovipera lebetina černovi*) from Western Kysylkum] // Зоологический журнал. 2014. Т. 93, № 2. С. 242–247.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши [Natural zonality and terrestrial animal fauna]. М.: Мысль, 1975. 222 с.

Черномордилов В. В. О температурных реакциях пресмыкающихся [About the thermal reactions of reptiles] // Зоологический журнал. 1943. Т. 22, № 5. С. 274–279.

Шмидт-Нильсен К. Физиология животных [Animal physiology]. Т. 1. М.: Мир, 1982. 414 с.

Эккерт Р., Рэнделл Д., Огастин Дж. Физиология животных: Механизмы и адаптация [Animal physiology: mechanisms and adaptation]: Пер. с англ.; В 2 т. Т. 1. М.: Мир, 1991. 424 с.

Энциклопедический словарь по психологии и педагогике [Encyclopedic dictionary on psychology and pedagogy]. 2013. URL: [http://psychology\\_pedagogy.academic.ru/](http://psychology_pedagogy.academic.ru/) (Дата обращения 15.05.2015)

Юмашев И. Ю. Термобиологические показатели обыкновенной гадюки в бассейне Верхней Волги [Thermobiological characters of common adder in the Upper Volga basin] // Первая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. Тольятти, 1995. С. 63–65.

Action des facteurs externes sur les cycles de reproduction. Les strategies de reproduction. 2 part // Bull. Soc. Zool. France. 1981. Vol. 106. № 4. P. 398–502.

Akhmerov R. N. Qualitive difference in mitochondria of endothermic and ectothermic animals // FEBS Letters. 1986. Vol. 198. № 2. P. 251–255.

Alcala A. C., Brown W. C. Thermal relation of two tropical lizards on Negros island, Phillippine islands // *Copeia*. 1966. № 3. P. 593–594.

Aldridge R. D. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis* // *Herpetologica*. 1979. № 35. P. 256–261.

Al-Sadoon M. K. The influence of temperature and activity on aerobic and anaerobic metabolism in the viviparous lizard, *Lacerta vivipara* Jacquin // *The Herpetological Journal*. 1987. № 1. P. 181–185.

Al-Sadoon M. K., Abdo N. M. Temperature and body mass effects on the metabolic rate of *Acanthodactylus schmidtii* Weigmann (*Reptilia: Lacertidae*) // *Journal of Arid Environments*. 1991. Vol. 21, № 3. P. 351–361.

Al-Sadoon M. K., Spellerberg I. F. Effect of Temperature on the Oxygen Consumption of Lizards from different Climatic Regions // *Amphibia-Reptilia*. 1985. Vol. 6, № 3. P. 241–258.

Amat F., Llorente G. A., Carretero M. A. A preliminary study on thermal ecology, activity times and microhabitat use of *Lacerta agilis* (*Squamata: Lacertidae*) in the Pyrenees // *Folia Zool.* 2003. Vol. 52. № 4. P. 413–422.

Angelini F., Brizzi R., Barone C. The annual spermatogenetic cycle of *Podarcis sicula campestris* De Betta (*Reptilia, Lacertidae*). I. The spermatogenetic cycle in nature // *Monitore Zoologico Italiano, Firenze (N.S.)*. 1979. Vol. 13. P. 279–301.

Angelini F., Botte V., D'Alterio E. Autumn, photothermal regimes and reproductive functions in the female lizard *Rodareis s. sicula* Raf // *Monit. Zool. Ital.* 1982. Vol. 16. № 2. P. 133–148.

Angilletta M. J. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford: Oxford University Press, 2009. 289 p.

Avery R. A., Bond D. J. Movement patterns of lacertid lizards: effects of temperature on speed, pauses and gait in *Lacerta vivipara* // *Amphibia-Reptilia*. 1989. Vol. 10, № 1. P. 77–84.

Avery R. A., Mynott A. The effects of temperature on prey handling time in the common lizard, *Lacerta vivipara* // *Amphibia-Reptilia*. 1990. Vol. 11, № 2. P. 111–122.

Bakken G. S. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology // *American Zoologist*. 1992. № 32. P. 194–216.

Baskerville G. L., Emin P. Rapid estimation of heat accumulation from maximum and minimum temperatures // *Ecology*. 1969. № 50. P. 514–517.

Bauwens D., Garland T., Castilla A. M., Van Damme R. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation // *Evolution*. 1995. № 49. P. 848–863.

Beaupre S. J. Effects of geographically variable thermal environment on bioenergetics of mottled rock rattlesnakes // *Ecology*. 1995. № 76. P. 1655–1665.

Beaupre S. J., Dunham A. E., Overall K. L. Metabolism of a desert lizard: the effects of mass, sex, population of origin, temperature, time of day, and feeding on oxygen consumption of *Sceloporus merriami* // *Physiological Zoology*. 1993a. № 66. P. 128–147.

Beaupre S. J., Dunham A. E., Overall K. L. The effects of consumption rate and temperature on apparent digestibility coefficient and passage time in canyon lizards (*Sceloporus merriami*) from two populations // *Functional Ecology*. 1993b. № 7. P. 273–280.

Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. *Ecology: individuals, populations, and communities* // Sinauer Associates. 1986. P. 876.

- Bennett A. F. Thermal dependence of lizard behavior // *Anim. Behav.* 1980. № 28. P. 752-762.
- Bennett A. F. The metabolic foundations of vertebrate behavior // *Bioscience.* 1980. № 30. P. 452-456.
- Bennett A. F. Thermal dependence of locomotor capacity // *American Journal of Physiology.* 1990. № 250. P. R253-R258.
- Bennett A. F., Dawson W. R. Metabolism // *Biology of the Reptilia.* (C. Gans and W. R. Dawson, eds). London; New York: Academic Press, 1976. Vol. 5, № 2. P. 127-223.
- Bennett A. F., Dawson W. R. Aerobic and anaerobic metabolism during activity in the lizard *Dipsosaurus dorsalis* // *J. comp. Physiol.* 1972. № 81. P. 289-299.
- Berk M. L., Heath J. E. An analysis of behavioral thermoregulation in the lizard, *Dipsosaurus dorsalis* // *J. Therm. Biology.* 1975. № 1. P. 15-22.
- Bickler P. Intracellular pH in lizard *Dipsosaurus dorsalis* in relation to changing body temperatures // *J. Appl. Physiol.: Respir. Environ. and Exercise Physiol.* 1982. Vol. 53, № 6. P. 1466-1472.
- Blouin-Demers G., Weatherhead P. J. Habitat use by Black Rat Snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*) in fragmented forests // *Ecology.* 2001. № 83. P. 2882-2896.
- Bradshaw S. D., Gans C., Saint-Girons H. Behavioral thermoregulation in a Pygopodid lizard, *Lialis burtonis* // *Copeia.* 1980. № 4. P. 738-743.
- Brana F., Ji X. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*) // *J. Exp. Zool.* 2000. Vol. 286, № 4. P. 422-433.
- Brattstrom B. H. Body temperatures of reptiles // *Amer. Midl. Naturalist.* 1965. Vol. 73, № 2. P. 376-492.
- Bull J. J. Sex determination in reptiles // *Q. Rev. Biol.* 1980. № 55. P. 13-21.
- Busard H. R. Gekkonid adapt fat storage to desert environments // *Science.* 1967. № 158. P. 1197-1198.
- Callard J. P., Chan S. W. C., Potts M. The control of the reptilian gonad // *Amer. Zool.* 1972. Vol. 12. № 2. P. 273-287.
- Campbell H. W. The effect of temperature on auditory sensitivity of lizards // *Physiol. Zool.* 1969. Vol. 42, № 2. P. 183-210.
- Campos V. M. Efecto de los cambios de temperature sobre las frecuencias cardiac y respiratoria del lagarto (*Alligator mississippiensis*) // *Rev. bol. trop. Univ. Costa Rica.* 1964. Vol. 12, № 1. P. 49-57.
- Chen X. J., Xu X. F., Ji X. Influence of body temperature on food assimilation and locomotor performance in white-striped grass lizards, *Takydromus wolteri* (*Lacertidae*) // *Journal Thermal Biology.* 2003. Vol. 28, № 5. P. 385-391.
- Chen Y.-H., Huang S.-P., Chang M.-H., Tu M.-C. Thermal Effects on Embryogenesis and Hatchlings of the Grass Lizard *Takydromus stejnegeri* (*Squamata: Lacertidae*) and Implications of Their Potential for Limiting Its Altitudinal Distribution in Taiwan // *Zoological Studies.* 2010. Vol. 49, № 3. P. 374-380.
- Cherlin V. A. Thermal biology of Middle Asian reptiles // *First World Congress of Herpetology.* 11-19 september 1989. University of Kent at Canterbury. United Kingdom, 1989. P. 10.
- Cherlin V. A. Method of Ecology-Physiological Matrix of Species in Researches on Reptile Biology // *Герпетологические исследования.* Л.: ЛИСС, 1991. № 1. С. 138-146.



Cherlin V. A., Shepilov S. A. Thermal Biology of the Central Asian Blunt-Nosed Viper (*Macrovipera lebetina turanica*) from Nuratau Crest and the Chernov Blunt\_Nosed Viper (*Macrovipera lebetina černovi*) from Western Kysylkum // Biology Bulletin. 2014. Vol. 41. № 8. P. 639-644.

Christian K. A., Tracy C. R. The effect of the thermal environment on the ability of hatchling Galapagos land iguanas to avoid predation during dispersal // Oecologia (Berlin). 1981. № 49. P. 218-223.

Chruszcz B. J., Barclay R. M. R. Thermoregulatory ecology of a solitary bat, *Myotis evotis*, roosting in rock crevices // Functional Ecology. 2002. № 16. P. 18-26.

Cloudsley-Thompson J. L. The Temperature and Water Relations of Reptiles. England: Mellow Publishing Co., Ltd., 1971.

Coulson R. A., Coulson T. D. Effect of temperature on the rate of digestion, amino acid absorption and assimilation in the alligator // Comp. Biochem. And Physiol. 1986. Vol. A83. № 3. P. 585-588.

Cowles R. B., Bogert C. M. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles // Bulletin of the American Museum of Natural History. 1944. № 83. P. 261-296.

Cree A., Guilette L. J., Cockrem J. F., Joss J. M. P. Effects of capture and temperature stresses on plasma steroid concentration in mail tuatara (*Sphenodon punctatus*) // J. Exp. Zool. 1990. Vol. 253. № 1. P. 38-48.

Davies D. G., Thomas J. L., Smith E. N. Effect of body temperature on ventilator control in the alligator // J. Appl. Physiol.: Respir. Environ. and Exercise Physiol. 1982. Vol. 52. № 1. P. 114-118.

Diaz J. A. Effects of body temperature on the predatory behaviour of the lizard *Psammmodromus algirus* hunting winged and wingless prey // The Herpetological Journal. 1994. № 4. P. 145-150.

Diefenbach C. O. da C. Gastric function in *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Reptilia) I. Rate of gastric digestion and gastric motility as a function of temperature // Comp. Biochem. Physiol. 1975a. № 51A. P. 259-265.

Diefenbach C. O. da C. Gastric function in *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Reptilia) II. Effects of temperature on Ph and proteolysis // Comp. Biochem. Physiol. 1975b. № 51A. P. 267-274.

Du W.-G., Feng J.-H. Phenotypic effects of thermal mean and fluctuations on embryonic development and hatchling traits in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis* // Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology. 2008. Vol. 309A, № 3. P. 138-146.

Du Wei-Guo, Ye H., Zhao B., Warner D. A., Shine R. Thermal Acclimation of Heart Rates in Reptilian Embryos // PLoS One. 2010. Vol. 5. № 12. E15308.

Elphick M. J., Shine R. Longterm effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana duperreyi*, Scincidae) // Biol. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 63. № 3. P. 429-447.

Ellis T. M., Chappell M. A. Metabolism, temperature relations, maternal behavior, and reproductive energetic in the ball python (*Python regius*) // J. Comp. Physiol. 1987. Vol. B157, № 3. P. 393-402.

Else P. L., Bennett A. F. The thermal dependence of locomotor performance and muscle contractile function in the salamander *Ambystoma tigrinum nebulosum* // J. Exp. Biol. 1987. № 128. P. 219-233.

Firth B. T., Thompson M. B., Kennaway D. J., Belan I. Thermal sensitivity of reptilian melatonin rhythms: "cold" tuatara vs. "warm" skink // Amer. J. Physiol. 1989. Vol. 256. № 5. P. R1160-R1163.

Flatin J. Sensibilite tissulaire aux hormones en fonction de la temperature // Bull. Soc. Zool. France. 1976. Vol. 101. P. 941-942.

Fox W., Gordon Ch., Fox M. Morphological effects of low temperature during the embryonic development of the garter snake, *Thamnophis elegans* // Zoologica. 1961. № 46. P. 57-71.

Garland T., Adolph S. C. Physiological differentiation of vertebrate populations // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1991. Vol. 22. P. 193-228.

Glass M. L., Boutilier R. G., Heisler N. Effects of body temperature on respiration, blood gases and acid-base status in the turtle *Chrysemys picta bellii* // J. Exp. Biol. 1985. Vol. 114. P. 37-51.

Goode M. J., Duvall D. Body temperature and defensive behaviour of free-ranging prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis viridis* // Animal Behaviour. 1989. № 38. P. 360-362.

Goodman D. E. Thermoregulation in the Brown Water Snake, *Natrix taxispilota*, with Discussion of the Ecological Significance of Thermal Preferenda in the Order Squamata: Ph. D. Dissertation. University of Florida, Gainesville, Florida, 1971.

Grant B. W., Dunham A. E. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami* // Ecology. 1990. № 71. P. 1765-1776.

Greenwald O. E. Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes // Copeia. 1974. № 1. P. 141-148.

Harlow J. J., Hillman S. S. and Hoffman M. The effect of temperature on digestive efficiency in the herbivorous lizard *Dipsosaurus dorsalis* // J. comp. Physiol. 1976. № 111. P. 1-6.

Heath J. E. Behavioral regulation of body temperature in poikilotherms // The Physiologist. 1970. № 13. P. 339-410.

Hertz P. E. Thermal passivity of a tropical forest lizard, *Anolis polylepis* // J. Herpetol. 1974. № 8. P. 323-327.

Hertz P. E., Huey R., Nevo E. Fight versus flight: thermal dependence of defensive behaviour in a lizard // Animal Behaviour 1982. № 30. P. 676-679.

Hochscheid S., Bentivegna F., Speakman J. R. Long-Term Cold Acclimation Leads to High Q<sub>10</sub> Effects on Oxygen Consumption of Loggerhead Sea Turtles *Caretta caretta* // Physiological and Biochemical Zoology. 2004. Vol. 77. № 2. P. 209-222.

Huang S. P., Tu M. C. Locomotor and Elevational Distribution of a Mountainous Lizard, *Takydromus hsuhsanensis*, in Taiwan // Zoological Studies. 2009. Vol. 48. № 4. P. 477-484.

Huey R. B. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs // Science. New Series. 1974. 184(4140). P. 1001-1003.

Huey R. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles // C. Gans and F. H. Pough (eds.). Biology of the Reptilia. Vol. 12. Physiology (C). London: Academic Press, 1982. P. 25-91.

Huey R. B., Berrigan D., Gilchrist G. W., Herron J. C. Testing the Adaptive Significance of Acclimation: A Strong Inference Approach (1) // American Zoologist. 1999. Vol. 39. № 2. P. 15.

Huey R. B., Slatkin M. Cost and benefits of lizard thermoregulation // Quarterly Review of Biology. 1976. № 51. P. 363-384.

Huey R., Webster T. P. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the cristatellus group on Puerto Rico // Ecology. 1976. № 57. P. 985-994.

John-Alder H. B., Lowe C. H., Bennett A. F. Thermal dependence of locomotory energetic and aerobic capacity of

the gila monster (*Heloderma suspectum*) // J. Comp. Physiol. 1983. Vol. B151. № 2. P. 119–126.

Kardong K. V. Observations on live *Azemiops feae*, Fea's viper // Herpetological Review. 1986. Vol. 17. № 4. P. 81–82.

Kaufmann J. S., Bennett A. F. The Effect of Temperature and Thermal Acclimation on Locomotor Performance in *Xantusia vigilis*, the Desert Night Lizard // Physiological Zoology. 1989. Vol. 62, № 5. P. 1047.

Klauber L. M. Four papers on the application of the statistical methods to herpetological problems. III. The correlation between scalation and life zones in San Diego County snakes // Bull. Zool. Soc. San Diego. 1941. № 17. P. 73–79.

Kluger M. J. Fever in ectotherms: evolutionary implications // Am. Zool. 1979. № 19. P. 295–304.

Kolbe J. J., VanMiddlesworth P. S., Losin N., Dappen N., Losos J. B. Climatic niche shift predicts thermal trait response in one but not both introductions of the Puerto Rican lizard *Anolis cristatellus* to Miami, Florida, USA. The Authors. Published by Blackwell Publishing Ltd., 2012. P. 1503–1516.

Kour E. L., Hutchison V. H. Critical thermal tolerances and heating and cooling rates of lizards from diverse habitats // Copeia. 1970. № 2. P. 219–229.

Kraus D. R., Jackson D. C. Temperature effects on ventilation and acid-base balance of the green turtle // Amer. J. Physiol. 1980. Vol. 239. № 3. P. R254–R258.

Lang J. W. Thermophilic response of the American alligator and the American crocodile to feeding // Copeia. 1979. P. 48–59.

Leeuwen J. P. The adder (*Vipera berus*). Problematic isolation in Dutch populations? // Alterra. 1009. July. P. 24.

