



**Издатель**

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

Научный электронный журнал

**ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ**

<http://ecopri.ru>

**№ 2 (56). Июнь, 2025**

**Главный редактор**

А. В. Коросов

**Редакционный совет**

В. Н. Большаков  
А. В. Воронин  
Э. В. Ивантер  
Н. Н. Немова  
Г. С. Розенберг  
А. Ф. Титов  
Г. С. Антипина  
В. В. Вапиров  
А. М. Макаров

**Редакционная коллегия**

Т. О. Волкова  
Е. П. Иешко  
В. А. Илюха  
Н. М. Калинкина  
J. P. Kurhinen  
А. Ю. Мейгал  
J. B. Jakovlev  
В. Krasnov  
А. Gugotek  
В. Н. Якимов

**Службы поддержки**

А. Г. Марахтанов  
Е. В. Голубев  
С. Л. Смирнова  
Н. Д. Чернышева  
М. Л. Киреева

**ISSN 2304-6465**

**Адрес редакции**

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

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

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»



УДК 568.16:568.19:568.2:569:575.8:598.1:612.55

# ФЕНОМЕН ПСИЛОТЕРМИИ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В БИОЛОГИИ ПОЗВОНОЧ- НЫХ ЖИВОТНЫХ

**ЧЕРЛИН**

Владимир Александрович

*доктор биологических наук, Дагестанский государственный университет, Ул. М. Гаджиева, д. 43-а. Республика Дагестан, г. Махачкала, 367000, cherlin51@mail.ru*

**Ключевые слова:**  
термобиологический  
статус позвоночных  
животных  
хамилотермия  
псилотермия

**Аннотация:** Анализ конкретных данных по температурам тела, принципам организации термобиологических статусов в разных группах позвоночных животных дал возможность выявить и описать базовое свойство позвоночных, ставшее организующей силой их биологии, начиная с рептилий. Это псилотермия – терморегуляционная реакция, направляющая животных повышать температуру тела (обычно выше 28–30°); также это тип термобиологического статуса, при котором животные постоянно или часть времени в сутках поднимают и удерживают температуру тела выше 28–30° посредством тепла, поступающего или извне организма («относительная» эктотермия, брадиметаболическая псилотермия, «потенциальная теплокровность» современных рептилий), или изнутри – эндогенным термогенезом (мезометаболическая и тахиметаболическая псилотермия, т. е. разные степени проявления эндотермии у многих вымерших групп рептилий – архозавроморфов, архозавров, динозавров, развитых териодонтов, а также у птиц и млекопитающих). Альтернативой псилотермии и исходным состоянием является хамилотермия – тип термобиологического статуса, при котором у животных не проявляется реакция псилотермии, в результате чего они имеют температуру тела, мало отличающуюся от температур внешней среды, чаще всего ниже 28–30°; таковы рыбы и амфибии. Описанный нами механизм псилотермии является важнейшим, базовым, фундаментальным свойством высших позвоночных животных.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 02 марта 2025 года

**Подписана к печати:** 13 мая 2025 года

## Введение

Ученые в разные времена делили животных на группы по отношению к температуре.

Холоднокровные – теплокровные, т. е. животные, которые «на ощупь» холодные или теплые. Первым, отметившим это обстоятельство, был, конечно, Аристотель (IV век до н. э.; но на русском языке результаты его биологических исследований были опубликованы только в первой половине XX в. – Аристотель, 1937). А уже в середине XIX в. замечательный немецкий анатом, физиолог и биолог Карл Бергман опубликовал работу,

в которой отметил способность одних животных поддерживать постоянную высокую температуру тела, которая выше температур окружающей среды, а другие животные на это не способны (Bergmann, 1848). В этой работе он впервые применил термины «теплокровные» и «холоднокровные». Эти термины также использовал австрийский медик и анатом Франц Сетбер (Soetbeer, 1898). Затем, уже в начале XX в., финский медик и физиолог Роберт Тигерстедт, изучая теплообразование у разных животных, также применял термины «теплокровные» и «холоднокровные» (Tigerstedt, 1910). Такой же тер-

минологией пользовался и замечательный, но забытый советский биолог Александр Владимирович Рюмин в своем подробном исследовании термобиологии позвоночных животных разных групп (Рюмин, 1939, 1940). В дальнейшем эти термины использовались в научной литературе очень широко (Glossary..., 2003 и др.).

Пойкилотермные – гомойотермные, т. е. животные с переменной или относительно постоянной температурой тела. Впервые эту пару терминов использовал Карл Бергман (Bergmann, 1848), а за ним и другие исследователи (Soetbeer, 1898; Tigerstedt, 1910; Bligh, Johnson, 1973 и др.). Эти термины и поныне широко используются (Glossary..., 2003 и др.).

Экзотермные – эндотермные, т. е. животные, которые получают тепло извне или производят его сами внутри организма за счет различных экзотермических реакций (Cowles, 1962). Термины применяются и сейчас (Glossary..., 2003 и др.).

Брадиметаболические – тахиметаболические, т. е. животные с низким или высоким уровнем метаболизма (Слоним, 1984).

Все эти термины по сути описывают разделение животных на две большие группы по отношению к температуре. Частично они могут быть применены соответственно к каждой из этих групп: с одной стороны – холоднокровные – пойкилотермные – экзотермные – брадиметаболические, с другой стороны – теплокровные – гомойотермные – эндотермные – тахиметаболические. Но каждая пара терминов описывает эти две группы лишь частично. Внутри каждой из этих двух больших групп (холоднокровные... и теплокровные...) характеристики указанных выше пар дополняют друг друга, создавая более полное представление о группах в целом.

Первые опубликованные сообщения о температуре тела холоднокровных (пойкилотермных...) животных относятся к концу XVII в., когда датский врач и натуралист Олигер Якобеус (Хольгер Якоби) писал, что у лягушек и ящериц температуры тела и окружающей воды практически не различаются (Jacobaeus, 1686). Затем, во второй четверти XVIII в., результаты своих исследований на эту же тему опубликовали французский естествоиспытатель, натуралист, энтомолог, физик и математик, впервые предложивший универсальный термометр и общую температурную шкалу, Рене Реомюр (Réaumur, 1736), изучавший насекомых, и шотланд-

ский врач Георг Мартин, изучавший возможности измерения температуры, в частности, на лягушках (Martine, 1740) и др.

В свете последних исследований становится очевидным, что в попытках систематизировать знания по этой проблеме исследователи до сих пор не учитывают важнейшие свойства животных, без осмысления которых описание и изучение этой сложнейшей проблемы становится неполным. Каждая из указанных выше пар понятий имеет в основе то или иное свойство: холодное или теплое тело, изменчивая или постоянная температура тела, поступление теплоты из внешних или внутренних источников, низкие или высокие уровни метаболизма, т. е. разные интенсивности термогенеза. Однако анализ эволюции термоэнергетики у позвоночных животных показал, что у них есть более глубинные различия – свойства «хамилотермии» и «псилотермии», описания которых приводятся ниже (впервые эти термины были применены нами – Черлин, 2021). А все пары терминов, указанные выше, являются в той или иной степени сопутствующими свойствами или их следствиями.