Licht P. The effect of temperature on heart rates of lizards during rest and activity // Physiol. Zool. 1964. № 38. P. 129–137.

Licht P. Photoperiodic and thermal influences on reproductive cycles in reptiles // Endocrinology. Amsterdam; New-York, 1973. P. 185–190.

Licht P., Dawson W. R., Shoemaker V. H., Main A. R. Observations on the thermal relations on Western Australian lizards // Copeia. 1966. № 1. P. 97–110.

Lourdais O., Guillon V., DeNardo D., Boulin-Demers G. Cold climate specialization: adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers // Physiology & Behavior. 2013. № 119. P. 149–155.

Maderson P. F. A., Licht P. Factors influencing rates of tail regeneration in the lizard *Anolis carolinensis* // Experientia. 1968. № 24. P. 1083–1086.

Matsuzawa Y., Sato K., Sakamoto W., Bjørndal K. A. Seasonal fluctuations in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan // Marine Biology. 2004. № 140. P. 639–646.

Matz G. La reproduction des reptiles et les facteurs de son induction // Acta zool. et pathol. Antverp. № 78. Mainten. and reprod. reptile captive. 1984. Vol. 1. P. 33–68.

Monasterio C., Salvador A., Iraeta P., Díaz J. A. The effects of thermal biology and refuge availability on the restricted distribution of an alpine lizard // Journal of Biogeography. 2009. Vol. 36. № 9. P. 1673–1684.

Mondal S., Rai U. In vitro effect of temperature on phagocytic and cytotoxic activities of splenic phagocytes of the wall lizard, *Hemidactylus flaviviridis* // Comp. Biochem. Physiol. 2001. № A129. P. 391–398.

Muir T. J., Costanzo J. P., Lee R. E. Brief Chilling to Subzero Temperature Increases Cold Hardiness in the Hatchling Painted Turtle (*Chrysemys picta*) // Physiological and Biochemical Zoology. 2010. Vol. 83. № 1. P. 1740–1781.

Muth A. Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations // Ecology. 1980. № 61. P. 1335–1343.

Naulleau G. Action de la temperature sur la digestion chez cinq espèces de vipères européennes du genre *Vipera* // Bull. Soc. Zool. Fr. 1983. № 108. P. 47–58.

Niewiarowski P. H., Waldschmidt S. R. Variation in metabolic rates of a lizard: use of SMR in ecological contexts // Functional Ecology. 1992. № 6. P. 15–22.

Nilson G. Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female Adder, *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae) // Amphibia-Reptilia. 1981. № 2. P. 63–82.

Orlov N. Viperid snakes (*Viperidae* Bonaparte, 1840) of Tam-Dao mountain range // Russian Journal of Herpetology. 1997. Vol. 4. № 1. P. 67–74.

Osgood D W. Effect of temperature on the development of meristic characters in *Natrix fasciata* // Copeia. 1978. № 1. P. 33–48.

Pafilis P., Valakos E. D. Temperature effect on the digestive efficiency of the main organic compounds in two Mediterranean lizards // Proceedings 10th MEDECOS Conference, April 25 – May 1. 2004. Rhodes, Greece. Arianoutsou & Papanastasis (eds).

Pafilis P., Foufopoulos J., Poulakakis N., Lymberakis P., Valakos D. Digestive performance in five Mediterranean lizard species: effects of temperature and insularity // Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology. 2007. Vol. 177. № 1. P. 49–60.

Parker J. R. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus mexicanus* Saussure and *Camnula pellucida* Scudder (Orthoptera) // Univ. Montana. Agri. Exp. Sta. Bull. 1930. № 223. P. 1–132.

Parker S. L. Physiological ecology of the ground skink, *Scincella lateralis* in South Carolina: thermal biology, metabolism, water loss, and seasonal patterns // Herpetological Conservation and Biology. 2014. Vol. 9. № 2. P. 309–321.

Parker S. L., Andrews R. M. Incubation temperatures and phenotypic traits in *Sceloporus undulatus*: implications for the northern limits of distribution // Oecologia. 2006. DOI 10.1007/s00442-006-0583-0. Springer. 15 p.

Patterson J. W., Davies P. M. C. The influence of temperature, sexual condition, and season on the metabolic rate of the lizard *Psammodromus hispanicus* // J. Comp. Physiol. B. 1984. № 154. P. 311–316.

Peterson C. R., Gibson A. R., Dorcas M. E. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation // R. A. Seigel and J. T. Collins (Eds.). Snakes: Ecology and Behavior. McGraw-Hill, New York, U.S.A., 1993. P. 241–314.

Qu Yanfu et al. Thermal preference, thermal tolerance and the thermal dependence of digestive performance in two *Phrynocephalus* lizards (*Agamidae*), with a review of species studied // Current Zoology. 2011. Vol. 57. № 6. P. 684–700.

Quirt K. C., Blouin-Demers G., Howes B. J., Loughheed S. C. Microhabitat Selection of Five-Lined Skinks in Northern Peripheral Populations // Journal of Herpetology. 2006. Vol. 40. № 3. P. 335–342.

Rand A. S., Humphrey S. S. Interspecific competition in the tropical rain forest: ecological distribution among lizards at Belem, Para // Proc. U.S. Natl. Mus. 1968. № 125. P. 1–17.

- Regal P. J. Thermophilic response following feeding in certain reptiles // *Copeia*. 1966. № 3. P. 588–590.
- Riddle O. The rate of digestion in the cold-blooded vertebrates – the influence of season and temperature // *Am. J. Physiol.* 1909. № 24. P. 447–458.
- Rodríguez-Díaz T., González F., Ji X., Braña F. Effects of incubation temperature on hatchling phenotypes in an oviparous lizard with prolonged egg retention: are the two main hypotheses on the evolution of viviparity compatible? // *Zoology*. 2010. Vol. 113. № 1. P. 33–38.
- Ruibal R. Thermal relations of ve species of tropical lizards // *Evolution*. 1961. № 15. P. 98–111.
- Ruibal R., Philibosian R. Eurythermy and niche expansion in lizards // *Copeia*. 1970. № 4. P. 645–653.
- Saint-Girons H. Thermoregulation in reptiles with special reference to the tuatara and its ecophysiology // *Tuatara*. 1980. Vol. 24. № 2. P. 59–80.
- Saint-Girons H. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles // *Herpetologica*. 1982. Vol. 38. № 1. P. 5–16.
- Saint-Girons H. Regime et rations alimentaires des serpents // *Bull. de la Soc. Zool. de France*. 1983. Vol. 108. № 3. P. 431–437.
- Scott J. R., Pettus D. Effects of seasonal acclimation on the preferred body temperature of *Thamnophis elegans vagrans* // *J. Therm. Biol.* 1979. № 4. P. 307–309.
- Scribner S. J., Weatherhead P. J. Locomotion and antipredator behavior in three species of semi-aquatic snakes // *Canadian Journal of Zoology*. 1995. № 73. P. 321–329.
- Semlitsch R. D. The influence of temperature on ecdysis rates in snakes (Genus *Natrix*) (*Reptilia, Serpentes, Colubridae*) // *Journal of Herpetology*. 1979. Vol. 13. № 2. P. 212–214.
- Shine R., Harlow P. Maternal thermoregulation influences offspring viability in a viviparous lizard // *Oecologia*. 1993. № 96. P. 122–127.
- Shu L., Sun B. J., Du W. G. Effects of temperature and food availability on selected body temperature and locomotor performance of *Plestiodon (Eumeces) chinensis* (Scincidae) // *Animal Biology*. 2010. Vol. 60. P. 337–347.
- Skoczylas R. Gastric motility in the grass snake (*Natrix natrix* L.) in different ambient temperatures // *Exogeneous and Endogenous Influence Metab. and Neural Contr. Respirat., Read., Activ. and Energy Supply Muscles, Ion and Osmoregulat., Reprod., Percept., and Orientat.* 3rd Congr. Eur. Soc. Comp. Physiol. And Biochem., Noordwijkerhout, 31 Aug. – 3 Sept. 1981. 1982. Vol. 3. Abstr. Oxford, 1981. P. 11–12.
- Southwood A. L., Andrews R. D., Paladino F. V., Jones D. R. Effects of Diving and Swimming Behavior on Body Temperatures of Pacific Leatherback Turtles in Tropical Seas // *Physiological and Biochemical Zoology*. 2005. Vol. 78. № 2. P. 13.
- Souza F. L., Martins F. I. Body temperature of free-living freshwater turtles, *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae) // *Amphibia-Reptilia*. 2006. № 27. P. 464–468.
- Stebbins R. C., Lowenstain J. M., Cohen N. W. A field study of the Lava Lizard (*Tropidum bamarlensis*) in the Galapagos Islands // *Ecology*. 1967. № 48. P. 839–851.
- Stewart G. R. Thermal ecology of the garter snakes *Thamnophis sirtalis concinnus* (Hallowell) and *Thamnophis ordinoides* (Baird and Girard) // *Herpetologica*. 1965. № 21. P. 81–101.

- Stinner J. N. Cardiovascular and metabolic responses to temperature in *Coluber constrictor* // Amer. J. Physiol. 1987. Vol. 253. № 2. P. 222–227.
- Templeton J. R. Reptiles // The Comparative Physiology of Thermoregulation. (G. C. Whittow, ed.). New York and London: Academic Press, 1970. Vol. 1. P. 167–221.
- Uhiu K. W., Sham J. S. K., Maderson P. F. A., Zucker A. H. Interaction between thermal environments and hormones affecting skin-shedding frequency in the tokay (*Gekko gecko*) (*Gekkonidae*, *Lacertilia*) // Comp. Biochem. and Physiol. 1986. Vol. 84, № 2. P. 245–351.
- Valenzuela N., Botero R., Martinez E. Field study of sex determination in *Podocnemis expansa* from Colombian Amazonia // Herpetologica. 1997. Vol. 53. № 3. P. 390–398.
- Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R. F. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin // Functional Ecology. 1991. № 5. P. 507–517.
- Van Damme R., Vanderstighelen D., Verheyen R. Thermal dependence of chemoreceptive predator-recognition in *Lacerta vivipara* // Proc. 4<sup>th</sup> Ordinary Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol., Nijmegen, 17–21 Aug. 1987. P. 415–419.
- Vera P. L. de, Gonzalez G. J. Cardiac responses to temperature in the lizard *Gallotia galliti* // Comp. Biochem. And Physiol. 1986. Vol. A85. № 2. P. 389–394.
- Vinegar A. Evolutionary implications of temperature induced anomalies of development in snake embryos // Herpetologica. 1974. № 30. P. 72–74.
- Warner D. A., Shine R. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination: experimental tests with a short-lived lizard // Evolution Int. J. Org. Evolution. 2005. Vol. 59, № 10. P. 2209–2221.
- Webb J. K., Shine R. Using thermal ecology to predict retreat-site selection by an endangered snake species // Biological Conservation. 1998. № 86. P. 233–242.
- Werner Y. L. Temperature effects on inner-ear sensitivity in six species of iguanid lizards // J. Herpetol. 1972. № 6. P. 47–177.
- Werner Y. L. Do gravid females of oviparous gekkonid lizards maintain elevated body temperatures? *Hemidactylus frenatus* and *Lepidodactylus lugubris* on Oahu // Amphibia-Reptilia. 1990. № 11. P. 200–204.
- Whillans T. H., Crossman E. J. Morphological parameters and Spring activities in a central Ontario population of Midland Painted Turtle, *Chrysemys picta marginata* (Agassiz) // Canadian field-Naturalist. 1977. Vol. 91. № 1. P. 47–57.
- Wilhoft D. C. The effect of temperature on thyroid history and survival in the lizard, *Sceloporus occidentalis* // Copeia. 1958. № 4. P. 265–276.
- Witten G. J., Heatwole H. Preferred temperature of the agamid lizard *Amphibolurus nobbinobbi* // Copeia. 1978. № 2. P. 362–364.
- Wysocki L. E., Montey K., Popper A. N. The influence of ambient temperature and thermal acclimation on hearing in a eurythermal and a stenothermal otophysan fish // The Journal of Experimental Biology. 2009. № 212. P. 3091–3099.
- Yang J., Sun Y. Y., An H., Ji X. Northern grass lizards (*Takydromus septentrionalis*) from different populations do not differ in thermal preference and thermal tolerance when acclimated under identical thermal conditions // J. Comp. Physiol. B. 2008. № 178. P. 343–349.
- Yntema C. L. Effects of incubation temperature on sexual differentiation in the turtle (*Chelydra serpentina*) // J.

Morphol. 1976. № 150. P. 453-461.

# Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation

**CHERLIN  
Vladimir**

*St-Petersburg's Zoo, cherlin51@mail.ru*

## **Keywords:**

reptiles  
temperature  
thermoregulation  
adaptation

## **Summary:**

This article deals with the main concepts and other aspects of thermobiology of reptiles that must be taken into account considering the problems of reptiles' thermal adaptation. The difference between the "thermobiological features" and "thermal adaptation" often used as synonyms is defined. It is shown, that in adapting reptiles to external conditions the complex of thermophysiological indicators and reactions responsible for the conditions of full activity is of great importance. The connection between the thermophysiological features defining the condition of full activity and the parameters of environment is not always unequivocal. There is an important intermediary between them - the behavioral and physiological thermoregulation, which significantly disturbs the unambiguity of this connection. Due to these thermoregulation reactions (basically behavioral) the mesophilic species can successfully inhabit hot regions, but some reptiles, which need regular heating up to 30-34°C, can inhabit cold regions. The significance of behavioral regulatory reactions, physiological temperature-dependent and thermoregulatory, temperature-controlling reactions in the complex of reptiles' thermal adaptation is analyzed. It is determined, that the complex of thermophysiological, stabile (geographically and seasonally invariable) thermoregulating indicators of homeostasis is of key value in reptiles' adaptation to natural climatic conditions. The mechanisms forming space-time structure of daily and seasonal activity and regulation of endogenous annual feeding and breeding cycles are described. It is shown that the individual reptiles adapt to the thermal environment mainly not owing to modification of thermophysiological features, but due to the fine adjustment of space-time structures of daily and seasonal activity. It occurs with the help of behavioral regulatory reactions, which allow the homeostatic characters, included in the physiological ecological matrix to remain unchanged. At that, the main aim of individual thermal adaptations is to save unchangeable homeostatic indicators, included in the physiological ecological matrix, in different environmental conditions. In the studies of reptiles' thermobiology, it is proposed to change the focus from the investigations of plasticity of thermobiological features to those of thermal stability of the thermobiological homeostasis complex (physiological ecological matrix), i.e. thermal needs of the organism, and methods of preservation of this invariability in different environmental conditions.

## **References**

- Agzamov H. Ermatova S. M. Ahmerov R. N. The influence of seasonal changes of ambient temperature on the functional parameters of liver mitochondria in representatives of different vertebrate classes, Zhurn. evolyuc. biohimii i fiziologii. 1998. T. 34. No. 2. P. 191–201.
- Agureev A. P. Mohova E. N. Regulation of living systems and the status of energy metabolism. Puschino, 1969. P. 27–51.



Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.

Alehin V. V. The geography of plants. M.: Gosudarstvennoe uchebno-pedagogicheskoe izd. Narkomprosa RSFSR, 1938. 328 p.

Archakov A. I. Microsomal oxidation. M.: Nauka, 1975. 327 p.

Ahmerov P. H. Tissue oxidation, energy production capacity and heat production in different tissues of rats, Uzb. biol. zh. 1981. No. 5. P. 25–27.

Ahmerov R. N. Gibarova S. Allamuratova Sh. I. Almatov K. T. The ratio of respiration of liver mitochondria in mammals and reptiles at different temperatures, Zhurn. evolyuc. biohimii i fiziologii. 1995. T. 31. No. 4. P. 410–415.

Bazhenova A. F. The temperature dependence of tissue metabolism in desert reptiles, Temperaturnaya kompensatsiya i povedencheskiy gomeostazip. L., 1980. P. 89–95.

Bozhanskiy A. T. The use of hytherographs in herpetological studies on the example of the adder (*Vípera berus*), Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1985. P. 32–33.

Borkin L. Ya. Cherlin V. A. Basarukin A. M. Maymin M. Yu. The thermal biology of Far Eastern skink (*Eumeces latiscuttatus*) on Kunashir island, South Kuril Islands, Sovremennaya gerpetologiya. 2005. T. 3/4. P. 5–28.

Grazhdankin A. V. The role of cutaneous evaporative water loss in thermoregulation of terrestrial desert reptiles, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981a. P. 42.

Grazhdankin A. V. The cutaneous water loss in desert birds and reptiles, Zool. zh. 1981b. T. 60, No. 2. P. 265–270.

Dedyu I. I. Environmental encyclopedia. Kishinev: Glavnaya redakciya Moldavskoy sovetskoy enciklopedii, 1989. 406 p.

Dinesman L. G. On the distribution and ecology of reptiles in connection with the solar radiation zones, Problemy fizicheskoy geografii. 1949. T. XIV. P. 153–165.

Dud'ev V. P. Psychomotor system: a dictionary-guide. M.: Vldos, 2008. 368 p.

Zaharov V. M. Baranov A. S. Valeckiy A. V. The effect of incubation temperature on the duration of development of the sand lizard – *Lacerta agilis* (Squamata, Lacertidae), Zool. zh. 1982. T. LXL, No. 6. P. 883–889.

Ivanov Z. V. The life of insects. M.: Sel'hozgiz, 1959.

Ivanov V. I. Turdyev A. A. Abbasova I. A. The microsomes lipids of hepatocytes in tortoise *Testudo horsfieldi* at different captivity temperatures, Zh. evolyuc. biohim. i fiziol. 1986. T. 22. No. 3. P. 240–246.