## Аналитический обзор

### Термоэнергетика

По современным представлениям, температура является одним из важнейших факторов, влияющих практически на все процессы в организме животных. При этом температура неразрывно связана с еще одним очень важным фактором – метаболизмом (Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910 и др.). Процессы энергетического обмена являются ключевыми в понимании того, в каком направлении, как и почему животные с тем или иным анатомическим и физиологическим комплексом признаков формируют адаптивные взаимоотношения с внешней средой. При этом все обменные процессы самым непосредственным, жестким и прямым образом связаны с температурой. По сути, нам придется учитывать, рассматривать и изучать единый функциональный блок – «температура – метаболизм». Именно он и может быть назван термоэнергетикой. Может быть, более благозвучно было бы название «термометаболизм», но по крайней мере в англоязычной литературе оно уже преокупировано – им обозначаются физиологические, метаболические процессы, связанные с термогенезом (например, «thermometaabolism» в работе Legendre, Davesne, 2020 и др.). Поэтому наиболее приемлемый, на наш взгляд, ва-

риант обозначения безусловно целостного физиологического комплекса, связывающего температурные и энергетические процессы и реакции, – это «термоэнергетика» (thermoenergetics).

Таким образом, можно обоснованно говорить о том, что реально существует определенный комплекс научных проблем, который в целом касается отношений биологии позвоночных животных с температурным фактором. Огромный массив научных данных, касающийся всех уровней организации живых систем (от биофизики и биохимии до физиологии и экологии), говорит об объективности этого комплекса (Van 't Hoff, 1884; Vernon, 1897; Arrhenius, 1889; Tigerstedt, 1910; Рюмин, 1939, 1940; Вильсон, 1952; Слоним, 1971; Шмидт-Нильсен, 1982; Рубин, 1987; Березов, Коровкин, 1998; Биохимия, 2004; Черлин, 2014 и др.).

### Псилотермия и хамилотермия

Именно на уровне развития рептилий впервые четко проявилось важнейшее свойство, которое характерно только для высших позвоночных животных, – псилотермия.

**Псилотермия (psilothermia)** (греч. ψηλός – высокий, θερμη – тепло). 1. Терморегуляционная реакция, направляющая животных на периодическое или постоянное повышение температуры тела (чаще всего более 28–30° и до примерно 45° в зависимости от видов). 2. Тип термобиологического статуса, при котором животные постоянно или часть времени в сутках поднимают и удерживают температуру тела (обычно выше 28–30°). Температура тела оказывается хотя бы на несколько градусов выше основного фона температур окружающей среды. Причем животные могут поднимать и удерживать температуру тела на высоком уровне разными способами: а) в основном за счет перераспределения в тепловом балансе тела идущих извне тепловых потоков благодаря поведенческим реакциям (эктотермия, экзотермия), или же б) в основном за счет изменения интенсивности термометаболизма (т. е. внутреннего сократительного или несократительного термогенеза) и теплоотдачи (эндотермия) (Черлин, 2014).

Важно здесь то, что и эктотермные рептилии, и эндотермные млекопитающие и птицы поднимают температуру своего тела выше 30° (то есть и те, и другие – псилотермы), только реализуют это разными способами. При этом сам феномен псилотермии явился естественным следствием и развитием принципа стабилизации высокой тем-

пературы тела в эволюции позвоночных животных (Рюмин, 1940; Черлин, 1990).

**Хамилотермия (hamilothermia)** (греч. χαμηλός – низкий, θερμη – тепло) – тип термобиологического статуса, при котором у животных нет терморегуляционной псилотермической реакции, т. е. которые имеют температуру тела, мало отличающуюся от температур внешней среды, чаще всего ниже 28–30°, и у них не проявляются реакции, направленные на ее регулярное повышение (Черлин, 2024). Правда, при изучении хамилотермных животных есть по крайней мере одно важное методическое осложнение. Когда ученые изучают температуры тела, при которых рыбы, амфибии и рептилии активны, или их предпочитаемые температуры тела, то методики этих исследований для каждой из этих групп сильно отличаются друг от друга. Нет и единого понимания того, являются ли понятия «температура активности», «предпочитаемая температура» и другие термобиологические характеристики у этих групп аналогичными. Создается впечатление, что, скажем, предпочитаемые температуры тела для рыб, амфибий и рептилий, хоть могут быть названы одинаково, но на самом деле представляют собой совершенно разные характеристики, существенно отличающиеся по биологическому смыслу, по внутренним механизмам проявления и по методам определения. Проблема требует специального подробного изучения.

**Хамилотермия рыб.** Стремление повышать температуру тела и выбирать достаточно высокий диапазон температур тела у некоторых (далеко не у всех) групп рыб выражен, но достаточно слабо (Голованов, 2013 и др.).

**Хамилотермия амфибий.** Большинство амфибий по отношению к температуре мало отличаются от рыб.

Тем не менее по имеющимся данным можно сделать кое-какие выводы. Так, при изучении активности мраморной лягушки, *Nannophrys marmorata* в Шри-Ланке в разные сезоны (рис. 1) очевидно, что во влажный и прохладный сезон лягушки проводят большую часть времени в убежищах, где температура их тела остается в диапазоне 22–23° (рис. 2). В сухой и теплый сезон в середине дня, когда температура воздуха поднимается порой до 40°, лягушки, даже имея возможность, не стремились нагреваться и температура их тела и в это время не поднималась выше практически тех же 24–25° (Senanayake et al., 2019).

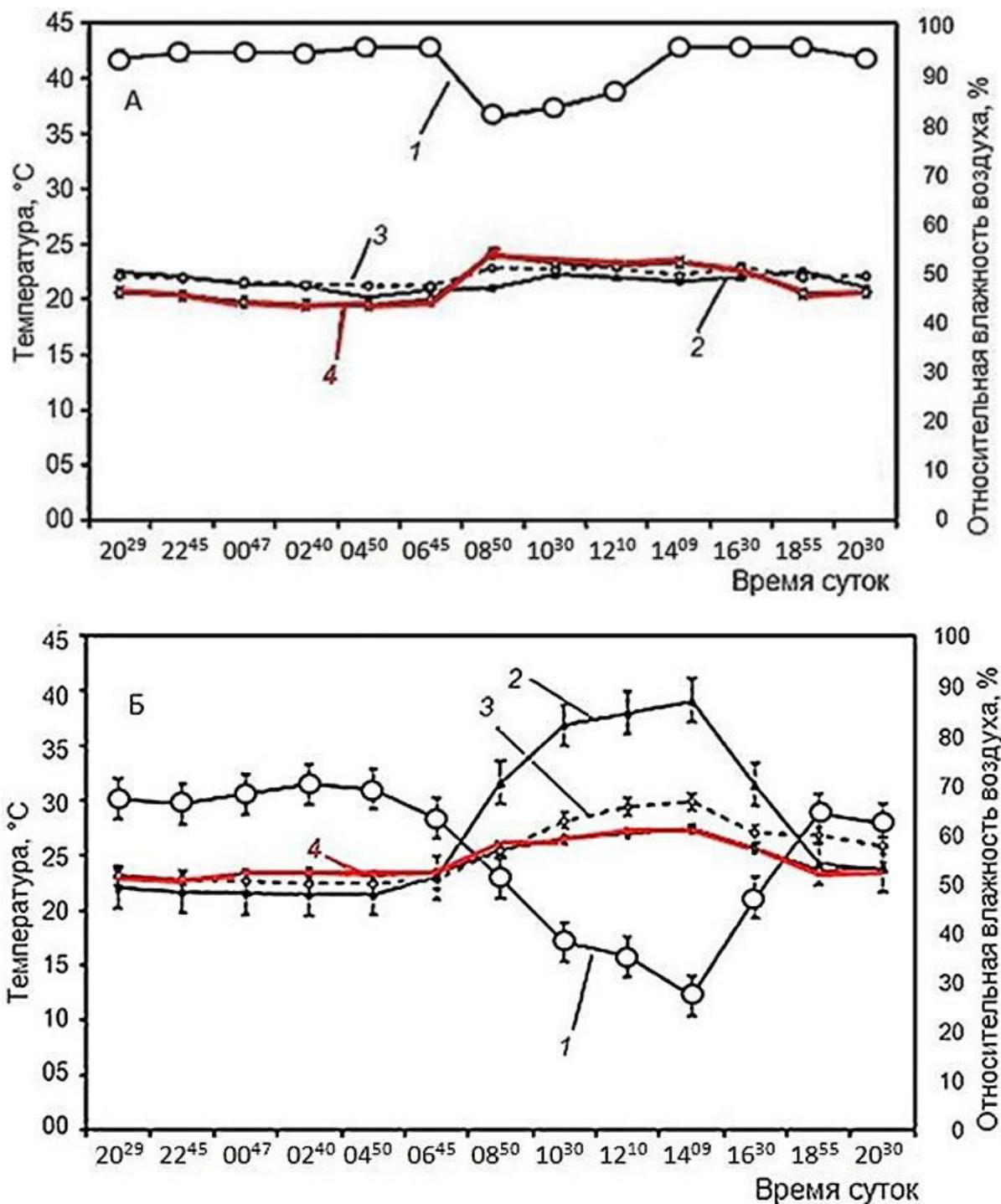


Рис. 1. Иллюстрация хамилотермического статуса. Активность мраморной лягушки в связи с условиями внешней среды в Шри-Ланка. А – влажный сезон, Б – сухой сезон (Senanayake et al., 2019). 1 – относительная влажность воздуха, 2 – температура воздуха, 3 – температура убежища, 4 – температура тела (красная линия)

Fig. 1. Illustration of the hamilothermic status. The activity of the marbled streamlined frog due to environmental conditions in Sri Lanka (Senanayake et al., 2019). A – wet season, Б – dry season. 1 – relative humidity, 2 – air temperature, 3 – shelter temperature, 4 – body temperature (red line)



Рис. 2. Мраморная лягушка в щели среди камней в Шри-Ланке (Senanayake et al., 2019)

Fig. 2. The marbled streamlined frog in a crevice among the stones in Sri Lanka (Senanayake et al., 2019)

Сильно повышать температуру тела для подавляющего большинства амфибий вообще и лягушек в частности смертельно опасно, поскольку при этом стремительно возрастают потери воды из организма. Эффективно сопротивляться этому могут только некоторые пустынные жабы, у которых кожа приобретает достаточно большую плотность и может становиться сухой, что препятствует потере воды их организмом. Периодически температура их тела может подниматься даже до  $39^{\circ}$  (Pearson, Brandford, 1976).

Псилотермия рептилий характерна тем, что данная терморегуляционная реакция заставляет этих животных постоянно или часть времени в сутках поднимать и удерживать температуру тела в пределах  $28\text{--}45^{\circ}$  (чаще всего в диапазонах  $\sim 28\text{--}35$ ,  $35\text{--}39$ ,  $36\text{--}42$ ,  $38\text{--}45^{\circ}$  в зависимости от вида животного). Температура тела оказывается хотя бы на несколько градусов выше основного фона температур окружающей среды. Поднимать и удерживать температуру тела на высоком уровне псилотермы могут в основном экто-термным путем (в отдельных, редких случаях используются элементы эндогенного пути).

Проиллюстрировать псилотермию рептилий можно на примере среднеазиатской

эфы, *Echis multisquamatus*, ушастой кругло-головки, *Phrynocephalus mystaceus* и обыкновенной гадюки, *Vipera berus*.

На рис. 3, 4 и 5 показано, что в любые сезоны года при активности рептилий, в ситуациях, когда условия внешней среды позволяют, эти животные благодаря внешним источникам тепла и поведенческим регуляторным реакциям поднимают и удерживают температуру своего тела в более или менее определенном диапазоне.

Экологический смысл преимущества подъема температуры тела, т. е. наличия псилотермической реакции, связан, в частности, с тем, что при высокой температуре подавляющее большинство химических реакций, а значит, и физиологических процессов, и процессов в нервной системе происходят быстрее. Особенно это важно для огромных по размерам и массе динозавров, гигантозавров (бронтозавров, диплодоков, брахиозавров и др.) длиной до  $30\text{--}35$  м и весом до  $50\text{--}80$  т, огромных спинозавров, тираннозавров и т. п. При низких температурах тела (даже около  $25^{\circ}$ ) их движения, реакции на внешние раздражители (даже на опасности), требующие порой быстрых, стремительных, оперативных ответов, были бы медленны-