Isabekova S. B. Chintaeva F. H. Karyagina N. M. Peculiarities of reactions of blood and lymphatic systems in reptiles on heat impact, Neyrogumoral'naya regulyaciya vegetativnyh funkciy: Materialy nauch. konf. In-ta fiziol. KazSSR. Alma-Ata, 1986. P. 52–55.

Kashkarov D. N. The basis of animal ecology. M.; L.: Gosmedizdat, 1938. 602 p.

Korosov A. V. Dual negative feedback and model of thermoregulation in adder, Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. «Estestvennye i tehicheskie nauki». 2008. No. 1. P. 74–82.

Korosov A. V. Ecology of common European adder in the North. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 264 p.

Brief explanatory psychological-psychiatric dictionary. M., 2008.

- Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // *Principy èkologii*. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.
- Kusakina A. A. The thermal resistance of hemoglobin of five species of lizards of the Karakum desert, *Teploustoychivost' kletok zhivotnyh*. M.; L.: Nauka, 1965. P. 212–215.
- Lekah V. A. The key to understanding of physiology: study guide. M.: Editorial URSS, 2002. 360 p.
- Lenindzher A. Mitochondrium. M.: Mir, 1966. 167 p.
- Lieberman S. S. Pokrovskaya I. V. Materials on ecology of the sand lizard, *Zool. zh.* 1943. T. 22. No. 2. P. 247–256.
- Litvinov N. A. Thermobiological research, Bakiev A. G., Garanin V. I., Litvinov N. A., Pavlov A. V., Ratnikov V. Yu. *Zmei Volzhsko-Kamskogo kraya*. Samara: Izd-vo Samarskogo nauchnogo centra RAN, 2004. C. 109–146.
- Menickiy D. N. The principles of self-regulation of functional systems, *Sistemnyy analiz mehanizmov povedeniya*, Pod red. K. V. Sudakova. M.: Nauka, 1979. P. 81–91.
- Naumov N. P. The animals ecology. M.: Vysshaya shkola, 1963. 618 p.
- Pokrovskiy V. I. Encyclopedic dictionary of medical terms. M.: Medicina, 2005. 1591 p.
- Prosser L. Comparative animal physiology. T. 2, Red. L. Prosser. M.: Mir, 1977. 84 p.
- Ryumin A. V. Temperature sensitivity of vertebrate animals and the biological path of the origin of warm-blooded forms: *Sb. stud. nauchnyh rabot MGU*. M., 1939. Vyp. 6. P. 55–84.
- Ryumin A. V. The significance of temperature in the ontogeny and phylogeny of animals, *Uspehi sovremennoy biologii* [Successes of modern biology]. 1940. T. 12. No. 3. P. 504–515.
- Skulachev V. P. Accumulation of energy in the cell. M.: Nauka, 1969. 440 p.
- Dictionary of the Russian language T. F. Efremova. URL: <http://enc-dic.com/efremova/Operativnyj-61489.html>
- Slonim A. D. Physiology of thermoregulation. L.: Nauka, Leningr. otd-nie, 1984. 378 p.
- Sokolova T. M. Energy interpretation of gas exchange in reptiles at different temperatures and its environmental conditionality, *Ekologicheskaya ocenka energeticheskogo balansa zhivotnyh*. Sverdlovsk, 1980. P. 56–79.
- Explanatory dictionary of the Russian language. T. 2., Pod red. D. N. Ushakova. M.: Sovetskaya enciklopediya: OGI: Gosudarstvennoe izdatel'stvo inostrannyh i nacional'nyh slovary, 1938. 1040 p.
- Ushakov B. P. The thermal resistance of tissue – species-specific character of poikilothermic animals, *Zool. zhurn.* 1959. T. 38, No. 9. P. 1292–1302.
- Ushakov B. P. Variations of the level of thermal resistance of the muscle tissue in reptiles associated with the season and the breeding cycle, *Sb. rabot In-ta citologii AN SSSR*. 1963. No. 6. P. 51–61.
- Ushakov B. P. Darevskiy I. S. Comparison of the thermal resistance of muscle fibers and temperature relations in two sympatric species of semi-desert lizards, *DAN SSSR*. 1959. T. 128. No. 4. P. 833–835.
- Haskin V. V. Energy of heat production and adaptation to cold. Novosibirsk: Nauka, 1975. 200 p.
- Hozackiy L. I. Maslennikova L. S. Thermoregulation in the soft-shelled turtles, *Voprosy gerpetologii*. Kiev, 1989. P. 271–272.
- Cellarius E. Yu. Cellarius A. Yu. Thermal conditions of *Varanus griseus* (Reptilia, Sauria) activity, *Zool. zh.* 1997. T. 76, No. 2. P. 206–211.

- Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // *Principy èkologii*. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.
- Cellarius A. Yu. Cherlin V. A. Lukin Yu. A. The reptiles population of Erojlandus depression (Badhys, Turkmenia), *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk*. 1983. No. 6. P. 63–66.
- Cellarius A. Yu. Cherlin V. A. Men'shikov Yu. G. Preliminary report on the study of biology of *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) in Middle Asia, *Gerpetologicheskie issledovaniya*. Leningrad: LISS, 1991. No. 1. P. 61–103.
- Systematics and ecology of common European adder *Vipera berus* (Linné, 1758): Avtoref. disp. ... kand. biol. nauk. L.: LGU, 1967. 14 p.
- Cherlin V. A. Dependence of scale pattern in snakes of the genus *Echis* on climatic factors, *Zoologicheskii zhurnal*. 1983a. T. 62. No. 2. P. 252–258.
- Cherlin V. A. Ways of adaptation of reptiles to environmental temperature, *Zhurnal obschey biologii*. 1983b. T. 44, No. 6. P. 753–764.
- Cherlin V. A. The geographical distribution of snakes genus *Echis* in connection with their adaptation to the environment, *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk*. No. 3. 1988a. P. 29–33.
- Cherlin V. A. To thermal biology of grey Gecko (*Cyrtopodion russowi*), striped racerunner (*Eremias scripta*) and steppe Agama (*Trapelus sanguinolentus*) in Eastern Karakum desert, *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk*. 1988b. No. 5. P. 36–43.
- Cherlin V. A. The intensity of oxidation of liver mitochondria in different classes of vertebrates at different temperatures, *Tezisy nauchnykh soobscheniy IV s'ezda fiziologov Uzbekistana*. Tashkent, 9–11 noyabrya 1988. Tashkent, 1988v. P. 140–141.
- Cherlin V. A. Population aspects of thermal adaptations in reptiles, *Problemy populyacionnoy ekologii zemnovodnykh i presmykayushchih* [Problems of population ecology of amphibians and reptiles]. M., 1989. P. 135–172. (Itogi nauki i tekhniki. VINITI. Seriya Zoologiya pozvonochnykh. T. 17).
- Cherlin V. A. Stabilization of high body temperature in the evolution of vertebrates, *Uspehi sovremennoy biologii*. 1990. T. 109. No. 3. P. 440–452.
- Cherlin V. A. The research methods of reptiles thermal biology, *Ekologiya zhivotnykh Uzbekistana*. Tashkent, 1991. P. 70–97.
- Cherlin V. A. Thermal biology of reptiles. General information and research methods (guide). SPb.: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy centr «BLIC», 2010. 124 p.
- Cherlin V. A. Biological bases of maintenance of reptiles in captivity: the heat factor. SPb.: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy centr «BLIC», 2011. 176 p.
- Cherlin V. A. Thermal biology of reptiles. The main concept. SPb.: Russko-Baltiyskiy informatsionnyy centr «BLIC», 2012a. 362 p.
- Cherlin V. A. Thermal biology of reptiles and its application in environmental studies and nature conservation, *Voprosy gerpetologii*. Minsk, 2012v. P. 344–349.
- Cherlin V. A. Comparison of thermal biology of *Teratoscincus scincus scincus* and *Crossobamon eversmanni*, *Vestnik Tambovskogo universiteta*. Ser. «Estestvennye i tekhnicheskie nauki». 2013a. T. 18. Vyp. 6. P. 3110–3112.
- Cherlin V. A. Challenges and possible errors in field studies in thermal biology of reptiles, *Sovremennaya gerpetologiya: problemy i puti ih resheniya: Stat'i po materialam dokladov Pervoy mezhdunarodnoy molodezhnoy konferencii gerpetologov Rossii i sopredel'nykh stran* (Sankt-Peterburg, Rossiya, 25–27 noyabrya 2013 g.), *Zoologicheskii institut RAN*. SPb., 2013b. P. 32–39.

- Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // *Principy èkologii*. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.
- Cherlin V. A. Comparison of thermal biology of three snake species of Middle Asia (*Echis multisquamatus*, *Spalerosophis diadema*, *Psammophis lineolatus*), *Praci Ukraïns'kogo gerpetologichnogo tovaristva*. No. 4. 2013v. P. 184–189.
- Cherlin V. A. Reptiles: temperature and ecology. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 p.
- Cherlin V. A. Muzychenko I. V. Thermal biology of *Eremias grammica*, *Phrynocephalus mystaceus* and *Ph. interscapularis* in Eastern Karakum desert in summer, *Zoologicheskij zhurnal*. 1983. T. 62. No. 6. P. 897–908.
- Cherlin V. A. Muzychenko I. V. To the method of determining of the body critical thermal maximum in some middle asian lizards, *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk*. 1984. No. 5. P. 73–76.
- Cherlin V. A. Muzychenko I. V. Seasonal variations of thermal biological characters in some arid lizards, *Zoologicheskij zhurnal*. 1988. T. 67. No. 3. P. 406–416.
- Cherlin V. A. Cellarius A. Yu. The dependence of behavior in the saw-scaled viper, *Echis multisquamatus* Cherlin, 1981 on temperature in south Turkmenia, *Fauna i ekologiya amfibiy i reptilyy palearkticheskoy Azii*. L.: Nauka, 1981. P. 96–108 (*Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*. T. 101).
- Cherlin V. A. Cellarius A. Yu. Gromov A. V. To the thermal biology of *Teratoscincus scincus* in Karakum desert, *Ekologiya*. 1983. No. 2. P. 84–87.
- Cherlin V. A. Chikin Yu. A. To thermal biology of lizards of the mountain regions of Uzbekistan, *Gerpetologicheskije issledovaniya*. L.: LISS, 1991. No. 1. P. 119–129.
- Cherlin V. A. Shepilov S. A. Thermal Biology of the Central Asian Blunt-Nosed Viper (*Macrovipera lebetina turanica*) from Nuratau Crest and the Chernov Blunt-Nosed Viper (*Macrovipera lebetina černovi*) from Western Kysylkum, *Zoologicheskij zhurnal*. 2014. T. 93, No. 2. P. 242–247.
- Chernov Yu. I. Natural zonality and terrestrial animal fauna. M.: Mysl', 1975. 222 p.
- Chernomordikov V. V. About the thermal reactions of reptiles, *Zoologicheskij zhurnal*. 1943. T. 22, No. 5. P. 274–279.
- Nil'sen K. Animal physiology. T. 1. M.: Mir, 1982. 414 p.
- Ekkert R. Rendell D. Animal physiology: mechanisms and adaptation: Per. s angl.; V 2 t. T. 1. M.: Mir, 1991. 424 p.
- Encyclopedic dictionary on psychology and pedagogy. 2013. URL: [http://psychology\\_pedagogy.academic.ru/](http://psychology_pedagogy.academic.ru/) (Data obrascheniya 15.05.2015)
- Yumashev I. Yu. Thermobiological characters of common adder in the Upper Volga basin, *Pervaya konferenciya gerpetologov Povolzh'ya: Tez. dokl. Tol'yatti*, 1995. P. 63–65.
- Action des facteurs externes sur les cycles de reproduction. Les strategies de reproduction. 2 part, *Bull. Soc. Zool. France*. 1981. Vol. 106. No. 4. P. 398–502.
- Akhmerov R. N. Qualitive difference in mitochondria of endothermic and ectothermic animals, *FEBS Letters*. 1986. Vol. 198. No. 2. R. 251–255.
- Alcala A. P., Brown W. P. Thermal relation of two tropical lizards on Negros island, Phillippine islands, *Copeia*. 1966. No. 3. P. 593–594.
- Aldridge R. D. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*, *Herpetologica*.

Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.

---

1979. No. 35. P. 256–261.

Al-Sadoon M. K. The influence of temperature and activity on aerobic and anaerobic metabolism in the viviparous lizard, *Lacerta vivipara* Jacquin, The Herpetological Journal. 1987. No. 1. P. 181–185.

Al-Sadoon M. K., Abdo N. M. Temperature and body mass effects on the metabolic rate of *Acanthodactylus schmidtii* Weigmann (Reptilia: Lacertidae), Journal of Arid Environments. 1991. Vol. 21, No. 3. P. 351–361.

Al-Sadoon M. K., Spellerberg I. F. Effect of Temperature on the Oxygen Consumption of Lizards from different Climatic Regions, Amphibia-Reptilia. 1985. Vol. 6, No. 3. P. 241–258.

Amat F., Llorente G. A., Carretero M. A. A preliminary study on thermal ecology, activity times and microhabitat use of *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae) in the Pyrenees, Folia Zool. 2003. Vol. 52. No. 4. P. 413–422.

Angelini F., Brizzi R., Barone C. The annual spermatogenetic cycle of *Podarcis sicula campestris* De Betta (Reptilia, Lacertidae). I. The spermatogenetic cycle in nature, Monitore Zoologico Italiano, Firenze (N.S.). 1979. Vol. 13. P. 279–301.

Angelini F., Botte V., D'Alterio E. Autumn, photothermal regimes and reproductive functions in the female lizard *Rodareis s. sicula* Raf, Monit. Zool. Ital. 1982. Vol. 16. No. 2. P. 133–148.

Angilletta M. J. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford: Oxford University Press, 2009. 289 p.

Avery R. A., Bond D. J. Movement patterns of lacertid lizards: effects of temperature on speed, pauses and gait in *Lacerta vivipara*, Amphibia-Reptilia. 1989. Vol. 10, No. 1. P. 77–84.

Avery R. A., Mynott A. The effects of temperature on prey handling time in the common lizard, *Lacerta vivipara*, Amphibia-Reptilia. 1990. Vol. 11, No. 2. P. 111–122.

Bakken G. S. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology, American Zoologist. 1992. No. 32. P. 194–216.

Baskerville G. L., Emin P. Rapid estimation of heat accumulation from maximum and minimum temperatures, Ecology. 1969. No. 50. P. 514–517.

Bauwens D., Garland T., Castilla A. M., Van Damme R. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation, Evolution. 1995. No. 49. P. 848–863.

Beaupre S. J. Effects of geographically variable thermal environment on bioenergetics of mottled rock rattlesnakes, Ecology. 1995. No. 76. P. 1655–1665.

Beaupre S. J., Dunham A. E., Overall K. L. Metabolism of a desert lizard: the effects of mass, sex, population of origin, temperature, time of day, and feeding on oxygen consumption of *Sceloporus merriami*, Physiological Zoology. 1993a. No. 66. P. 128–147.

Beaupre S. J., Dunham A. E., Overall K. L. The effects of consumption rate and temperature on apparent digestibility coefficient and passage time in canyon lizards (*Sceloporus merriami*) from two populations, Functional Ecology. 1993b. No. 7. P. 273–280.

Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. Ecology: individuals, populations, and communities, Sinauer Associates. 1986. P. 876.

Bennett A. F. Thermal dependence of lizard behavior, Anim. Behav. 1980. No. 28. P. 752–762.

Bennett A. F. The metabolic foundations of vertebrate behavior, Bioscience. 1980. No. 30. P. 452–456.

- Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.
- Bennett A. F. Thermal dependence of locomotor capacity, American Journal of Physiology. 1990. No. 250. P. R253–R258.
- Bennett A. F., Dawson W. R. Metabolism, Biology of the Reptilia. (C. Gans and W. R. Dawson, eds). London; New York: Academic Press, 1976. Vol. 5, No. 2. P. 127–223.
- Bennett A. F., Dawson W. R. Aerobic and anaerobic metabolism during activity in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*, J. comp. Physiol. 1972. No. 81. P. 289–299.
- Berk M. L., Heath J. E. An analysis of behavioral thermoregulation in the lizard, *Dipsosaurus dorsalis*, J. Therm. Biology. 1975. No. 1. P. 15–22.
- Bickler P. Intracellular pH in lizard *Dipsosaurus dorsalis* in relation to changing body temperatures, J. Appl. Physiol.: Respir. Environ. and Exercise Physiol. 1982. Vol. 53, No. 6. P. 1466–1472.
- Blouin-Demers G., Weatherhead P. J. Habitat use by Black Rat Snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*) in fragmented forests, Ecology. 2001. No. 83. P. 2882–2896.
- Bradshaw S. D., Gans C., Saint-Girons H. Behavioral thermoregulation in a Pygopodid lizard, *Lialis burtonis*, Copeia. 1980. No. 4. P. 738–743.
- Brana F., Ji X. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*), J. Exp. Zool. 2000. Vol. 286, No. 4. P. 422–433.
- Brattstrom V. N. Body temperatures of reptiles, Amer. Midl. Naturalist. 1965. Vol. 73, No. 2. P. 376–492.
- Bull J. J. Sex determination in reptiles, Q. Rev. Biol. 1980. No. 55. P. 13–21.
- Busard H. R. Gekkonid adapt fat storage to desert environments, Science. 1967. No. 158. P. 1197–1198.
- Callard J. P., Chan S. W. C., Potts M. The control of the reptilian gonad, Amer. Zool. 1972. Vol. 12. No. 2. P. 273–287.
- Campbell H. W. The effect of temperature on auditory sensitivity of lizards, Physiol. Zool. 1969. Vol. 42, No. 2. P. 183–210.
- Campos V. M. Efecto de los cambios de temperature sobre las frecuencias cardiac y respiratoria del lagarto (*Alligator mississippiensis*), Rev. boil. trop. Univ. Costa Rica. 1964. Vol. 12, No. 1. P. 49–57.
- Chen X. J., Xu X. F., Ji X. Influence of body temperature on food assimilation and locomotor performance in white-striped grass lizards, *Takydromus wolteri* (Lacertidae), Journal Thermal Biology. 2003. Vol. 28, No. 5. P. 385–391.
- Chen Y. H., Huang S. P., Chang M. H., Tu M. C. Thermal Effects on Embryogenesis and Hatchlings of the Grass Lizard *Takydromus stejnegeri* (Squamata: Lacertidae) and Implications of Their Potential for Limiting Its Altitudinal Distribution in Taiwan, Zoological Studies. 2010. Vol. 49, No. 3. P. 374–380.
- Cherlin V. A. Thermal biology of Middle Asian reptiles, First World Congress of Herpetology. 11–19 september 1989. University of Kent at Canterbury. United Kingdom, 1989. P. 10.
- Cherlin V. A. Method of Ecology-Physiological Matrix of Species in Researches on Reptile Biology, Gerpetologicheskie issledovaniya. L.: LISS, 1991. No. 1. P. 138–146.
- Cherlin V. A., Shepilov S. A. Thermal Biology of the Central Asian Blunt-Nosed Viper (*Macrovipera lebetina turanica*) from Nuratau Crest and the Chernov Blunt\_Nosed Viper (*Macrovipera lebetina černovi*) from Western Kysylkum, Biology Bulletin. 2014. Vol. 41. No. 8. P. 639–644.

- Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.
- Christian K. A., Tracy C. R. The effect of the thermal environment on the ability of hatchling Galapagos land iguanas to avoid predation during dispersal, *Oecologia* (Berlin). 1981. No. 49. P. 218–223.
- Chruszcz B. J., Barclay R. M. R. Thermoregulatory ecology of a solitary bat, *Myotis evotis*, roosting in rock crevices, *Functional Ecology*. 2002. No. 16. P. 18–26.
- Cloudsley-Thompson J. L. The Temperature and Water Relations of Reptiles. England: Merrow Publishing Co., Ltd., 1971.
- Coulson R. A., Coulson T. D. Effect of temperature on the rate of digestion, amino acid absorption and assimilation in the alligator, *Comp. Biochem. And Physiol.* 1986. Vol. A83. No. 3. P. 585–588.
- Cowles R. B., Bogert C. M. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles, *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1944. No. 83. P. 261–296.
- Cree A., Guilette L. J., Cockrem J. F., Joss J. M. P. Effects of capture and temperature stresses on plasma steroid concentration in mail tuatara (*Sphenodon punctatus*), *J. Exp. Zool.* 1990. Vol. 253. No. 1. P. 38–48.
- Davies D. G., Thomas J. L., Smith E. N. Effect of body temperature on ventilator control in the alligator, *J. Appl. Physiol.: Respir. Environ. and Exercise Physiol.* 1982. Vol. 52. No. 1. P. 114–118.
- Diaz J. A. Effects of body temperature on the predatory behaviour of the lizard *Psammmodromus algirus* hunting winged and wingless prey, *The Herpetological Journal*. 1994. No. 4. P. 145–150.
- Diefenbach C. O. da C. Gastric function in *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Reptilia) I. Rate of gastric digestion and gastric motility as a function of temperature, *Comp. Biochem. Physiol.* 1975a. No. 51A. P. 259–265.
- Diefenbach C. O. da C. Gastric function in *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Reptilia) II. Effects of temperature on Ph and proteolysis, *Comp. Biochem. Physiol.* 1975b. No. 51A. P. 267–274.
- Du W, G., Feng J, H. Phenotypic effects of thermal mean and fluctuations on embryonic development and hatchling traits in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*, *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*. 2008. Vol. 309A, No. 3. P. 138–146.
- Du Wei-Guo, Ye H., Zhao B., Warner D. A., Shine R. Thermal Acclimation of Heart Rates in Reptilian Embryos, *PLoS One*. 2010. Vol. 5. No. 12. E15308.
- Elphick M. J., Shine R. Longterm effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana duperreyi*, Scincidae), *Biol. J. Linn. Soc.* 1998. Vol. 63. No. 3. P. 429–447.
- Ellis T. M., Chappell M. A. Metabolism, temperature relations, maternal behavior, and reproductive energetic in the ball python (*Python regius*), *J. Comp. Physiol.* 1987. Vol. B157, No. 3. P. 393–402.
- Else P. L., Bennett A. F. The thermal dependence of locomotor performance and muscle contractile function in the salamander *Ambystoma tigrinum nebulosum*, *J. Exp. Biol.* 1987. No. 128. P. 219–233.
- Firth B. T., Thompson M. B., Kennaway D. J., Belan I. Thermal sensitivity of reptilian melatonin rhythms: “cold” tuatara vs. “warm” skink, *Amer. J. Physiol.* 1989. Vol. 256. No. 5. P. R1160–R1163.
- Flatin J. Sensibilite tissulaire aux hormones en fonction de la temperature, *Bull. Soc. Zool. France*. 1976. Vol. 101. P. 941–942.
- Fox W., Gordon Ch., Fox M. Morphological effects of low temperature during the embryonic development of the garter snake, *Thamnophis elegans*, *Zoologica*. 1961. No. 46. P. 57–71.

- Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.
- Garland T., Adolph S. C. Physiological differentiation of vertebrate populations, Annu. Rev. Ecol. Syst. 1991. Vol. 22. P. 193–228.
- Glass M. L., Boutilier R. G., Heisler N. Effects of body temperature on respiration, blood gases and acid-base status in the turtle *Chrysemys picta bellii*, J. Exp. Biol. 1985. Vol. 114. P. 37–51.
- Goode M. J., Duvall D. Body temperature and defensive behaviour of free-ranging prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis viridis*, Animal Behaviour. 1989. No. 38. P. 360–362.
- Goodman D. E. Thermoregulation in the Brown Water Snake, *Natrix taxispilota*, with Discussion of the Ecological Significance of Thermal Preferenda in the Order Squamata: Ph. D. Dissertation. University of Florida, Gainesville, Florida, 1971.
- Grant B. W, Dunham A. E. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*, Ecology. 1990. No. 71. P. 1765–1776.
- Greenwald O. E. Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes, Copeia. 1974. No. 1. P. 141–148.
- Harlow J. J., Hillman S. S. and Hoffman M. The effect of temperature on digestive efficiency in the herbivorous lizard *Dipsosaurus dorsalis*, J. comp. Physiol. 1976. No. 111. P. 1–6.
- Heath J. E. Behavioral regulation of body temperature in poikilotherms, The Physiologist. 1970. No. 13. P. 339–410.
- Hertz P. E. Thermal passivity of a tropical forest lizard, *Anolis polylepsis*, J. Herpetol. 1974. No. 8. P. 323–327.
- Hertz P. E., Huey R., Nevo E. Fight versus flight: thermal dependence of defensive behaviour in a lizard, Animal Behaviour 1982. No. 30. P. 676–679.
- Hochscheid S., Bentivegna F., Speakman J. R. Long-Term Cold Acclimation Leads to High Q10 Effects on Oxygen Consumption of Loggerhead Sea Turtles *Caretta caretta*, Physiological and Biochemical Zoology. 2004. Vol. 77. No. 2. P. 209–222.
- Huang S. P., Tu M. C. Locomotor and Elevational Distribution of a Mountainous Lizard, *Takydromus hsuehshanensis*, in Taiwan, Zoological Studies. 2009. Vol. 48. No. 4. P. 477–484.
- Huey R. B. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs, Science. New Series. 1974. 184(4140). P. 1001–1003.
- Huey R. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles, C. Gans and F. H. Pough (eds.). Biology of the Reptilia. Vol. 12. Physiology (C). London: Academic Press, 1982. P. 25–91.
- Huey R. B., Berrigan D., Gilchrist G. W., Herron J. C. Testing the Adaptive Significance of Acclimation: A Strong Inference Approach (1), American Zoologist. 1999. Vol. 39. No. 2. P. 15.
- Huey R. B., Slatkin M. Cost and benefits of lizard thermoregulation, Quarterly Review of Biology. 1976. No. 51. P. 363–384.
- Huey R., Webster T. P. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the *cristatellus* group on Puerto Rico, Ecology. 1976. No. 57. P. 985–994.
- John-Alder H. B., Lowe C. H., Bennett A. F. Thermal dependence of locomotory energetic and aerobic capacity of the gila monster (*Heloderma suspectum*), J. Comp. Physiol. 1983. Vol. B151. No. 2. P. 119–126.
- Kardong K. V. Observations on live *Azemiops feae*, Fea's viper, Herpetological Review. 1986. Vol. 17. No. 4. P.



Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.

---

81–82.

Kaufmann J. S., Bennett A. F. The Effect of Temperature and Thermal Acclimation on Locomotor Performance in *Xantusia vigilis*, the Desert Night Lizard, *Physiological Zoology*. 1989. Vol. 62, No. 5. P. 1047.

Klauber L. M. Four papers on the application of the statistical methods to herpetological problems. III. The correlation between scalation and life zones in San Diego County snakes, *Bull. Zool. Soc. San Diego*. 1941. No. 17. P. 73–79.

Kluger M. J. Fever in ectotherms: evolutionary implications, *Am. Zool.* 1979. No. 19. P. 295–304.

Kolbe J. J., VanMiddlesworth P. S., Losin N., Dappen N., Losos J. B. Climatic niche shift predicts thermal trait response in one but not both introductions of the Puerto Rican lizard *Anolis cristatellus* to Miami, Florida, USA. The Authors. Published by Blackwell Publishing Ltd., 2012. P. 1503–1516.

Kour E. L., Hutchison V. H. Critical thermal tolerances and heating and cooling rates of lizards from diverse habitats, *Copeia*. 1970. No. 2. P. 219–229.

Kraus D. R., Jackson D. C. Temperature effects on ventilation and acid-base balance of the green turtle, *Amer. J. Physiol.* 1980. Vol. 239. No. 3. P. R254–R258.

Lang J. W. Thermophilic response of the American alligator and the American crocodile to feeding, *Copeia*. 1979. P. 48–59.

Leeuwen J. P. The adder (*Vipera berus*). Problematic isolation in Dutch populations?, *Alterra*. 1009. July. P. 24.

Licht P. The effect of temperature on heart rates of lizards during rest and activity, *Physiol. Zool.* 1964. No. 38. P. 129–137.

Licht P. Photoperiodic and thermal influences on reproductive cycles in reptiles, *Endocrinology*. Amsterdam; New-York, 1973. P. 185–190.

Licht P., Dawson W. R., Shoemaker V. H., Main A. R. Observations on the thermal relations on Western Australian lizards, *Copeia*. 1966. No. 1. P. 97–110.

Lourdais O., Guillon V., DeNardo D., Boulon-Demers G. Cold climate specialization: adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers, *Physiology & Behavior*. 2013. No. 119. P. 149–155.

Maderson P. F. A., Licht P. Factors influencing rates of tail regeneration in the lizard *Anolis carolinensis*, *Experientia*. 1968. No. 24. P. 1083–1086.

Matsuzawa Y., Sato K., Sakamoto W., Bjørndal K. A. Seasonal fluctuations in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan, *Marine Biology*. 2004. No. 140. P. 639–646.

Matz G. La reproduction des reptiles et les facteurs de son induction, *Acta zool. et pathol. Antwerp*. No. 78. Mainten. and reprod. reptile captive. 1984. Vol. 1. P. 33–68.

Monasterio C., Salvador A., Iraeta P., Díaz J. A. The effects of thermal biology and refuge availability on the restricted distribution of an alpine lizard, *Journal of Biogeography*. 2009. Vol. 36. No. 9. P. 1673–1684.

Mondal S., Rai U. In vitro effect of temperature on phagocytic and cytotoxic activities of splenic phagocytes of the wall lizard, *Hemidactylus flaviviridis*, *Comp. Biochem. Physiol.* 2001. No. A129. P. 391–398.

Muir T. J., Costanzo J. P., Lee R. E. Brief Chilling to Subzero Temperature Increases Cold Hardiness in the Hatchling Painted Turtle (*Chrysemys picta*), *Physiological and Biochemical Zoology*. 2010. Vol. 83. No. 1. P.

1740–1781.

Muth A. Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations, Ecology. 1980. No. 61. P. 1335–1343.

Naulleau G. Action de la temperature sur la digestion chez cinq espèces de vipères européennes du genre *Vipera*, Bull. Soc. Zool. Fr. 1983. No. 108. P. 47–58.

Niewiarowski P. H., Waldschmidt S. R. Variation in metabolic rates of a lizard: use of SMR in ecological contexts, Functional Ecology. 1992. No. 6. P. 15–22.

Nilson G. Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female Adder, *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae), Amphibia-Reptilia. 1981. No. 2. P. 63–82.

Orlov N. Viperid snakes (Viperidae Bonaparte, 1840) of Tam-Dao mountain range, Russian Journal of Herpetology. 1997. Vol. 4. No. 1. P. 67–74.

Osgood D W. Effect of temperature on the development of meristic characters in *Natrix fasciata*, Copeia. 1978. No. 1. P. 33–48.

Pafilis P., Valakos E. D. Temperature effect on the digestive efficiency of the main organic compounds in two Mediterranean lizards, Proceedings 10th MEDECOS Conference, April 25 – May 1. 2004. Rhodes, Greece. Arianoutsou & Papanastasis (eds).

Pafilis P., Foufopoulos J., Poulakakis N., Lymberakis P., Valakos D. Digestive performance in five Mediterranean lizard species: effects of temperature and insularity, Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology. 2007. Vol. 177. No. 1. P. 49–60.

Parker J. R. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus mexicanus* Saussure and *Camnula pellucida* Scudder (Orthoptera), Univ. Montana. Agri. Exp. Sta. Bull. 1930. No. 223. P. 1–132.

Parker S. L. Physiological ecology of the ground skink, *Scincella lateralis* in South Carolina: thermal biology, metabolism, water loss, and seasonal patterns, Herpetological Conservation and Biology. 2014. Vol. 9. No. 2. P. 309–321.

Parker S. L., Andrews R. M. Incubation temperatures and phenotypic traits in *Sceloporus undulatus*: implications for the northern limits of distribution, Oecologia. 2006. DOI 10.1007/s00442-006-0583-0. Springer. 15 p.

Patterson J. W., Davies P. M. C. The influence of temperature, sexual condition, and season on the metabolic rate of the lizard *Psammmodromus hispanicus*, J. Comp. Physiol. B. 1984. No. 154. P. 311–316.

Peterson C. R., Gibson A. R., Dorcas M. E. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation, R. A. Seigel and J. T. Collins (Eds.). Snakes: Ecology and Behavior. McGraw-Hill, New York, U.S.A., 1993. P. 241–314.

Qu Yanfu et al. Thermal preference, thermal tolerance and the thermal dependence of digestive performance in two *Phrynocephalus* lizards (Agamidae), with a review of species studied, Current Zoology. 2011. Vol. 57. No. 6. P. 684–700.

Quirt K. C., Blouin-Demers G., Howes B. J., Loughheed S. C. Microhabitat Selection of Five-Lined Skinks in Northern Peripheral Populations, Journal of Herpetology. 2006. Vol. 40. No. 3. P. 335–342.

Rand A. S., Humphrey S. S. Interspecific competition in the tropical rain forest: ecological distribution among lizards at Belem, Para, Proc. U.S. Natl. Mus. 1968. No. 125. P. 1–17.

Regal P. J. Thermophilic response following feeding in certain reptiles, Copeia. 1966. No. 3. P. 588–590.

- Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.
- Riddle O. The rate of digestion in the cold-blooded vertebrates – the influence of season and temperature, Am. J. Physiol. 1909. No. 24. P. 447–458.
- Rodríguez-Díaz T., González F., Ji X., Braña F. Effects of incubation temperature on hatchling phenotypes in an oviparous lizard with prolonged egg retention: are the two main hypotheses on the evolution of viviparity compatible?, Zoology. 2010. Vol. 113. No. 1. P. 33–38.
- Ruibal R. Thermal relations of ve species of tropical lizards, Evolution. 1961. No. 15. P. 98–111.
- Ruibal R., Philibosian R. Eurythermy and niche expansion in lizards, Copeia. 1970. No. 4. P. 645–653.
- Saint-Girons H. Thermoregulation in reptiles with special reference to the tuatara and its ecophysiology, Tuatara. 1980. Vol. 24. No. 2. P. 59–80.
- Saint-Girons H. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles, Herpetologica. 1982. Vol. 38. No. 1. P. 5–16.
- Saint-Girons H. Regime et rations alimentaires des serpents, Bull. de la Soc. Zool. de France. 1983. Vol. 108. No. 3. P. 431–437.
- Scott J. R., Pettus D. Effects of seasonal acclimation on the preferred body temperature of *Thamnophis elegans vagrans*, J. Therm. Biol. 1979. No. 4. P. 307–309.
- Scribner S. J., Weatherhead P. J. Locomotion and antipredator behavior in three species of semi-aquatic snakes, Canadian Journal of Zoology. 1995. No. 73. P. 321–329.
- Semlitsch R. D. The influence of temperature on ecdysis rates in snakes (Genus *Natrix*) (Reptilia, Serpentes, Colubridae), Journal of Herpetology. 1979. Vol. 13. No. 2. P. 212–214.
- Shine R., Harlow P. Maternal thermoregulation influences offspring viability in a viviparous lizard, Oecologia. 1993. No. 96. P. 122–127.
- Shu L., Sun B. J., Du W. G. Effects of temperature and food availability on selected body temperature and locomotor performance of *Plestiodon (Eumeces) chinensis* (Scincidae), Animal Biology. 2010. Vol. 60. P. 337–347.
- Skoczylas R. Gastric motility in the grass snake (*Natrix natrix* L.) in different ambient temperatures, Exogenous and Endogenous Influence Metab. and Neural Contr. Respirat., Read., Activ. and Energy Supply Muscles, Ion and Osmoregulat., Reprod., Percept., and Orientat. 3rd Congr. Eur. Soc. Comp. Physiol. And Biochem., Noordwijkerhout, 31 Aug. – 3 Sept. 1981. 1982. Vol. 3. Abstr. Oxford, 1981. P. 11–12.
- Southwood A. L., Andrews R. D., Paladino F. V., Jones D. R. Effects of Diving and Swimming Behavior on Body Temperatures of Pacific Leatherback Turtles in Tropical Seas, Physiological and Biochemical Zoology. 2005. Vol. 78. No. 2. P. 13.
- Souza F. L., Martins F. I. Body temperature of free-living freshwater turtles, *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae), Amphibia-Reptilia. 2006. No. 27. P. 464–468.
- Stebbins R. C., Lowenstain J. M., Cohen N. W. A field study of the Lava Lizard (*Tropidum bemarlensis*) in the Galapagos Islands, Ecology. 1967. No. 48. P. 839–851.
- Stewart G. R. Thermal ecology of the garter snakes *Thamnophis sirtalis concinnus* (Hallowell) and *Thamnophis ordinoides* (Baird and Girard), Herpetologica. 1965. No. 21. P. 81–101.
- Stinner J. N. Cardiovascular and metabolic responses to temperature in *Coluber constrictor*, Amer. J. Physiol. 1987. Vol. 253. No. 2. P. 222–227.