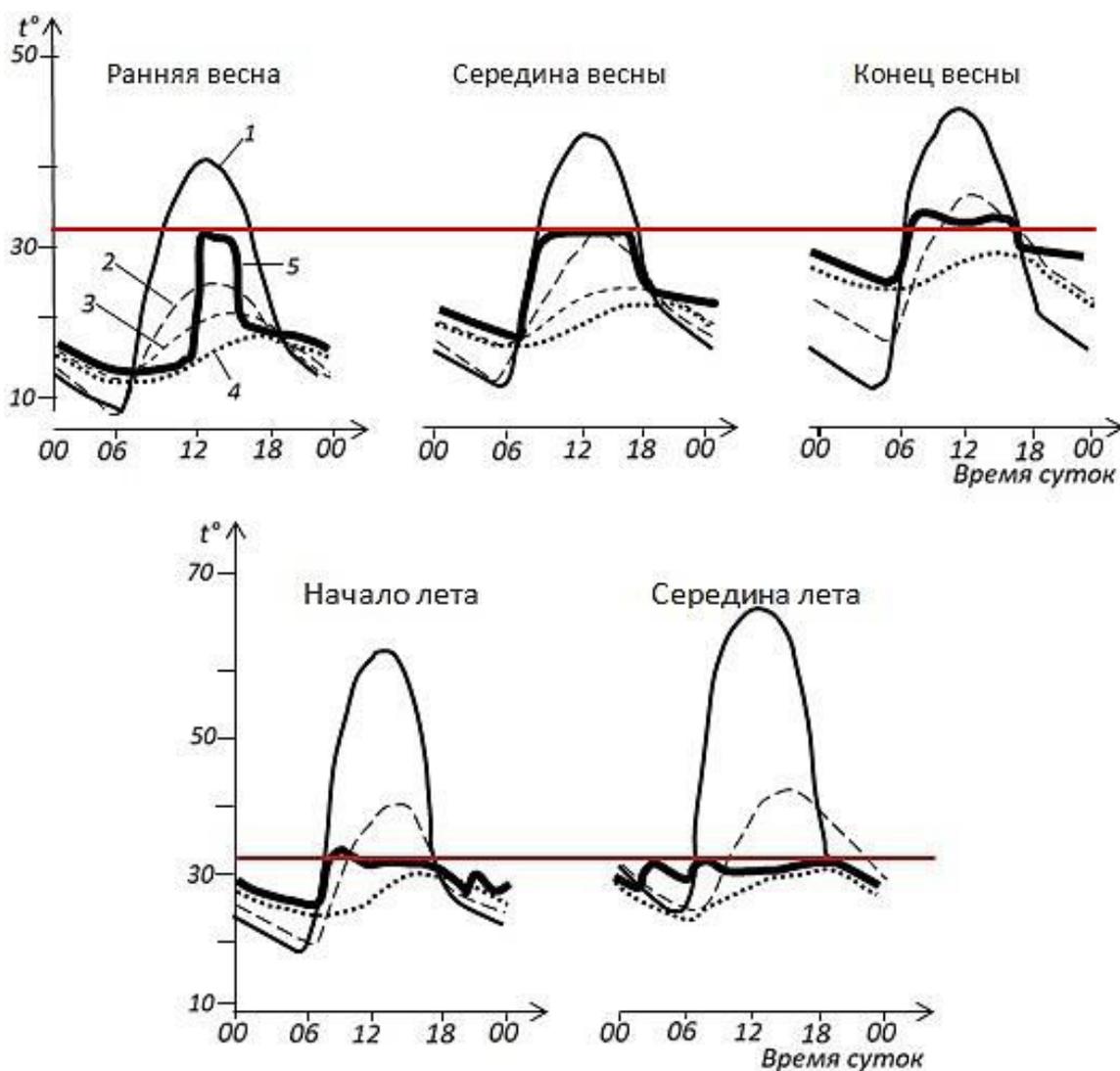


Рис. 3. Иллюстрация псилотермического статуса. Активность среднеазиатской эфы в связи с условиями внешней среды (по: Черлин, Целлариус, 1981). 1 – температура поверхности почвы, 2 – температура воздуха на высоте 2 см, 3 – температура почвы на глубине 20 см, 4 – температура почвы на глубине 30 см, 5 – температура тела. Красная линия показывает уровень температуры примерно 32°

Fig. 3. Illustration of psilothermal status. The activity of the Saw-scaled viper due to environmental conditions (by Cherlin, Tsellarius, 1981). 1 – soil surface temperature, 2 – air temperature at a height of 2 cm, 3 – soil temperature at a depth of 20 cm, 4 – soil temperature at a depth of 30 cm, 5 – body temperature. The red line shows a temperature level of about 32°

ми, плавными. Такие животные не способны были бы ни добывать большое количество необходимых для них кормов, ни их переваривать и усваивать, ни оперативно избегать хищников и других внешних опасностей. В реальной природной обстановке они были бы не способны выжить. Так что иметь высокую температуру тела, и к тому же желательную независимо от климатических условий внешней среды, для таких животных – не абстрактное, отвлеченное, желательное условие, а насущная необходимость. На это же обстоятельство указывал и Валерий Михайлович Гаврилов (Гаврилов, 2012).

Но первым на это важное обстоятельство обратил внимание Александр Владимирович Рюмин (Рюмин, 1940), затем Иван Дмитриевич Стрельников (Стрельников, 1948), а уже потом мы (Черлин, 1990 и др.).

Изучая термобиологию пресмыкающихся и представив вариант организации у них механизма регуляции температуры тела в нервной системе, мы, помимо прочих, описали тип терморегуляционной реакции рептилий, названный нами «реакцией максимизации температуры тела». «Проявление этого механизма выражается в стремлении к повышению, «максимизации» температу-

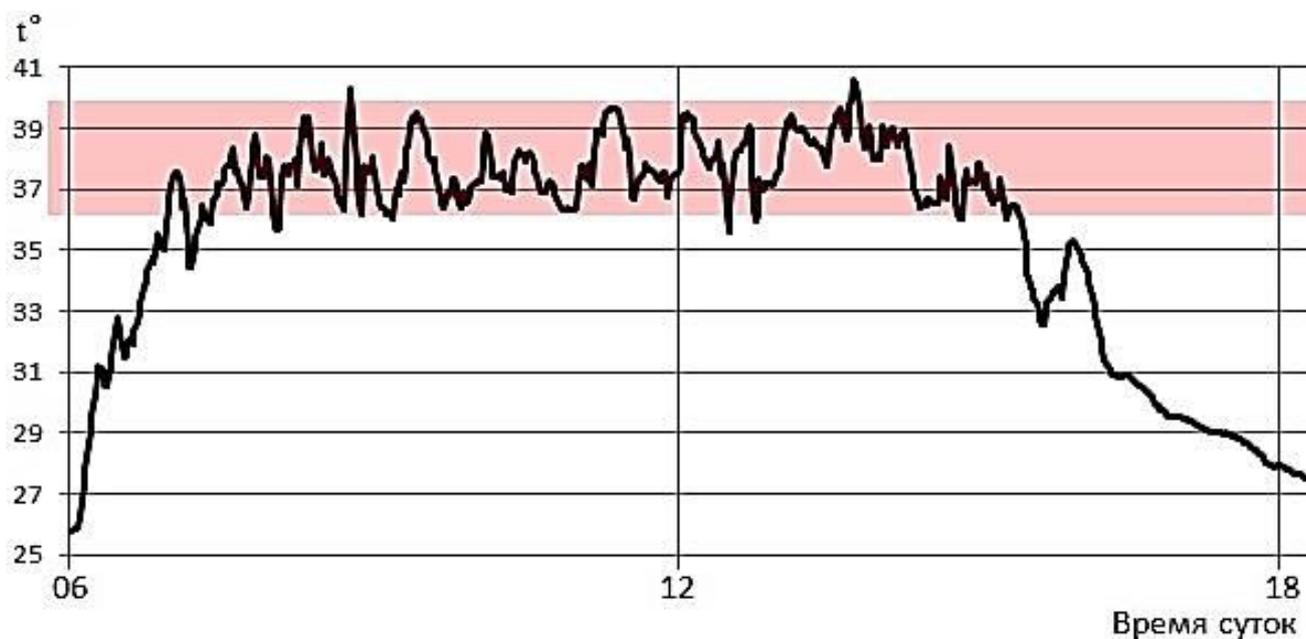


Рис. 4. Иллюстрация псилотермического статуса. Суточный ход температуры тела ушастой круглоголовки на бархане Сарыкум (Дагестан, РФ) 31 мая 2024 г., полученный с помощью внедренного парентерально миниатюрного логгера температуры, регистрировавшего и запоминавшего температуру тела раз в минуту.  $t^{\circ}$  – температура. Розовой полосой отмечен преимущественный диапазон температуры тела ( $\sim 36\text{--}40^{\circ}$ ), который ящерица направленно удерживает у себя в дневное время, ведя очень подвижный образ жизни в мозаичных по температуре условиях внешней среды (при температуре поверхности песка на разных участках  $\sim$  от 30 до  $60^{\circ}$ )

Fig. 4. Illustration of psilothermal status. The daily course of body temperature in the toad-headed agama, *Phrynocephalus mystaceus*, on the Sarykum dune (Dagestan, Russia) on May 31, 2024, obtained using a parenterally embedded miniature temperature logger that recorded and stored body temperature once a minute.  $t^{\circ}$  is the temperature. The pink stripe marks the predominant range of body temperature ( $\sim 36\text{--}40^{\circ}$ ), which the lizard directionally retains during the daytime, leading a very mobile lifestyle in mosaic-like ambient conditions (with sand surface temperatures in different areas ranging from 30 to  $60^{\circ}$ )

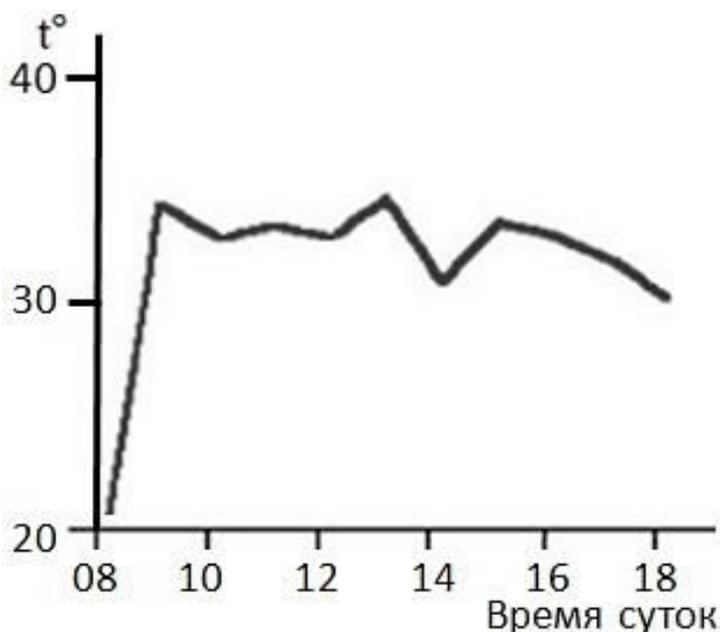


Рис. 5. Суточный ход температуры тела обыкновенной гадюки в мае в Карелии, полученный с помощью телеметрии (по: Коросов, 2008), иллюстрирует ее терморегуляционное поведение и псилотермический статус

Fig. 5. The daily course of body temperature of the common adder in May in Karelia obtained by using of telemetry (according to Korosov, 2008) illustrates its thermoregulatory behavior and psilothermal status

ры вплоть до верхней границы. В полевых и лабораторных исследованиях этот регулятор проявляется в том, что рептилии, имея низкую температуру тела, в подавляющем большинстве случаев пытаются различными, преимущественно поведенческими приемами ее повысить до допустимой верхней границы. Такая ситуация регулярно наблюдается у всех видов рептилий. Она четко проиллюстрирована, в частности, описанием стратегии терморегуляции у обыкновенных гадюк в Карелии (Коросов, 2008), выражающейся в стремлении к повышению температуры тела до определенного, достаточно высокого уровня. Можно предположить, что, исходя из структуры, описанной моделью А. В. Коросова, штатное значение физиологической константы фиксирует высокий, практически недостижимый для животного уровень температуры тела, к которому она должна стремиться. При увеличении величины отклонения температуры тела от штатного значения константы, поведенческие реакции обратной связи повышают температуру тела (в идеале – до штатного значения)» (Черлин, 2014, с. 148–149).

Таким образом, еще на два года раньше нас Андрей Викторович Коросов, предложив модель терморегуляции обыкновенной гадюки (Коросов, 2008), показал, что рептилии (по крайней мере – этот вид змей) стремятся к повышению температуры тела до уровня примерно 28–30° или даже выше. «Максимальная добровольная температура ( $T_m$ ), физиологическая константа терморегуляции, играет роль целевого параметра, к которому система стремится, но достичь почти никогда не может... Обычно же достигается менее высокая температура – 28–30 °С. Но это и есть нужная «оптимальная» (с физиологической точки зрения) температура для гадюки ( $T_0$ ), при которой должным образом идут процессы обмена, роста, пищеварения и пр... Здесь  $T_m$  является псевдоцелью, стремление к которой обеспечивает истинную цель, физиологически оптимальную температуру тела» (Коросов, 2008, с. 65). Здесь также идет речь о некоем механизме, заставляющем змей повышать температуру тела (стремление к псевдоцели – высокой, недостижимой температуре тела).