- Cherlin V. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 1. P. 17–76.
- Templeton J. R. Reptiles, The Comparative Physiology of Thermoregulation. (G. C. Whittow, ed.). New York and London: Academic Press, 1970. Vol. 1. P. 167–221.
- Uhiu K. W., Sham J. S. K., Maderson P. F. A., Zucker A. H. Interaction between thermal environments and hormones affecting skin-shedding frequency in the tokay (*Gekko gecko*) (Gekkonidae, Lacertilia), Comp. Biochem. and Physiol. 1986. Vol. 84, No. 2. P. 245–351.
- Valenzuela N., Botero R., Martinez E. Field study of sex determination in *Podocnemis expansa* from Colombian Amazonia, Herpetologica. 1997. Vol. 53. No. 3. P. 390–398.
- Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R. F. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin, Functional Ecology. 1991. No. 5. P. 507–517.
- Van Damme R., Vanderstighelen D., Verheyen R. Thermal dependence of chemoreceptive predator-recognition in *Lacerta vivipara*, Proc. 4th Ordinary Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol., Nijmegen, 17–21 Aug. 1987. P. 415–419.
- Vera P. L. de, Gonzalez G. J. Cardiac responses to temperature in the lizard *Gallotia galliti*, Comp. Biochem. And Physiol. 1986. Vol. A85. No. 2. P. 389–394.
- Vinegar A. Evolutionary implications of temperature induced anomalies of development in snake embryos, Herpetologica. 1974. No. 30. P. 72–74.
- Warner D. A., Shine R. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination: experimental tests with a short-lived lizard, Evolution Int. J. Org. Evolution. 2005. Vol. 59, No. 10. P. 2209–2221.
- Webb J. K., Shine R. Using thermal ecology to predict retreat-site selection by an endangered snake species, Biological Conservation. 1998. No. 86. P. 233–242.
- Werner Y. L. Temperature effects on inner-ear sensitivity in six species of iguanid lizards, J. Herpetol. 1972. No. 6. P. 47–177.
- Werner Y. L. Do gravid females of oviparous gekkonid lizards maintain elevated body temperatures? *Hemidactylus frenatus* and *Lepidodactylus lugubris* on Oahu, Amphibia-Reptilia. 1990. No. 11. P. 200–204.
- Whillans T. H., Crossman E. J. Morphological parameters and Spring activities in a central Ontario population of Midland Painted Turtle, *Chrysemys picta marginata* (Agassiz), Canadian field-Naturalist. 1977. Vol. 91. No. 1. P. 47–57.
- Wilhoft D. C. The effect of temperature on thyroid history and survival in the lizard, *Sceloporus occidentalis*, Copeia. 1958. No. 4. P. 265–276.
- Witten G. J., Heatwole H. Preferred temperature of the agamid lizard *Amphibolurus nobbinobbi*, Copeia. 1978. No. 2. P. 362–364.
- Wysocki L. E., Montey K., Popper A. N. The influence of ambient temperature and thermal acclimation on hearing in a eurythermal and a stenothermal otophysan fish, The Journal of Experimental Biology. 2009. No. 212. P. 3091–3099.
- Yang J., Sun Y. Y., An H., Ji X. Northern grass lizards (*Takydromus septentrionalis*) from different populations do not differ in thermal preference and thermal tolerance when acclimated under identical thermal conditions, J. Comp. Physiol. B. 2008. No. 178. P. 343–349.
- Yntema C. L. Effects of incubation temperature on sexual differentiation in the turtle (*Chelydra serpentina*), J. Morphol. 1976. No. 150. P. 453–461.



## Новое слово в термобиологии рептилий?

**КОРОСОВ**  
**Андрей Викторович**

*Петрозаводский государственный университет,  
korosov@psu.karelia.ru*

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 03 мая 2015 года

Статья-рецензия написана по поводу того, что в редакцию «Принципов экологии» поступили две рукописи, выражающие два подхода к исследованиям по термобиологии рептилий, которые опубликованы в настоящем выпуске. Это своего рода «верхушки айсбергов» над обширными списками публикаций каждого из авторов и их коллег, отражающие образ их мыслей. Работы В. А. Черлина и др. ориентированы на изучение проблем терморегуляции в контексте прочих жизненных отправлений рептилий, которые обслуживаются различными формами поведения; таким образом, это «этолого-термобиологическое» направление. В исследованиях Н. А. Литвинова и др. делается попытка дать полномасштабную температурную характеристику полевой экологии рептилий по всем ее аспектам (органном, индивидуальном, сезонном, географическом); условно говоря – это «эколого-термобиологическое» направление. С обеих сторон можно услышать взаимную критику проблемных мест противоположного направления. Эта критика частично оправдана (кто не без греха?), а частично неконструктивна, поскольку оба направления, на наш взгляд, имеют существенный общий недостаток – отсутствие в своей основе теории физиологической регуляции. Цель нашего сообщения состоит в том, чтобы предложить общее теоретическое основание и новое общее направление совместных исследований в этой области.

В поисках точек соприкосновения обоих направлений исследований необходимо кратко остановиться на их основных достоинствах и недостатках. Поскольку собственные суждения не могут быть свободными от субъективизма, пришлось ориентироваться и на мнения рецензентов. Должно быть понятно также, что в нашу задачу не входит оценка вклада того или иного автора в термобиологическую науку.

Уже на этом этапе обсуждения следует определиться с тематикой собственно термобиологических исследований. Поскольку стоит задача объединения усилий исследователей разной направленности, то следует искать ясно обозначенные точки соприкосновения. Если считать, что к «термобиологии рептилий» должны относиться все явления жизни, связанные с температурой, то это понятие станет почти равным понятию «биология рептилий». По этой причине примем, что предметом нашего рассмотрения будет только проблема терморегуляции.

В «этолого-термобиологических» исследованиях одним из важнейших моментов оказывается теоретическое положение, согласно которому каждая форма поведения рептилий проявляется в своем диапазоне температуры тела, т.е. при каждой форме поведения у рептилий проявляется специфическая стратегия отношения к температуре. Таким образом, обобщенные количественные термальные характеристики имеют биологический смысл только относительно той формы поведения, при которой они собирались (по этой причине в работах В. А. Черлина так много внимания уделяется формам поведения). Сбор полевых данных осложняется тем, что диапазоны температуры тела, характерные для некоторых форм поведения, могут перекрываться. Отсюда следует важный методический момент термобиологических наблюдений: сначала определяем форму поведения животного, потом наблюдаемую температурную характеристику относим только к этой форме и используем в расчетах обобщенных показателей (средних, дисперсий и пр.). С этих позиций строится критика распространенного способа описания термальных свойств рептилий путем объединения в общую выборку всей массы полученных в поле значений для расчета статистических показателей (средней,

дисперсии и т. п.), а также последующее сравнение полученных средних между регионами, сезонами, цветовыми формами и пр. В такой «многофакторной каше» одной выборки показатели отдельных форм поведения обязательно будут представлены в случайных пропорциях, которые никогда не совпадут с пропорциями в другой выборке из другого региона или за другой отрезок времени. Следовательно, различия между выборочными параметрами наблюдаться будут, но всегда по непонятной причине. Смысл имеет только сравнение термальных характеристик для отдельных форм поведения порознь.

Второй принципиальный аспект «этолого-термобиологических» исследований – разделение термобиологических показателей на «термофизиологические» и «термозкологические». Если метрики из первой группы характеризуют физиологические потребности организма, то вторые – экологические возможности среды. Например, термофизиологические *предпочитаемые температуры*, исходя из определения («диапазон температур тела при полной активности, который рептилии направленно избирают и поддерживают у себя в данных экологических условиях»), будут наблюдаться только в условиях, когда может проявиться «полная активность» животного.

Однако в разных частях ареала и в разные сезоны погодные условия могут и не предоставить рептилии выбора из всего возможного диапазона температур, и ей приходится довольствоваться тем, что есть, и не проявлять полный диапазон температур при «полной активности». Соответственно, те температуры тела, которые имеет данная особь, не будут соответствовать видоспецифическим потребностям, но лишь текущим возможностям, уровню теплообеспечения среды. Следовательно, оцененные в поле температурные показатели не всегда можно воспринимать как соответствующие потребностям организма, т. е. их нельзя считать однозначно физиологическими, но, скорее, экологическими. С этих позиций опять же нельзя оправдать практику сравнивать даже репрезентативные выборки значений температуры тела из разных регионов, в разные сезоны и пр. В конечном итоге такой анализ имеет смысл сравнения разных температурных условий среды и ничего не может сообщить собственно о биологических свойствах вида в данной части ареала или в данный сезон. Термобиологический смысл имеет только сравнение термофизиологических, но не термозкологических показателей животного.

Эти положения развиваются в представленной выше статье В. А. Черлина и позволяют ему сделать вывод о стабильности важнейших видовых термофизиологических характеристик – о стабильности температурного диапазона для «полной активности» на всем протяжении видового ареала. К сожалению, эта интересная тема находится вне проблематики собственно терморегуляции и мы больше не будем ее касаться.

Здесь следует обсудить некоторые противоречия, подмеченные оппонентами. Первый упрек – в избыточном объеме теории. В рамках своего этолого-термобиологического направления автор рассматривает практически все формы поведения животных, хотя многие из них имеют очень косвенное отношение к терморегуляции или вовсе не имеют его (например, «термонеutralное поведение» или «добровольный перегрев»). Многообразие этих форм, а также переклассификации и уточнение их названий в последних публикациях не вносят определенности в предмет обсуждения. Важной задачей здесь видится однозначное выявление только тех форм поведения, которые имеют терморегуляционный смысл. На наш взгляд, это качество несет только треть из названных форм.

Вторая проблема состоит в том, что разграничение форм поведения рептилий зависит, как пишет автор, от «умения» (Черлин, 2012), что не может не настораживать. Например, без большого навыка трудно разобраться, когда (в состоянии «полной активности») движения рептилий «...быстры и... точны» (с. 35), а когда (в состоянии «неполной активности») их «движения недостаточно быстры, точны и результативны» (с. 44). Однако здесь существует еще и опасность логического круга, когда температуры тела и среды привлекаются для определения формы поведения рептилии. Рассмотрим ситуацию – на поверхности субстрата найдена неподвижная рептилия, к какой форме отнести ее поведение? Наблюдение утром (когда температура тела ниже температуры субстрата,  $T_t < T_{суб.}$ ) говорит о «нагревании»; днем ( $T_t > T_{суб.}$ ) имеем «баскинг», вечером ( $T_t = T_{суб.}$ ) – «остывание». Такое деление выполнить можно, но тогда нельзя охарактеризовать эти формы поведения через наблюдаемые значения  $T_t$ ! Когда, определив с помощью показателя температуры тела форму поведения, мы будем характеризовать эту форму с помощью найденной  $T_t$ , то получим бессмысленную тавтологию, не более. Если мы хотим дать температурную характеристику той или иной форме поведения, то их разграничение должно выполняться по другим критериям. Разобраться в этом вопросе мешает то обстоятельство, что последние публикации В. А. Черлина в этом пункте имеют ссылки на те свои работы, в которых есть ссылки на оригинальные исследования. Оказывается довольно сложно выйти на источники с исходными данными.

Третий сложный момент состоит в критерии разграничения термофизиологических и термоэкологических показателей. Здесь важен не столько методический, сколько теоретический вопрос. В широком смысле любое значение термоэкологического показателя (например,  $T_t = 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) имеет смысл физиологического, поскольку будет определять интенсивность обменных и прочих физиологических процессов. В узком же смысле термофизиологический параметр должен учитывать феномен терморегуляции – «полные потенциальные предпочтения» указывают именно на активный выбор определенных температур. Рассмотрим такие «понятные» термофизиологические показатели, как «диапазон оптимальных температур тела». Здесь возникает вопрос: почему физиологическая характеристика представлена не одним значением, но диапазоном? Не будем рассматривать вопросы точности определения термальных показателей в полевых условиях, но сойдемся на том, что значений оптимальной температуры может быть много. Какой причине приписать существование этих значений? Видимо, температурным условиям среды. Получается, что *диапазон* термофизиологических характеристик в строгом смысле является одновременно и термоэкологической характеристикой. Смысл термина размывается, что недопустимо для поиска точек соприкосновения разных исследовательских направлений. Можно предложить еще одну интерпретацию примера. Есть две видоспецифические «чисто» термофизиологические характеристики – верхний и нижний пороги оптимальных температур. Однако такое соображение означает, что следует выяснить физиологические механизмы поддержания (или хотя бы «стремления» к поддержанию) обеих этих границ. Поскольку у автора нет на этот счет содержательных предложений, видимо, предстоит существенная ревизия набора термофизиологических показателей.

Итак, в работах В. А. Черлина мы находим методологию поиска стабильных параметров терморегуляции – ориентируясь на поведение, оценивать температурные характеристики животных, которые при определенном угле рассмотрения можно интерпретировать как физиологические, обеспечивающие регуляцию состояния животных.

Направление эколого-термобиологических исследований, проводимых Н. А. Литвиновым, существенно отличается от представленного выше современной инструментальной базой. Термисторы для моментального определения температуры в любой части тела, имплантируемые в тело животного микрорегистраторы для долговременной регистрации температуры тела, логгеры для долговременной регистрации температуры субстратов – весь этот арсенал позволяет поднять количественные наблюдения по термобиологии рептилий на качественно иной уровень. Легкость слежения за индивидуальной температурой тела животного дает возможность авторам увидеть структуру ее динамики во всей простоте – именно как результат терморегуляторного поведения. Ориентируясь на диаграмму (см. рис. 2 в статье из настоящего сборника), они говорят всего о двух существенных формах терморегуляторного поведения – «нагревание до уровня оптимальной температуры» и «контроль за своей температурой»), а также о менее существенной форме – остывании. На этих эколого-эмпирических позициях основано скептическое отношение к более обширным классификациям форм термального поведения рептилий как не поддающихся точному определению и поэтому не имеющих термобиологического содержания.

Авторы «эколого-термобиологического» направления исследований используют довольно узкий общепринятый набор температурных показателей, ориентированных на определение в полевых условиях. Достаточно строгое и простое разделение форм терморегуляционной активности рептилий на две категории позволяет авторам подойти к статистическим оценкам выборок. Для характеристики дневного варьирования температуры тела принят типичный статистический набор – средняя арифметическая, стандартное отклонение, ошибка. Эти параметры довольно обширных выборок, полученные для разных условий, цветовых форм, размеров особей и пр., авторы сравнивают с помощью параметрических статистических критериев. Для характеристики процессов нагревания вполне обоснованно выбрана регрессия, правда, в отличие от средней, линии регрессии не снабжаются доверительными зонами и статистические сравнения коэффициентов регрессии не выполняются. Хотя авторы явно не проводят разделения термобиологических показателей на «физиологические» и «экологические», но в тексте принимается, что какие-то температуры могут быть оптимальными, какие-то нет. Поскольку термин «оптимальный» имеет в данном разделе науки только физиологический смысл, фактически авторы вводят указанное подразделение. Более того, сделана попытка количественно определить некое единственное значение температуры, названное «абсолютным температурным оптимумом», которое имеет смысл именно видоспецифической физиологической характеристики. Таким образом, авторы принимают, что терморегуляция (изученных видов) рептилии

устроена не очень сложно и для ее описания не требуется большого количества регулирующих параметров. Практически достаточно только три – средняя (оптимальная) температура тела, «скорость нагревания» и «абсолютный температурный оптимум». Из контекста публикаций также следует, что указанные параметры могут меняться в соответствии с тем, какому «виду, подвиду, популяции, определенному времени года, возрасту, полу» эти параметры принадлежат. Естественно, это означает, что рассматриваемые характеристики (как термофизиологические, так и термоэкологические) могут широко варьировать. Судя по публикациям, авторы собрали довольно обширные материалы по 13 видам рептилий Волжского бассейна. Авторы не понаслышке знают о сложностях сбора полевого материала и некоторые из них высказывают явное удивление, когда читают, что представители другого из рассмотренных направлений исследовали основные термобиологические показатели у 50 видов рептилий.

Рассмотрим критику теперь уже второго направления термобиологических исследований, которая, как представляется, позволит выявить точки возможного соприкосновения с первым.

Можно назвать похвальным стремление максимально упростить схему терморегуляции, выявив в чистом виде минимально необходимое число поведенческих актов, направленных только на терморегуляцию. На наш взгляд, однако, авторы в этом переусердствовали. Во-первых, хоть и называли в статьях, но практически не рассмотрели некоторые важные формы поведения терморегуляции, как, например, «выход на поверхность» для первичного нагревания или же «сворачивание в клубок» при частичном остывании и др. Во-вторых, такая форма поведения, как «контроль за своей температурой», остается совершенно не расшифрованной, хотя по факту состоит из целой серии разнонаправленных поведенческих актов. Даже простой уход с открытой поверхности в легкие укрытия состоит из двух актов – собственно уход с прежнего места и выбор подходящего нового. И первый, и второй свершившиеся акты, видимо, соответствуют каким-то физиологическим потребностям (критериям), для описания которых их нужно сначала хотя бы назвать. Таким образом, для объяснения феноменологии, наблюдаемой с высокой точностью, следует расширить арсенал терморегуляторных типов поведения.

Разнообразные формы терморегуляторного поведения характерны для дневного времяпровождения. Очевидно, что авторы знают об этом скрытом разнообразии. Однако, рассчитывая средние дневные температуры тела, они фактически признают эти формы как неизбежный набор факторов случайного варьирования и регистрируют их только в форме дисперсии. В таком подходе нет методической ошибки, однако он накладывает определенные обязательства на авторов. Во-первых, статистическую характеристику должны получать все статистические параметры (включая коэффициенты регрессии и АТО), а не только средние. Во-вторых, сознательно вводя в поле рассмотрения множество разнородных случайных факторов, необходимо давать адекватную интерпретацию статистическим параметрам. Например, при сравнении двух регионов следует иметь в виду, что средняя арифметическая температура тела выражает не только и не столько характеристики вида, сколько условия среды, в которых этот вид обитает. К сожалению, авторы экологического направления обычно дают иную интерпретацию средним температурам тела, а именно – как видоспецифическим характеристикам.

Здесь мы вновь выходим на тему отделения экологических терморегуляционных характеристик от физиологических и их точного количественного оценивания. Отрадно, что авторы данного направления подошли к решению вопроса с помощью вариационной статистики, но решили задачу, на наш взгляд, неправильно. «Абсолютный температурный оптимум» определяется как «довольно нестабильный уровень температуры тела, достигаемый путем инсоляции, когда температура тела животного становится равной внешней температуре (обычно температуре субстрата)» (Литвинов, см. настоящий выпуск, с. ??). Уже первая оценка («довольно нестабильный») ставит под сомнение ценность этого показателя – если доверительные интервалы для температуры субстрата и тела будут иметь слабую трансгрессию, значит, никакой АТО и нет (однако в статьях авторы никогда не приводят статистических параметров этого показателя). Возникает и теоретическое возражение – как можно физиологически значимое состояние («оптимум»!) гелиотермных животных оценивать по температуре внешней среды? Нам кажется очевидным, что при разных температурных условиях среды рептилии (здесь в основном речь идет о видах умеренных широт) могут достичь физиологически оптимальных температур тела. Кроме этого, реальные наблюдения противоречат обсуждаемому феномену – сами же авторы неоднократно писали о том, что температура тела в среднем всегда выше температуры субстрата на 6 °С и больше. И тем не менее они с помощью «решения системы уравнений» пытаются получить какую-то характеристику. Несмотря на то, что данный обсуждаемый показатель нам кажется некорректным, сам подход – расчет ненаблюдаемого показателя – следует признать правильным.



Итак, в работах Н. А. Литвинова и др. мы находим инструментарий для эффективного поиска ключевых термобиологических характеристик – точные и адресные методы оценки температуры тела, опыт разнообразной статистической обработки больших многофакторных массивов данных и технологию *расчета* термофизиологических показателей, которые в полевых условиях могут и не наблюдаться.

После нашего обзора двух подходов их различия кажутся существенными. Однако, на наш взгляд, сильнее отличаются заблуждения их авторов, тогда как многие аспекты проблемы они улавливают одинаково. Во-первых, одни явно, другие контекстуально признают существование видоспецифического «оптимума» температур (как бы этот диапазон ни называли). Во-вторых, и те и другие почему-то не рассматривают процесс поддержания этого оптимума, собственно процесс регуляции, с позиций физиологии. Вот с этой базы и может стартовать синтез.

Наше предложение состоит в том, чтобы добавить строгости в выбор показателей терморегуляции на базе физиологической теории. Во-первых, необходимо найти строгий критерий для разделения термофизиологических (терморегулирующих) параметров и термозкологических (терморегулируемых) переменных состояния животных. Во-вторых, научиться оценивать термофизиологические параметры как характеристики видоспецифичного способа терморегуляции.

Физиологическая теория регуляции в своей основе использует кибернетическую конструкцию – схему отрицательной обратной связи (см. обзор: Коросов, 2008): «...информация, поступившая обратно в управляющий центр, стремится противодействовать отклонению управляемой величины от управляющей» (Винер, 1983, с. 165); «...отрицательная обратная связь уменьшает расхождение между заданным и фактическим значением переменной... позволяет поддерживать стационарное состояние...» (Шмид-Нильсен, 1982, с. 705). Если авторы обсуждаемых направлений согласны с тем, что рептилии осуществляют терморегуляцию, то на первом этапе становления консенсуса им необходимо признать существование некой «управляющей» величины, «штатного» значения *параметра терморегуляции*, например некоего значения температуры тела, выше которого животное «не хочет» нагреваться. Это есть в прямом смысле «термофизиологический показатель», который имеет смысл видоспецифичной физиологической константы, неизменной для группы животных одного статуса. Стоит вопрос: каким образом ее померить?

Текущую температуру тела рептилии нужно рассматривать как переменную, которая может принимать самые разные значения в зависимости от теплообмена с внешней средой (включая инсоляцию, тепловое излучение от предметов и от тела гада, теплообмен, конвекцию). Температура тела почти всегда представляет собой термозависимую, термозкологическую *переменную терморегуляции*. Эта величина связана с проявлением двух начал – биологической потребностью рептилии в росте температуры тела до «желательного» уровня, обеспечивающего обмен веществ, и возможностью среды предоставить животному тот или иной объем нужной теплоты.

В общем случае самая богатая статистика полевых измерений температуры не в состоянии оценить уровни термофизиологических параметров.

Средние арифметические или медианы, рассчитанные по большому массиву данных, не годятся по той причине, что они характеризуют весь диапазон изменчивости внешних термальных условий и имеют к характеристикам термопреферендума косвенное отношение. Максимальные и минимальные значения по своему смыслу гораздо ближе к термофизиологическим порогам, но также не годятся для их оценки, поскольку имеют очень плохое статистическое обоснование. Таких значений, во-первых, всегда мало, во-вторых, они могут быть связаны с неучтенными патологическими состояниями животных, в-третьих, рост точности измерений постоянно раздвигает границы варьирования. Например, долгое время считалось, что максимальная температура обыкновенной гадюки составляет 34° (Saint-Giron, 1975, 1978), потом – 34.5° (Spaendonk et al., 1990; Дробенков, 1990), большие выборки дали величину 35° (Коросов, 2010), а телеметрия показала, что возможно кратковременное повышение до 37.5° (Литвинов, Четанов, 2014). Всего 15 крайних вариантов дали размах в 3.5°C! Однако физиологический параметр должен быть определен гораздо точнее, поскольку организм обычно имеет очень высокий порог чувствительности. Например, терморецепторы гипоталамуса, запускающие реакцию терморегуляции у млекопитающих, чувствительны к отклонениям в доли градуса (Физиология..., 2003; Бачерилов и др., 2006). Высокая чувствительность к перепадам температуры нужна для того, чтобы на фоне большой инерционности обратной связи (когда еще запустятся и осуществляются реакции терморегуляции...) колебания температуры тела не были слишком большими. Ведь даже у млекопитающих при пороговой чувствительности 0.41 °C варьирование собственно

температуры тела может составлять несколько градусов.

Чтобы выйти на оценку штатных параметров терморегуляции, необходимо понять, для чего они нужны и как сказываются на состоянии животных. Эти константы призваны менять функционирование особи при неблагоприятном уровне теплообеспечения, вызывая приспособительные реакции для улучшения ситуации с теплообменом. Можно грубо подразделить реакции терморегуляции на биохимические (акклимация), физиологические (полипноэ, вазомоторика, пульс), морфологические (смена позы), этологические (смена форм поведения). В полевых условиях удастся наблюдать только два последних типа реакций, но и их достаточно, чтобы найти методику измерения термофизиологических параметров. Что означает с физиологической точки зрения смена форм поведения, например переход с открытой поверхности в легкое укрытие? Прямая инсоляция ведет к росту температуры тела до того момента, пока она не станет равной физиологически заданному порогу, т. е. внутренняя переменная произвольно меняется только до того момента времени, пока не станет равной внутреннему пороговому параметру. В этот момент осуществляется тот или иной поведенческий акт. Отсюда выводится предлагаемый нами методический прием (смысл всей публикации):

*Значение температуры тела, которое наблюдается в момент смены форм терморегуляторного поведения, можно принять как оценку термофизиологического параметра терморегуляции.*

Технологически это означает постоянное наблюдение за животным с вживленными датчиками температуры и фиксация моментов времени (значит, и температуры), когда происходит смена форм активности. Несмотря на кажущуюся простоту этой методики, нам неизвестны случаи ее применения (кроме примера, рассмотренного ниже). Причина состоит в том, что для проведения таких измерений нужны: а) теория физиологической регуляции, б) теория смены форм поведения, в) точный инструментарий и опыт измерения текущей температуры тела рептилий. На наш взгляд, теперь появляются предпосылки для синтеза указанных компонентов и выхода на новый уровень совместных термобиологических исследований.

Первой задачей коллективных действий может быть обсуждение минимального списка форм терморегуляционного поведения, для которых следует в первую очередь определять «управляющие» параметры, а также планирование такого рода полевых наблюдений. На втором плане просматриваются вопросы изучения зависимости физиологических констант от статуса особи (пола, возраста, акклимации, упитанности, стадии питания, места обитания, региона, вида и др.).

В качестве близкого примера термобиологических исследований нового образца приведем наш опыт оценки температурной чувствительности обыкновенной гадюки в лабораторных условиях (Коросов и др., 2003). В целях большей иллюстративности мы по-иному обработали фрагмент исходных данных.

Цель опытов состояла в том, чтобы определить уровень излучения, который обыкновенная гадюка воспринимает как сигнал к переходу к новой форме поведения – прекращения остывания в норе и началу нагревания на поверхности почвы под лучами солнца. Хотелось понять термальную причину, по которой змея покидает убежище. Эту работу не удалось закончить по техническим причинам, но она годится для иллюстрации смысла предлагаемой методологии термобиологических исследований.

В лаборатории полевого стационара на протяжении 2 месяцев выполнен 21 опыт над 8 животным с длиной тела от 11 до 62 см. С момента питания животных проходило разное время; в 7 случаях животные питались несколько дней назад (1, 5, 7, 8, 11), в 14 опытах – более 14 дней назад.

Опыты проходили в камере размером 60\*30\*40 см с клеенчатым полом с нанесенными линиями измерительной сантиметровой шкалы. У одной из меньших стенок помещали термометр для оценки температуры пола (в разных опытах от 15 до 27 °C). Эту температуру принимали равной температуре тела змеи. У противоположной стенки был смонтирован «излучатель» – закопченная жестяная банка с лампой накаливания внутри и закрытым ртутным термометром снаружи. В сеть электропитания лампы входил реостат, регулировка которого позволяла контролировать температуру излучателя. Во время опыта животное помещали в камеру и через час (когда животное успокаивалось) начинали постепенно повышать температуру излучателя примерно на 1–2 градуса в минуту. В тот момент, когда змея начинала двигаться к источнику излучения («положительный термотаксис»), фиксировали температуру пола (тела,  $T_t$ ), излучателя ( $T_i$ ) и расстояние ( $L$ ) ближайшей части тела змеи до излучателя. В соответствии с законами физики мощность теплового потока от источника составит:  $R = s \times (T_i^4 - T_t^4)$ , где  $s = 5,6687 \times 10^{-8}$  (Дж  $\times$  м<sup>-2</sup>  $\times$  с<sup>-1</sup>  $\times$  К<sup>-4</sup>) постоянная Стефана — Больцмана (Процессы..., 2015). На удалении от источника мощность будет падать пропорционально расстоянию. Приняв диаметр излучателя за 5 см, а сечение луча теплового излучения за 1 см<sup>2</sup>, несложно показать (из соотношения

подобных треугольников), что на расстоянии  $L$  от источника сечение теплового луча составит  $L/10$ , т. е. мощность теплового потока уменьшится в  $L/10$  раз. Очевидно, ситуация с переносом тепла сложнее, но на наших дистанциях (5–35 см) нужно было учесть только эффект уменьшения мощности излучения с расстоянием, а не рассчитать истинные ее значения. Исходя из этих пропорций по результатам опыта были рассчитаны показатели «тепловой чувствительности» обыкновенной гадюки (табл., рис.).

Таблица. Характеристики и результаты опыта по оценке «тепловой чувствительности» обыкновенной гадюки (juv – сеголетки, ad- – взрослые голодные, ad+ – взрослые сытые)

	n	Т тела		Т излучателя		Расстояние		Теплота (q, Дж / кВт.м.хс)			
		мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	M	Me
juv	4	15	25	38	63	5	28	0.09	0.29	0.16	0.14
ad-	10	19	27	28	50	10	35	0.01	0.11	0.05	0.05
ad+	7	14	26	22	48	5	26	0.00	0.14	0.04	0.01

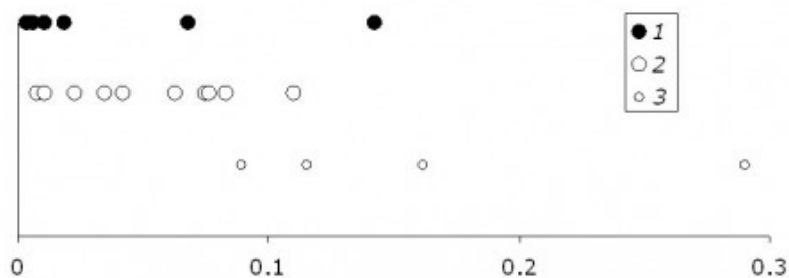


Рис. Изменчивость показателя «тепловая чувствительность» обыкновенной гадюки: 1 – взрослые сытые, 2 – взрослые голодные, 3 – сеголетки

Иллюстрации показывают, что для гадюк разных категорий условия опытов (диапазоны температур тела, излучателя и расстояний от источника) не различались. Тем не менее показатели «тепловой чувствительности» для гадюк с разным статусом отличаются. Самыми «инертными» оказались сеголетки ( $q_{juv} > q_{ad}$ ), самыми реактивными – недавно поевшие гадюки ( $q_{ad+} > q_{ad-}$ ), правда, о значимости различий пока говорить не приходится. Само отличие в реактивности говорит о том, что «штатный параметр» «желательной тепловой нагрузки» не остается постоянным, но меняется в зависимости от состояния животных. Кроме того, широкая изменчивость замеров указывает на необходимость существенного совершенствования методики как оценки тепловой нагрузки, так и оценки температуры тела животных.

Напоследок необходимо обсудить вопрос о значении тех новых материалов по термобиологии, которые могут быть получены в результате совместной работы, – не разрушит ли это знание имеющиеся авторские наработки? Конечно, без появления и разрешения противоречий не обойтись, ведь предлагаемая технология уже указывает на недостатки ранее использованных методик. Однако, на наш взгляд, никакого отказа от прежних наработок не произойдет. Температурные диапазоны форм активности животных, изучаемые В. А. Черлиным, получают фактические, а не статистические границы. Выявленные Н. А. Литвиновым отличия статистических термобиологических характеристик разнообразных групп животных получают более определенную факторную интерпретацию.

Для начала же следует провести хотя бы одно совместное наблюдение и прийти к согласию при его интерпретации.

## Библиография

Бачериов А. Н., Кузьминов В. Н., Ткаченко Т. В., Назарчук А. Г. Современные представления о системе терморегуляции [Modern views on the thermoregulatory system] // Вісник психіатрії та психофармакотерапії. 2006. № 1. С. 178–182.

Винер Н. Кибернетика. М.: Наука, 1983. 342 с.

Дробенков С. М. Терморегуляторное поведение гадюки обыкновенной (*Vipera berus* L.) в условиях Белоруссии [Thermoregulatory behavior of common viper (*Vipera berus* L.) in conditions of Belarus] / Деп. ред. журн. Известия АН БССР. Сер. биол. наук. Минск, 1990. 18 с. Деп. ВИНТИ 03. 01. 91. № 50-B91.

Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели) [Ecology of common viper (*Vipera berus* L.) in the North (facts and models)]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.

Коросов А. В., Сапунова О. В., Хилков Т. Н. Реакция обыкновенной гадюки на тепло [Reaction of common viper to heat] // Змеи Восточной Европы. Тольятти, 2003. С. 34.

Литвинов Н. А., Четанов Н. А. Непрерывная регистрация температуры тела обыкновенной гадюки летом [Continuous recording of body temperature of common viper in summer] // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16. № 5(1). С. 430–435.

Литвинов Н. А. К вопросу об оценке температуры тела рептилий, ее соотношении с внешней температурой и адаптивности размеров и окраски [On the estimation of body temperature of reptiles, its relation with outside temperature and adaptability of size and color] // Принципы экологии. 2015. Т. 4. № 1. С. 1.