Таким образом, сейчас уже существуют осторожные подходы к тому, чтобы понять, каким образом может быть организовано и поддержано состояние псилотермии у позвоночных животных. Но это лишь предположения. Проблема требует дальнейших

серьезных исследований, поскольку она имеет очень важное значение для понимания сути и функциональной направленности развития отношения животных с тепловым фактором, теплокровности птиц и млекопитающих, механизмов организации и, при необходимости, путей воздействия на терморегуляторную сферу у человека и т. п. И здесь важно понять три основные вещи:

1) являются ли описанные выше аспекты именно теми, которые определяют механизмы проявления и закрепления стратегического направления развития термобиологического статуса – псилотермии;

2) базируется ли поддержание псилотермии для разных уровней организации на одних и тех же материальных основаниях, на одних и тех же биохимических и организационных механизмах, а если на разных – то на каких;

3) почему именно уровень температуры тела 28–30° является настолько важным, что становится неким «водоразделом» в отношениях позвоночных животных с температурой, разделяющим хамилотермов и псилотермов, анамний и амниот, каково физиологическое значение этого температурного уровня.

К сожалению, удовлетворительных, исчерпывающих, научно обоснованных ответов на эти вопросы мы в литературе пока не находим. Их еще предстоит дать будущим поколениям ученых. А пока мы можем только констатировать эмпирически выявленные факты, что уже не мало. В частности, становится понятно, что серьезное внимание в исследованиях по биологии позвоночных животных следует в значительной степени уделять не только механизмам термогенеза и способам поступления тепла в организм животных, но и механизмам, вызывающим физиологическую потребность в повышении и поддержании высокой температуры тела. Способы поступления тепла в организм – лишь способы реализации этой стратегически важной физиологической потребности.

Одной из биологических основ псилотермии является, видимо, определенный уровень клеточного митохондриального дыхания, который примерно в два раза повысился по сравнению с исходным, амфибийным, хамилотермическим состоянием (Черлин, 2017). Он улучшил энергетическую обеспеченность активности, заложил основу для будущего комплекса поведенческих терморегуляторных реакций, а также для биохимических механизмов тахиметаболизма.

Другой биологической основой псилотермии является механизм регуляции температуры тела, который стал обеспечивать ее направленность на повышение по крайней мере до 28–30° или выше. Что так повлияло на стабилизацию установочного регулирующего параметра на этом уровне – вопрос пока открытый. Но он тоже требует решения.

*Псилотермия теплокровных животных* очевидна: температура их тела поддерживается благодаря прежде всего несократительному и сократительному (в частности – дрожательному) термогенезу (эндотермия) на почти постоянном уровне, который практически всегда и у всех теплокровных животных выше 30°.

Псилотермы могут поднимать и удерживать температуру тела на высоком уровне разными способами: 1) в основном за счет поступающего извне тепла и его перераспределения в теле благодаря поведенческим и физиологическим реакциям (относительная аналогия в общепринятых терминах – холоднокровность, эктотермия, пойкилотермия, брадиметаболизм), или же 2) в основном за счет внутреннего сократительного или несократительного термогенеза (относительная аналогия в общепринятых терминах – теплокровность, эндотермия, гомойотермия, тахиметаболизм). Псилотермическими являются все позвоночные животные, которые достигли уровня развития рептилий: среди диапсид – первые же базовые архозавроморфы, развитые архозавры, включая птицетазовых и ящеротазовых динозавров, а также птерозавры, морские ящеры и настоящие птицы; среди синапсид – базовые синапсиды (пеликозавры, териодонты), развитые млекопитающие (Черлин, 2024).

Здесь, наверно, стоит проанализировать определения двух других, уже употребляемых и привычных, терминов, с которыми новые термины не следует путать.

Холоднокровное животное – «тепловое состояние животного, при котором температура ядра тела остается близкой к температуре окружающей среды при воздействии низкой температуры окружающей среды...» (Glossary..., 2003, p. 79).

Теплокровное животное – «тепловое состояние животного, которое поддерживает температуру ядра своего тела значительно выше, чем температура окружающей среды при воздействии низкой температуры окружающей среды...» (Glossary..., 2003, p. 103).

Но в определениях холоднокровности имеется одно спорное обстоятельство. Тем-

пература тела холоднокровных животных действительно очень сильно зависит от температур окружающей среды. Однако это проявляется лишь в определенном варианте экспериментальных условий, когда у животных нет возможности температуру тела регулировать, т. е. менять. И тут проблема упирается в понятие «терморегуляция».

Традиционно в Советском Союзе, и до сих пор в Российской Федерации многие ученые (особенно физиологи) делятся на две группы по отношению к понятию «терморегуляция». В результате своих представлений о терморегуляции одни из них отказывают рептилиям в наличии терморегуляции, другие – нет.

Отрицающие терморегуляцию у рептилий ученые вкладывают в это понятие следующий смысл: «Терморегуляция – совокупность физиологических процессов, обеспечивающих постоянство температуры тела у теплокровных животных (птиц и млекопитающих) и человека. Осуществляется путем изменения интенсивности теплопродукции (при окислительных процессах в организме) и путем изменения теплоотдачи через кожу (испарение пота и др.)» (Большой..., 2000). Другими словами, терморегуляция в таком понимании заведомо связывается исключительно с биохимическими и физиологическими эффекторными системами и подходит только эндотермным, теплокровным животным. Но это произвольная трактовка, не отражающая всей сложности самого явления терморегуляции в природе у разных групп животных.

Другие ученые вкладывают в этот термин более широкий смысл. Например: «Терморегуляция... физиологическая функция, обеспечивающая поддержание оптимальной для данного вида температуры глубоких областей тела в условиях меняющейся температуры окружающей среды. Способность к терморегуляции в значительной мере определяет границы расселения и выживания животных в различных климатических условиях и является одним из важных механизмов их гомеостаза» (Биологический..., 1986, с. 627). В таком варианте терморегуляция вполне может быть приписана и рептилиям.

Четкое определение терморегуляции было дано Комиссией по термальной физиологии при Международном обществе физиологических наук (Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences): «Регулирование температуры [1]: поддержание температуры

или температур тела в ограниченном диапазоне в условиях переменных внутренних и/или внешних тепловых нагрузок. Регулирование температуры тела осуществляется в некоторой степени вегетативными или поведенческими средствами» (Glossary..., 2003, p. 97). В круг действия этого определения в полной мере входят и реакции рептилий, направленные на контроль за температурой своего тела в основном поведенческими способами.

Замечательный русский / советский ученый Иван Дмитриевич Стрельников уделял большое внимание изучению терморегуляции насекомых и рептилий. Еще в начале тридцатых годов прошлого века он не признавал у них возможностей регуляции температуры тела: «Пойкилотермные животные не обладают способами регулирования температуры тела и поддержания ее в узких пределах нескольких градусов, как у гомойотермных» (Стрельников, 1934, с. 361). И хотя это была довлеющая на то время концепция среди биологов, тем не менее его собственные исследования часто ставили это положение под сомнение: «Среди разнообразных и непрерывно меняющихся экологических условий *Stenodes caspius* и другие обитатели пустыни лавируют таким образом, что сохраняют некоторое постоянство наиболее для благоприятных условий. Прохладно в воздухе – жуки вылезают из песка, питаются, спариваются; жарко или холодно – зарываются в песок, где находят для себя ту же температуру, что была для них в воздухе» (Стрельников, 1934, с. 354). Причем, обратите внимание: две последних цитаты взяты из одной статьи!