Петерсдорф Р. Г., Рут Р. К. Глава 8. Нарушения терморегуляции [Chapter 8. Disturbance of thermoregulation] // Внутренние болезни / ред. Е. Браунвальд. М.: Медицина, 1993. 446 с.

Процессы переноса тепла [Heat transport processes] // Политех в сети. URL: <http://www.webpoliteh.ru/subj/fizika/100-lekciya-3-processy-perenosa-teploty.html> (дата обращения 5.03.2015)

Физиология человека [Animal physiology] / Под ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротько. 2-е изд., перераб. и доп. М., 2003. 656 с.

Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общая концепция [Thermal biology of reptiles. The general concept]. СПб.: Русско-балтийский информационный центр БЛИЦ, 2012. 362 с.

Черлин В. А. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования [Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation] // Принципы экологии. 2015. Т. 4. № 1. С. 1.

Четанов Н. А., Литвинов Н. А., Бакиев А. Г. Возможности применения показателей вариации в исследовании термобиологии рептилий [The possibility of using indicators of variations in thermal biology study of reptiles] // Поволж. экол. журн. 2009. № 3. С. 263–269.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. [Animal physiology. Adaptation and the environment.] М.: Мир, 1982. Т. 1–2. 800 с.

Saint-Girons H. Observations preliminaires sur la thermoregulation des Viperes d'Europe // Vie et Milieu. 1975. Vol. 25. Fasc. 1. Ser. C. P. 137.

Saint-Girons H. Thermoregulation comparee des viperes d'Europe. Etude biotelemetry // Terre et vie. 1978. 32. № 3. P. 417–440.

Spaendonk V. G., Damme V. R., Verheyen R. F. Thermal ecology of the adder (*Vipera berus* L. ) // Belg. J. Zool. 1990. Suppl. 120. № 1. P. 62–63.

## Благодарности

Автор признателен В. А. Черлину и Н. А. Литвинову за обсуждение рукописи.

## Is this a new word in thermal biology of reptiles?

**KOROSOV  
Andrey**

*Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru*

### References

- Bacherikov A. N. Kuz'minov V. N. Tkachenko T. V. Nazarchuk A. G. Modern views on the thermoregulatory system, *Visnik psihiatrii ta psihofarmakoterapii*. 2006. No. 1. P. 178–182.
- Viner N. *Kibernetika*. M.: Nauka, 1983. 342 p.
- Drobenkov S. M. Thermoregulatory behavior of common viper (*Vipera berus* L.) in conditions of Belarus, *Dep. red. zhurn. Izvestiya AN BSSR. Ser. biol. nauk*. Minsk, 1990. 18 p. Dep. VINITI 03. 01. 91. No. 50–V91.
- Korosov A. V. Ecology of common viper (*Vipera berus* L.) in the North (facts and models). Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 264 p.
- Korosov A. V. Sapunova O. V. Hilkov T. N. Reaction of common viper to heat, *Zmei Vostochnoy Evropy. Tol'yatti*, 2003. P. 34.
- Litvinov N. A. Chetanov N. A. Continuous recording of body temperature of common viper in summer, *Izvestiya Samarskogo NC RAN*. 2014. T. 16. No. 5(1). P. 430–435.
- Litvinov N. A. On the estimation of body temperature of reptiles, its relation with outside temperature and adaptability of size and color, *Principy ekologii*. 2015. T. 4. No. 1. P. 1.
- Petersdorf R. G. Rut R. K. Chapter 8. Disturbance of thermoregulation, *Vnutrennie bolezni*, red. E. Braunval'd. M.: Medicina, 1993. 446 p.
- Heat transport processes, Politeh v seti. URL: <http://www.webpoliteh.ru/subj/fizika/100-lekciya-3-processy-perenosa-teploty.html> (data obrascheniya 5.03.2015)
- Animal physiology, Pod red. V. M. Pokrovskogo, G. F. Korot'ko. 2-e izd., pererab. i dop. M., 2003. 656 p.
- Cherlin V. A. Thermal biology of reptiles. The general concept. SPb.: Russko-baltiyskiy informatsionnyy centr BLIC, 2012. 362 p.
- Cherlin V. A. Heat adaptations in reptiles and the mechanism of their formation, *Principy ekologii*. 2015. T. 4. No. 1. P. 1.
- Chetanov N. A. Litvinov N. A. Bakiev A. G. The possibility of using indicators of variations in thermal biology study of reptiles, *Povolzh. ekol. zhurn*. 2009. No. 3. P. 263–269.
- Niel'sen K. Animal physiology. Adaptation and the environment. M.: Mir, 1982. T. 1–2. 800 p.
- Saint-Girons H. Observations preliminaires sur la thermoregulation des Viperes d'Europe, *Vie et Milieu*. 1975. Vol. 25. Fasc. 1. Ser. C. P. 137.
- Saint-Girons H. Thermoregulation comparee des viperes d'Europe. Etude biotelemetry, *Terre et vie*. 1978. 32. No. 3. P. 417–440.
- Spaendonk V. G., Damme V. R., Verheyen R. F. Thermal ecology of the adder (*Vipera berus* L. ), *Belg. J. Zool*. 1990. Suppl. 120. No. 1. P. 62–63.





## MAMMALIA

**ЛИННИК**  
**Юрий Владимирович**

Петрозаводский государственный университет,  
[yulinnik@yandex.ru](mailto:yulinnik@yandex.ru)

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Получена: 23 января 2015 года

Опубликована: 10 февраля 2015 года

### 1. К истории термина

Териология – наука о млекопитающих.

Впервые термин задействован в предисловии к монументальному труду С. И. Огнёва «Звери восточной Европы и Северной Азии» (1928).

В России дважды выходили книги с названием «Териология».

Сошлемся на них:

1. Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н. Териология: Учебное пособие для государственных университетов СССР / Под ред. А. Н. Формозова. М.: Высшая школа, 1963.

2. Териология: В 2 т. / Гл. ред. Н. Н. Воронцов; Тома подготовили к печати Л. Д. Колосова и И. В. Лукьянова. Новосибирск: Наука, 1972–1974.

Эрнест Викторович Ивантер предпринял третью попытку (Ивантер, 2014).

Книга выдающегося карельского биолога написана на одном дыхании. А ведь это фолиант в 700 с лишним страниц! Текст оставляет впечатление органической цельности.

Сие нетривиально.

Обычно учебники – продукт компиляции.

Здесь – другое: огромный материал не просто осмыслен, а как бы пережит – прочувствован лично.

Пропущен через душу!

Нам передается не только информация, но еще и увлеченность предметом – любовь к нему.

Читая книгу, я ощущал себя поднявшимся на некий бельведер: сколь прекрасный вид открывается отсюда на мир зверей!

Мастерски найдена точка зрения: она обеспечивает и полноту панорамного охвата, и возможность углубиться в детали.

У книги своя поэтика.

Аналога ей не нахожу.

Благодаря Э. В. Ивантеру я как-то жизненное, острее ощутил все преимущества своей принадлежности к славному классу *Mammalia*.

Изумительный класс!

Престижно быть его членом.

Незабвенно есенинское:

*И зверьё, как братьев наших меньших,*

*Никогда не бил по голове.*

Обширно наше братство.

Ошеломляет его разнообразие.

И восхищает его единство!

Диалектическое сопряжение этих аспектов нам дает понятие гомологии. Ощутил его семантическую мощь – и почти поэтическое очарование – еще в ранние годы.

Мои руки – ласты дельфина – крылья летучей мыши: неужели это вариации на одну тему?

Гомологии эстетически значимы.

Порой в их неожиданности есть что-то от резкого парадокса, сминающего привычные схемы: поначалу отвергаешь с порога – а потом принимаешь, расширив сознание.

Читаем у Э. В. Ивантера: «Самыми характерными кожными железами млекопитающих являются *молочные железы*, представляющие собой видоизменение трубчатых потовых желез» (Ивантер, 2014; с. 97).

Звучит буднично.

Но на поверку заключает в себе великую поэзию.

Что зиждательней и живоносней этой ключевой для нас гомологии?

*Грудь – сися – вымя*: к мириадам сосков припадают мириады моих меньших братьев и сестер.

Вчера на выходе – *пот*, сегодня – *млеко*.

Перед нами одна из самых удивительных *метаморфоз*.

Воистину судьбоносное *видоизменение*!

У *Monotremata* оно только намечено – дитеныши утконосов и ехидн слизывают чудесную жидкость прямо с материнской шерсти: в нее бесхитростно и непосредственно открываются протоки молочных желез.

А что мы видим у *Primates*?

Владимир Луговской живописует перси любимой в небывалой пейзажной перспективе:

*Смуглые груди твои,  
как холмы  
над обнажённой рекой.*

Главное у Николая Клюева – ошупь: его волнует налитость титек – их тугость:

*Ах, у Меланьи груди!  
Брыкастые, как олениа.*

Эдуард Багрицкий переводит Артюра Рембо:

*Выйдет Красная Дева с грудями, как львы,  
Укрепляя для битвы свои кулачища!*

Поражает витальная мощь, заключенная в этой метафоре.

Творец отпустил женщине одну пару сосков.

У тенрека обыкновенного (*Tenrec ecaudatus*) таковых может быть аж двадцать две.

Искусство смело корректирует природу.

Вспомним Артемиду Эфесскую.

Многогрудая богиня!

В ней – умножение бытия.

В ее образе воспевается неизбывность плодородия.

Плывя по Млечному Пути, вспомним Геру: как упруго и звонко ее молоко брызнуло в космос!

У *Mammalia* дивная харизма.

## **2. Почти энтелехия**

Именно почти!

Не хочу выходить за рамки парадигмы – и вооружаюсь бритвой Оккама: отсекаю все метафизическое – стараюсь остаться в русле позитивизма.

Но тесновато внутри него.

Дискомфортно.

Хочу дознаться: как я выбился в люди?

Как стал человеком?

Все-таки есть в этом что-то чудесное.

Некорректно выразился?

Не обойтись без этого.

Как ни крути, ни верти, а было в нашей эволюции благоприятствование – так и тянет сказать: рука водящая.

Но тут вовремя появляется Э. В. Ивантер – и останавливает меня на самой кромке: еще чуть-чуть – и сполз бы в телеологию.

Мудрую книгу написал наш автор.

Известные факты он дает в таком развороте, что сразу открывается их философская глубина – тянет сделать из них далеко идущие выводы. Речь идет о первом этапе эволюции млекопитающих – во временном интервале от позднего триаса до конца раннего мела (216.5–99.6 млн лет назад).



Наши предки уже занимают эконошу, которая нигде – это ли не провиденциально? – не перекрывается с эконошей динозавров.

Будто две группы обитают в разных измерениях.

Взаимодействие между ними равно нулю.

Ни стычек, ни конкуренции.

Э. В. Ивантер пишет о млекопитающих: «Они, как мицелий, пронизывали структуру сообществ наземных позвоночных, не вступая в прямые конкурентные отношения с ее основными представителями, динозаврами» (с. 58).

Сколько точный образ!

Старое пронизывается новым – причем исподволь, не на виду.

Охотиться на эту мелюзгу динозаврам нет нужды.

И вот еще преимущество: благодаря теплокровности млекопитающие сохраняют активность в ночное время.

Как это смотрится в ретроспективе?

Как своего рода коридор, открытый для *Mammalia*.

Если не ортогенез, то нечто подобное: эволюционный путь и спрямлен, и оптимизирован. Более ста миллионов лет отпущено на развитие и закрепление позитивных обретений.

Создается ощущение: млекопитающие получили долгосрочную гарантию бескризисного существования – будто развивались под бережным прикрытием.

Никто не мешал – не теснил – не отвлекал.

Внутренние импульсы доминировали над внешними факторами.

Эндо-превалировало над экто-.

Идеальные условия для самосовершенствования!

Взятый тогда разгон мощно сработает в кайнозое.

Динозавры освободили жизненное пространство – и млекопитающие тут же заполнили все пустоты. Как стремительно увеличиваются их размеры! Невольно подумаешь: природа задействовала резерв, подготовленный ею загодя, – причем с величайшим тщанием.

Класс как бы проявился – начал раскрывать свои задатки – вышел на первый план.

Таксономическое разнообразие растет по экспоненте.

Много избыточного!

Не все преобразования адаптивны.

Однако творческий взрыв этой поры отдастся в появлении гоминид – предопределит саму их возможность.

Как тут обойтись без понятия прогресса?

Претерпев сонмы ароморфозов, ивантеровский мицелий вышел наружу – и вновь сформировал облик биосферы.

Это было своеобычное потворство в филогенезе.

Но и онтогенез у линии приматов, приведший к *Homo sapiens*, оказался в особых условиях.

Сейчас мы себе позволим системно сблизить очень разные явления. Мицелий в метафоре Э. В. Ивантера – это что-то почти утробное: Гея вынашивает млекопитающих потаенно – не выказывает, что чревата ими. Однако и в реальных утробах происходит нечто весьма необычное.

Э. В. Ивантер пишет: «На эмбриональной стадии головной мозг и центральная нервная система плацентарных пребывают в функциональной паузе» (с. 56).

И далее: «Отсутствие прямой связи между структурой центральной нервной системы и развитием эмбриона снимает запреты на преобразование первой из них» (с. 56).

Оказывается, что ЦНС у *Mammalia* находилась какое-то время под своего рода опекой – в пренатальном состоянии не несла никакой нагрузки.

Как сейчас не сосредоточиться на внутренних подвижках?

Их польза выявится в будущем.

Пока это автономный процесс.

Прямых приспособительных задач – на потребу дня – эволюция тут не решает.

Смысл происходящего будет раскрыт и понят разумным наблюдателем еще очень не скоро. Не он ли и есть энтелехия?

Рискованный термин!

Извините.

Но так повелось: природу, будто и впрямь выбравшую человека в качестве своей цели, хочется

вочеловечивать. Неудержимо тянет сказать: словно в пленку, она завернула наш медленно зреющий мозг в плаценту – и этим предуготовила рождение будущих Платонов и Невтонов.

Многое в эволюции нашего вида кажется рассчитанным наперед.

Зачем ранним синапсидам потребовался монолитный череп? У диапсида он обладал кинетизмом – но здесь его части получили фиксацию. Задним числом понимаешь: вместилище для крупного мозга не может быть иным – как если бы тара для мыслящего вещества проектировалась в расчете на грядущие времена.

Дивная шея Нефертити!

Удлинение этой части нашего тела тоже обретено «на пути маммализации» (с. 33).

Вот вы цыкнули на ребенка: – *Не верти головой!*

Пусть вертит.

Это новоявленное качество, обеспечившее широту обзора, содействовало развитию анализаторов.

Э. В. Ивантер пишет: «В свою очередь увеличение поступающей информации было адаптацией и необходимым условием развития центральной нервной системы» (с. 33).

А наша теплокровность?

Подогретые изнутри, терапсиды резко усилили метаболизм – жизнь поднялась на новую ступень активности.

Это был великий ароморфоз.

Гомойотермия имела далеко идущие последствия.

Оглядываясь назад, мы удивляемся: как неожиданно – и вместе с тем словно предзаданно – одно эволюционное завоевание инициирует появление и утверждение другого.

Вот простой пример.

Мокрый, горячий нос собаки: для нюха необходима гомойотермия – дистанционные рецепторы благодаря ей смогли достигнуть фантастической чуткости.

Тепло требуется и для кишечной флоры – в симбиозе с ней эффективнее усваивается растительный корм.

Хорошо, что Эрос повысил температуру чувств – это ярко отозвалось и в природе, и в культуре.

Вы горячо любите друг друга?

Познали пламенную страсть?

У вас пылкое сердце?

Гомойотермия внесла в отношения полов небывалый накал.

### **3. Аналогии**

Динамика численности животных – их территориальное поведение – миграции и кочевки: эта проблематика совсем недавно вошла в круг интересов териологии.

Наработок много.

Книга Э. В. Ивантера дает адекватное представление о достижениях в этой сфере. Заметим: именно здесь мы постоянно испытываем искушение проводить параллели между собой и животными – охотно фиксируем сходства, созвучья, унисоны.

Марксизм категорически отвергал подобные сближения.

Понятно, что разум отделил и отдалил нас от животных – но можно ли порвать все нити преемственности?

Многие соотнесения правомерны.

И не только морфологические или физиологические, но и биопсихологические, этологические, социальные.

Лобовые отождествления вульгарны.

Тем не менее иногда полезно спроецировать некоторые выводы териологии на человеческий социум.

В этом есть эвристическая ценность.

Вспомним знаменитую модель Лотки – Вольтерры, описывающую систему «хищник – жертва».

Красивая симметрия!

Как если бы в экосистемах работал гармонический осциллятор: все понятно – все предвычислимо – все экстраполябельно.

Да, это классика.

Но Э. В. Ивантер показывает, что почет и пиетет совместимы с критицизмом.

Чему нас учили?

Тому, что хищники всегда первенствуют и доминируют – жертве отводилась второстепенная роль.

Что ни говори, а глухой отзвук социал-дарвинизма – вполне достойного, исторически оправданного учения – тут есть.

Богатые – и бедные.

Угнетатели – и угнетенные.

Эксплуататоры – и эксплуатируемые.

Сегодня эти клише, с присущей им однозначностью и линейностью, сильно релятивизированы. А в некоторых случаях просто отброшены.

Нечто подобное мы видим и в териологии.

Модель Лотки – Вольтерры в старых учебниках иллюстрировалась известным канадским примером: данные за сто лет по заготовке пушны хорошо укладывались в уравнения, которые описывали сопряженные колебания численности двух видов – рыси (хищник) и зайца-беляка (жертва).

Но это поначалу.

Как утверждает Э. В. Ивантер, сейчас этот пример сброшен с пьедестала – углубленный современный анализ показал, что картина является гораздо более сложной.

Цитируем автора: «Очевидно, что именно обилие жертвы определяет численность хищника, а не наоборот, и что в нормальных условиях хищник не может вызвать крах популяции жертвы» (с. 669).

И еще: «В целом хотя многие авторы и склонны считать хищничество важным фактором в динамике количества жертв, однако в действительности его роль сводится либо к купированию пика численности, либо к задержке фазы ее роста» (с. 670).

Но это совсем другое дело!

У страха глаза велики – ан страх накрученный.

Свежий подход импонирует эстетическому чувству природы.

Приведем строфу Н. А. Заболоцкого:

*Жук ел траву, жука клевала птица,*

*Хорёк пил мозг из птичьей головы,*

*И страхом перекошенные лица*

*Ночных существ смотрели из травы.*

Краски сгущались.

А как же чувство меры?

Гипертрофия, преувеличение!

Понятно: от *struggle for life* никуда не уйти.

Однако теперь картина биоценоза смотрится все-таки мягче.

Так и на ниве социологии: теория классовой борьбы – в ее шизоидной советской редакции – развеялась, как зловещий мираж.

Еще один соблазн: примерить к социуму гипотезу *стресс-регуляции* – позаимствовать у природы опыт, накопленный ею в ситуациях перенаселенности.

Что мы наблюдаем в этом случае?

Животные мучительно переживают отсутствие пространственной свободы.

Как не вспомнить про наши нервные срывы, возникающие на этой почве?

Констатируем: «...массовое, похожее на беспричинную истерию, беспокойство и потеря осторожности у мигрирующих спрингбоков, карибу, леммингов, белок и других животных могут быть связаны с расстройством гормонального баланса в результате перенаселенности или недостатка пищи (или же того и другого вместе)» (с. 303).

Не так ли завтра будет выглядеть ойкумена?

Возрастает и жажда крови: «Стресс, обусловленный высокой плотностью населения, может проявляться в том числе и в возрастании агрессивности особей, борющихся за сохранение участков обитания» (с. 471).

Природа находит удачные решения для снятия стрессовых ситуаций. Наши механизмы лучше?

Сомневаюсь.

Большую пользу социолог мог бы извлечь из так называемой *гипотезы отбора генетически детерминированных стереотипов поведения*.

Ее еще называют по имени автора *гипотезой Читти*.

Речь идет о пересменке двух поведенческих программ.

Вот как они чередуются.

При низкой плотности населения популяцию выводят из пике особи, которых можно назвать – с подачи Л. Н. Гумилёва – *пассионариями*: они подвижны, напористы, ухватисты.

Но вот оптимум численности достигнут – и теперь оказываются востребованными спокойные, уравновешенные особи. Так сказать, *консерваторы*.

Разве сходную последовательность мы не наблюдаем в собственных исторических циклах?

Только издержек и потерь у нас неизмеримо больше.

Популяционный контроль, безупречно действующий в природе, у человека ослаблен. Поэтому случается такое: стабильное и процветающее общество подрывают всякого рода эксцентрики и фанатики – нет механизмов, способных заблаговременно нейтрализовать их.

А как же законы?

Службы безопасности?

Все это может быть сметено в один миг.

Ненадежность!

Конечно, и природа знает потрясения – но ее иммунитет против рисков сильнее: если и поддержит какой-то отход от нормы, то после тщательных проверок и примерок.

А у нас?

Порочные мутанты духа – именно бестии, именно изверги – беспрепятственно выкосили в России миллионы жизней.

Где здоровая реакция отторжения?

Перестала работать!

*Гипотеза Читты* представляется нам последней соломинкой для тех, кто живет в деградирующих – идущих на дно – государствах.

Ау, пассионарный харизматик!

Ау, спаситель!

Взывания оскорбленных и униженных безответны.

Генофонд опустошен – регресс неизбежен.

Впереди – Лета.

Э. В. Ивантер увлеченно рассказывает о территориальном поведении животных.

Рисунки 105–119 в книге – уникальные карты: на них показаны границы участков, намеченные разными животными.

Понятно, что тут нет ни межевых столбов, ни контрольных полос – но есть их действенные аналоги: запаховые, звуковые.

Мы говорим: рубежи священы.

Корни этого убеждения – в природе. В генах!

Почему стесняемся этого?

Почему категорически противопоставляем биологическое и социальное?

Э. В. Ивантер пишет о территориальных конфликтах у животных: «...победителем в подавляющем большинстве случаев оказывается особь, на участке которой произошло столкновение» (с. 326).

Это должно найти отклик в нашем нравственном сознании.

У правоты глубинный – природой заложенный – фундамент.

Чувство справедливости выпестовано эволюцией.

Разве это не обнадеживает?

Наши обряды – ритуалы – мистерии: в них реализуются архетипы, впервые получившие воплощение задолго до появления человека.

Брачные игры животных!

Рыцарские турниры – их продолжение.

Рога парнокопытных – вовсе не орудия брани. Назначение их – служение Эросу: великой силе продолжения жизни.

Увлекательно рассказывает Э. В. Ивантер о лосиных рогах: «Ни одному "здравомыслящему" лосю не придет в голову отбиваться от волков рогами. Здесь он будет наносить удары с помощью своего главного боевого оружия – мощных, вооруженных заостренными копытами ног. Точно так же, вступая в схватку с соперником, он не будет использовать ноги, а только рога, и все потому, что нанести с их помощью серьезный ущерб своему собрату по честному турниру за самку его разветвленными, торчащими в стороны, ветвистыми рогами вряд ли возможно» (с. 380).

Разумно и благородно!

Рога – не для кровопролития, а скорее для привлекательности.

Над чистой функциональностью – поверг прямой и голой выгоды – уже зажегся ценностный ореол.

Орган становится еще и *знаком*.

Наши этика и эстетика возникают не на пустом месте.

Аристотель называл человека *общественным животным*.

Но можно ли в этом признаке видеть наше главное отличие от *братьев меньших*?

Ни в коей мере.

Живая природа разработала множество моделей социальности. По ряду критериев некоторые из них не уступают человеческим достижениям. А порой и превосходят!

Солидарность – взаимопомощь – жертвенность: все это ведомо животным.

А как тонко у них организован институт лидерства!

Это очень ответственно: встать во главе сообщества – обеспечить его процветание – дать ему защиту.

Вот где естественный отбор выявляет свою абсолютную неподкупность! Действует он безошибочно. На вершину социальной лестницы может подняться только достойный.

Э. В. Ивантер показывает: в стаях, стадах, прайдах выдвигаются *«настоящие вожаки»* (с. 335).

Только *настоящие*!

Вероятно, умение выделить и поддержать их было закреплено генетически – ошибка могла обернуться катастрофой. Нет сомнений, что бесценное качество хорошо проявлялось у наших пращуров – попробуем представить это на фоне палеолита: вожди племен превращают стада в общины – обуздывая энтропию, создают разумный порядок. Это были продвинутые люди – проходимцы тогда не имели шансов.

Программы, работавшие на выбор наилучшего лидера: что с ними произошло потом?

Они вовсе утрачены?

Или ушли в рецессив?

Подчас мы содействуем продвижению заведомо ущербных особей. Конечно, это обнаруживается с роковым опозданием. Свою слепоту мы осознаем, сполна вкусив горький опыт.

Биологическое *apriori*!

Этого не хватает моим современникам, зачастую приводящим к власти по сути своих антагонистов – тиранов, корыстолюбцев, жуликов.

Не есть ли это скрытая форма танатофилии?

Быть может, именно таким способом природа хочет нас элиминировать как вид – мы стали серьезной угрозой существования жизни на Земле.

#### **4. Полевки**

Эрнест Викторович – мужчина видный.

Когда он возится со всякой мелочью вроде бурозубок или полевок, то возникает ощущение несоразмерности – на детскую забаву похоже.

Неужели нет более серьезного предмета для исследования?

Кто-то улыбнется по-доброму – кто-то съехидничает.

Карельский Паганель!

Над натуралистами подтрунивали во все времена. Они казались чудаковатыми – занятия их вызвали иронию.

Но оставим предубеждения.

Мелкие млекопитающие – благодарный материал для науки: в короткие сроки удастся получить результаты, которые – будь объектом крупные животные – потребовали бы усилий не одного поколения ученых.

Это обсудим отдельно.

Пока подчеркнем: понятием *«мелкие млекопитающие»* Э. В. Ивантер охватывает очень разные таксоны – к примеру, бурозубок и полевок. Дабы развести эти группы, скажем популярно: первые родственны ежам, вторые – белкам.

Ученый признает: *«...их совместное рассмотрение – это, конечно же, определенная натяжка»* (с. 447).

Однако таковое оправдано хотя бы по двум причинам:

1) у животных маленькие размеры;

2) они имеют короткий репродуктивный цикл.

Последний момент крайне важен для генетических исследований.

Сосредоточимся далее исключительно на полевках.

Они этого заслуживают.

Генетикам – дрозифилы; териологам – полевки: быстрая смена поколений создает идеальные условия для накопления статистики – и выявления закономерностей в массиве материала.

Вот цепочка фактов:

- полевка может забеременеть на 13-й день рождения;
- вынашивание потомства укладывается в 16–24 дня;
- число выводков – в зависимости от места обитания – иногда доходит до 10;
- в помете обычно 5 – случается, что и 15! – детенышей.

Умножение жизни поставлено на надежный конвейер!

Одно печально: срок жизни у полевок 4–5.5 месяца.

Аж слеза навертывается.

Почти эфемериды!

Однако ученым они успевают выдать богатейшую информацию.

Продолжим вочеловечивать природу.

Вот цитата из Э. В. Ивантера, которая вызывает у нас восторг: в популяции обыкновенных полевок «возникает "переложная" система использования территории» (с. 321).

Упрекнуть автора в антропоморфизме?

Или социоморфизме?

Нам кажется, что эти понятия нуждаются в уточнении – и хотя бы в частичной реабилитации: системные параллели между человеком и животными – в плане, так сказать, хозяйствования на земле, отношения к ней – вполне законны.

Человек начинает именно с *переложного землепользования*: исчерпав ресурсы данного участка, надолго оставляет его в расчете на самовосстановление – и перемещается на новое место.

Полевки внесли существенный вклад в эволюцию педосферы. Подумать только: при максимуме численности на 1 га можно насчитать до 35 000 нор этих зверьков.

Чем не дренаж?

Почва перелопачивается – перепластовывается – переструктурируется.

Без преувеличения: эта деятельность маленьких зверьков имеет планетарный масштаб.

Э. В. Ивантер говорит о двух важнейших событиях, приходящихся на поздний кайнозой, – они повернули эволюцию биоценозов в совершенно новых направлениях.

Первый из них – появление полевок.

Могли бы луговые степи возникнуть без их участия?

Второе событие – «возможно, связанное с первым» (!!!) – появление человека (с. 81).

Вам эти корреляции кажутся фантастическими?

Однако вот какие причинно-следственные зависимости высвечиваются на этом отрезке эволюции:

- 1) луговые степи создают простор для копытных;
- 2) наши пращуры обретают навыки облавной охоты;
- 3) биоресурсы древнего человека чудодейственно расширяются.

Полевка – и человек: конечно, связь между ними – неявная, опосредованная.

Но это воистину судьбоносная связь.

Выявление таких соотношений – задача истинной науки.

Э. В. Ивантер достойно представляет ее.

Выступаю с инициативой: установить в здании эколого-биологического факультета ПетрГУ памятник полевке – наискромнейший зверек заслуживает благодарного и уважительного отношения к себе.

Э. В. Ивантер помог нам это осознать.

Полевка – отправная точка: вместе с автором читатель проделает большой путь – заглянет во все уголки огромного мира, именуемого *Mammalia*.

## Библиография

Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н. Териология: Учебное пособие для государственных университетов СССР / Под ред. А. Н. Формозова. М.: Высшая школа, 1963. 396 с.

Ивантер Э. В. Териология. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 704 с.

Териология: В 2 т. / Гл. ред. Н. Н. Воронцов; Тома подготовили к печати Л. Д. Колосова и И. В. Лукьянова. Новосибирск: Наука, 1972–1974. Т. 1. 520 с. Т. 2. 408 с.



## **MAMMALIA**

**LINNIK**  
**Yury**

*PetrSU, yulinnik@yandex.ru*

### **References**





## Проблемы популяционной экологии

**ГОРБАЧ**

**Вячеслав Васильевич**

*Петрозаводский государственный университет,  
gorbach@psu.karelia.ru*

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Получена: 21 апреля 2015 года

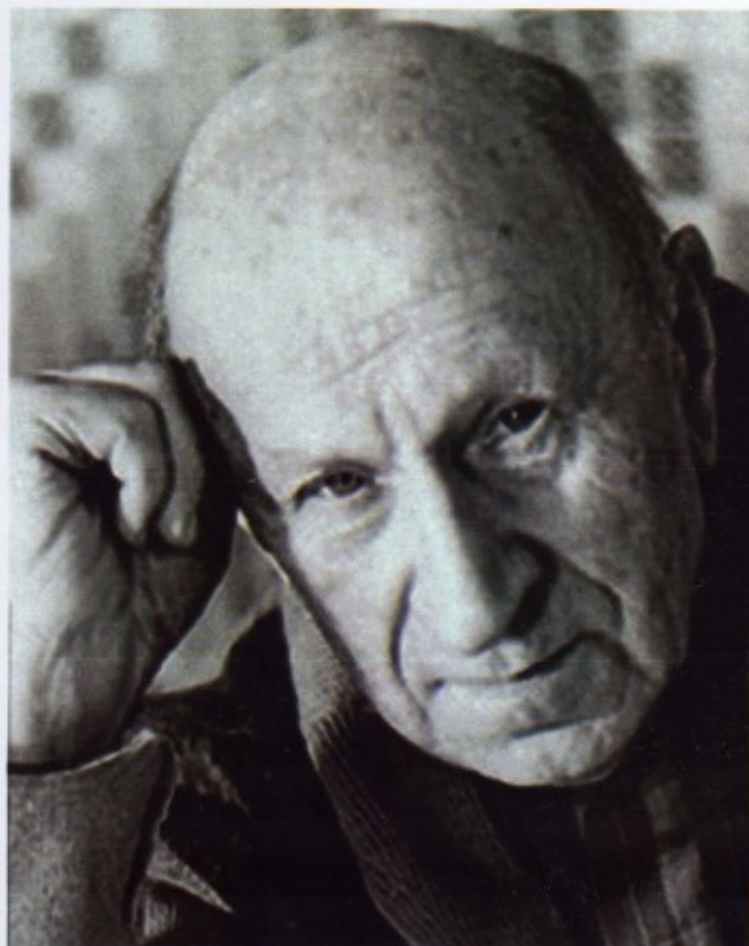
Опубликована: 23 апреля 2015 года

7–10 апреля 2015 года в Институте экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти) состоялись шестые Любимцевские чтения «Теоретические проблемы экологии и эволюции». Это международное научное мероприятие было посвящено 125-летию со дня рождения выдающегося биолога, ученого-энциклопедиста, профессора Александра Александровича Любимцева (5 апреля 1890, Санкт-Петербург – 31 августа 1972, Тольятти). По числу участников и широте географического охвата оно стало наиболее представительным за всю свою 25-летнюю историю. Большинство представленных докладов было посвящено проблемам экологии популяций. Порадовала неформальная, дружественная атмосфера, которую удалось создать организаторам. Очень понравились общий конструктивный настрой участников, искреннее желание помочь коллегам найти оптимальные пути решения возникающих научных задач. Не могу не отметить, что по полезности и целостности восприятия это было лучшее мероприятие из тех, в которых приходилось участвовать. Обычная ситуация, когда специализация участников экологических форумов «разрывает» общее поле на секции по интересам, например ботаническим, ихтиологическим, энтомологическим и т. д. Здесь этого не произошло, не раз возникало ощущение, что все мы, обсуждая разные явления и результаты, полученные на очень непохожих объектах, говорили на одном языке, понимая общую методологию исследований. Свидетельство этому – точность вопросов и уместность комментариев.

Материальным итогом чтений стал сборник, включивший в себя более 80 статей специалистов из России, Белоруссии, Грузии и США (Теоретические проблемы..., 2015). Традиционно материалы докладов предваряются неопубликованными работами самого А. А. Любимцева, историческими очерками и воспоминаниями современников. В этом году опубликованы его переписка с видным эмбриологом, чл.-корр. АМН СССР П. Г. Светловым за 1966–1972 гг. и интереснейшая статья А. Г. Бакиева о работе А. А. Любимцева в Самаре. Хочется отметить большое разнообразие популяционных исследований, проводимых сегодня в России. Радует, что несмотря на многочисленные перипетии последних десятилетий у нас сохранился достойный уровень на многих направлениях. Эта та основа, творчески развивая которую можно достаточно быстро вернуть утраченные позиции, а в чем-то превзойти современный мировой уровень.

# ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ



VI ЛЮБИЩЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ  

---

2015

ТОЛЬЯТТИ

Теоретические проблемы экологии и эволюции: Материалы VI Любичевских чтений с общей темой «Проблемы популяционной экологии» (7–10 апреля 2015 г., Тольятти, Россия) [Theoretical Problems of Ecology and Evolution: Writings of the VIth Lyubischevskih readings under the common theme «Problems of population ecology» (April 7–10, 2015 Togliatti, Russia)] / Под ред. Г. С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2015. 363 с.

## **Problems of population ecology**

**GORBACH  
Vyacheslav**

*Petrozavodsk State University, gorbach@psu.karelia.ru*

### **References**