Но Иван Дмитриевич Стрельников был действительно замечательный, думающий ученый, и его полевые исследования и эксперименты в конечном итоге заставили его изменить свою точку зрения. «...Рептилии в период активной жизни днем имеют температуру тела в среднем около 35–36° (30–40°), т. е. такую температуру тела, как млекопитающие. Рептилии активно поддерживают температуру своего тела движением или, чаще и больше всего, греясь лучами солнца; зарываясь в песок, прячась в тень, они избегают перегревания» (Стрельников, 1944, с. 256).

Кроме чисто поведенческих реакций И. Д. Стрельников показал и другие приемы терморегуляции у рептилий и даже у амфибий. «Одним из главных приспособлений пустынных животных является их окраска.

Преобладающей окраской жителей пустыни являются светлые окраски, отражающие значительную часть падающих лучей. Во время моего пребывания в Репетеке, мне удалось отметить, что ушастая круглоголовка *Phr. mystaceus* рано утром при более низких температурах имеет темную окраску. По мере поднятия температуры, в особенности около полудня, *Phr. mystaceus* становятся очень светлыми, и имеют соломенно-желтоватые светлые тона в окраске. Темный пигмент, рассеянный по телу у ящериц в холодном воздухе, концентрируется в пятнах, рассеянных по светло-желтоватому фону» (Стрельников, 1934, с. 357–358). Эти закономерности он проиллюстрировал своими опытами и на ряде видов земноводных – жабах и лягушках (Стрельников, 1944). Таким образом, безусловное наличие терморегуляции у амфибий и в особенности у рептилий было практически доказано.

Однако значительная часть физиологов отрицала возможность терморегуляции у пойкилотермных (эктотермных) животных (Бахметьев, 1899; Стрельников, 1934; Коштоянц, 1950 и др.). Основной их довод сводился к следующему: существует вполне научно доказанное утверждение, что температура тела пойкилотермных животных (в частности амфибий и рептилий) напрямую зависит от температуры окружающей среды. Если такое животное поместить в экспериментальные условия с температурой воздуха, например, 25°, то температура его тела также будет 25° ( $\pm$  примерно 1°); при температуре воздуха 30° температура тела животного также будет примерно 30° и т. п. Исходя из этого авторы делают заключение о том, что у этих животных терморегуляции нет.

Дефект этого подхода очевиден: в таком эксперименте во внешней среде температура однородная и нет никакого ее разнообразия. Значит, животное помещается в такие условия, в которых терморегуляция, т. е. возможность изменить температуру тела, заведомо может быть только физиологической (за счет изменения внутренней теплопродукции). Поведенческая терморегуляция в таких условиях принципиально невозможна. Но причиной этого является не неспособность животного к терморегуляции, а отсутствие возможности такой регуляции из-за однородности среды, т. е. некорректность поставленного опыта.

Наши исследования термобиологии рептилий однозначно подтверждают наличие терморегуляции, например, у ящериц. Так, в

пустынях Средней Азии живут сугубо ночные ящерицы – сцинковые гекконы, *Teratoscincus scincus*. Они появляются на поверхности почвы только после захода солнца (Богданов,

1965) и встречаются там при температурах внешней среды и тела примерно от 16 до 33° (рис. 6) (Черлин, 2013).

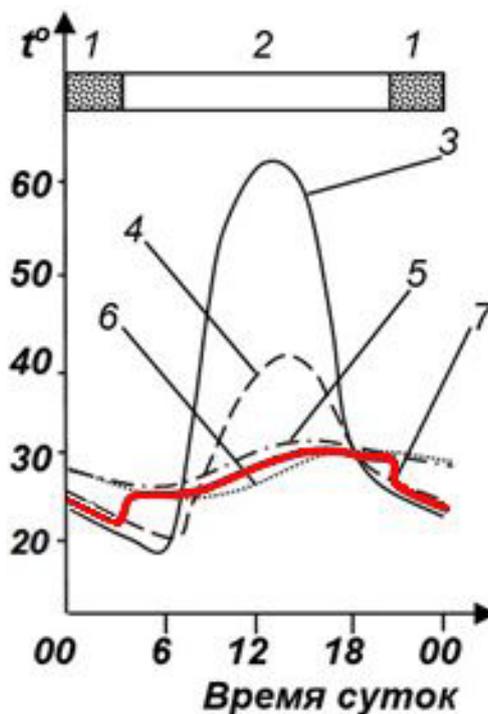


Рис. 6. Связь температуры тела сугубо ночного сцинкового геккона с температурными условиями среды в летний период (по: Черлин, 2013).  $t^{\circ}$  – температура; формы активности: 1 – активность на поверхности в темное время суток, 2 – сон / отдых (дневной); температуры: 3 – поверхности почвы; 4 – воздуха на высоте 3 см, 5 – почвы на глубине 20 см, 6 – почвы на глубине 30 см, 7 – (красная линия) тела гекконов

Fig. 6. Relationship of body temperature of a purely nocturnal Turkistan plate-tailed gecko with ambient temperature conditions in summer (according to Cherlin, 2013).  $t^{\circ}$  – temperature; forms of activity: 1 – activity on the soil surface at night, 2 – sleep / rest (daytime); temperatures: 3 – soil surface; 4 – air at a height of 3 cm, 5 – soil at a depth of 20 cm, 6 – soil at a depth of 30 cm, 7 – (redline) body temperature of geckos

Все дневное, светлое время суток сцинковые гекконы проводят в норах. Если посмотреть на динамику различных климатических параметров на поверхности и в глубине почвы, то становятся очевидными важные закономерности. Суточная динамика температуры тела сцинковых гекконов неслучайна. Несмотря на то, что температура тела гекконов сильно зависит от температурных условий внешней среды (как в описанных выше экспериментах физиологов), она кроме того подчиняется и своим внутренним закономерностям. Даже в различных климатических условиях, в разные сезоны года динамика температуры тела гекконов имеет вполне определенный характер и ее суточные графики изо дня в день повторяются. При этом суточный ход температуры тела сцинковых гекконов не повторяет суточную

динамику ни одного из температурных параметров ни одной точки внешней среды. Значит, динамика температуры тела ящериц направленно задается определенными внутренними требованиями и фактически формируется их определенными поведенческими реакциями в разнообразных условиях внешней среды. Другими словами, у них проявляется хорошо развитая терморегуляция. Такая же ситуация ясно видна и на примерах со среднеазиатской эфой и ушастой круглоголовкой (см. рис. 3 и 4).

Таким образом, если терморегуляцию понимать как свойство, присущее только теплокровным животным, то современные рептилии, естественно, оказываются типично холоднокровными животными. Если же термин «терморегуляция» понимать корректно, то термобиологический статус со-

временных рептилий оказывается в определенной степени «промежуточным» между холоднокровными и теплокровными. И при этом становится очевидно, что терморегуляционные реакции рептилий настроены так, что они являются эффекторными механизмами, реализующими феномен псилотермии.

В результате, если понятия «холоднокровность» и «хамилотермия» по отношению к рыбам и амфибиям оказываются практически идентичными, то понятия «теплокровность» и «псилотермия» различаются. Теплокровные животные – те, которые поддерживают высокую температуру тела преимущественно за счет высокого уровня термометаболизма, причем несократительного, а псилотермы проявляют направленность своих поведенческих и физиологических реакций (в т. ч. и термометаболизма) на периодическое или постоянное повышение и стабилизацию высокой температуры тела выше 28–30° любыми доступными путями (экзогенным или эндогенным поступлением тепла, физиологической и/или поведенческой терморегуляцией). Рептилии вместе с типичными теплокровными животными являются псилотермами. Реакция псилотермии объединяет их биологию на глубоком, базовом уровне.

Следовательно, рептилий как класс позвоночных животных во всем своем огромном разнообразии вымерших и современных форм можно рассматривать как животных со сложным и неоднозначным термобиологическим статусом. Внутри общности, которую мы называем рептилиями, имеются всевозможные варианты реализации псилотермии, которые приводили к появлению групп с физиологией от типичных эктотермов до классических эндотермов с различной степенью термометаболизма, правда, видимо, с недостаточно еще развитой системой регуляции теплопродукции (Черлин, 2024). У современных же рептилий имеется определенная «двоякость» термобиологического статуса. С одной стороны, они получают тепло преимущественно извне организма, т. е. должны считаться типично эктотермными животными. С другой стороны, у них четко проявляется свойство псилотермии, которое определенно направляет их к периодическому повышению и поддержанию достаточно высоких температур тела (в зависимости от видов от 28–30 до 44–45°). Другими словами, современные рептилии – эктотермные псилотермы. Именно в связи с этим А. В. Рю-

мин удачно назвал их «потенциально теплокровными» животными (Рюмин, 1939).

Рассматривая распределение псилотермии и хамилотермии среди позвоночных животных, можно заключить, что все ананнии – хамилотермы, а все амниоты – псилотермы. Смысл этой связки еще предстоит изучить и понять.

Таким образом, мы описали наличие биологического феномена псилотермии. Это свойство устанавливает определенную систему взаимоотношений животных с внешней средой, их экологию, принципы организации и функционирования систем внутренних органов, морфофизиологию потомков и т. п.

Морфофизиологическая организация позвоночных как группы животных, систем их внутренних органов несет в себе их важные базовые характеристики, которые отражаются на разных сторонах биологии всех групп, начиная по крайней мере с рептилий. Но самих этих характеристик мы до сих пор не знаем. Причем, как мы уже отметили, биологические особенности псилотермии входят в биологическую базу амниот в целом, млекопитающих, и человека в частности. А мы до сих пор не знаем, что представляет собой псилотермия, какой она охватывает круг биологических характеристик животных, в чем состоит ее биологический механизм, каких еще внутренних систем она касается, что она значит в биологии разных групп, и человека в частности.

[1] Термины «терморегуляция» и «регулирование температуры» («Thermoregulation» и «Temperature regulation») – синонимы, что специально подчеркнуто в словаре (Glossary..., 2003, p. 101).

## Заключение

Анализ конкретных данных по температурам тела, принципам организации и развития термобиологических статусов в разных группах позвоночных животных (вымерших и современных) дал возможность выявить и описать базовое свойство позвоночных животных, появившееся впервые у рептилий. Это псилотермия – терморегуляционная реакция, направляющая животных на то, чтобы постоянно или периодически поднимать и удерживать температуру тела (чаще всего выше 28–30°) посредством тепла, поступающего или извне организма (эктотермная псилотермия некоторых вымерших и всех современных рептилий), или изнутри (эндотермная псилотермия большинства вы-

мерших архозавроморфов, архозавров, ихтиоптеригий и некоторых других диапсид, продвинутых синапсид, птиц и млекопитающих). Исходным состоянием является хамилотермия – тип термобиологического статуса, при котором у животных нет реакции псилотермии, они имеют температуру тела, мало отличающуюся от температур внешней среды, чаще всего ниже 28–30° (рыбы и амфибии). Псилотермия способствовала повышению температуры тела, усилению основного обмена, улучшению качества активности и экологической конкурентоспособности позвоночных животных.

Описанный нами механизм псилотермии является важнейшим, базовым, фундаментальным свойством всех групп позвоночных животных начиная с рептилий. Именно его развитие привело к появлению и совершенствованию комплексов свойств эктотермных (холоднокровных) и эндотермных (теплокровных) животных.

Действие этого механизма проявляется у млекопитающих, а следовательно, и у человека. Поскольку этот механизм базовый, значит, должен иметь огромное значение в функционировании физиологических систем организма. Для человека это должно иметь большое значение, поскольку этот механизм принципиально важен как с точки зрения физиологической, так и с позиций терапевтической медицины. Но о нем, о его устройстве и функционировании в нервной системе, значении в организации и работе систем терморегуляции и других физиологических систем и функций организма в норме и патологии, в процессе адаптаций пока вообще ничего не известно. На наш взгляд, изучение этого механизма должно сыграть серьезную роль в развитии наших представлений о деятельности организма человека, о возможности на нее воздействовать, менять уровень адаптабельности и исправлять патологические состояния.

## Библиография

- Аристотель. О частях животных Пер. с греч. М.: Биомедгиз, 1937. 219 с.
- Бахметьев П. И. Собственная температура пчел и вообще насекомых СПб.: Тип. В. Демакова, 1899. 11 с.
- Березов Т. Т., Коровкин Б. Ф. Биологическая химия М.: Медицина, 1998. 704 с.
- Биологический энциклопедический словарь М.: Советская энциклопедия, 1986. 831 с.
- Биохимия / Ред. Е. С. Северин. М.: Изд. дом "ГЭОТАР-МЕД", 2004. 784 с.
- Богданов О. П. Экология пресмыкающихся Средней Азии Ташкент: Наука, 1965. 259 с.
- Большой энциклопедический словарь 2000 URL: <https://bcoreanda.com/ShowTreck.aspx?ID=459> (дата обращения: 12.03.2025).
- Вильсон П. В. Дыхательные ферменты М.: Иностранная литература, 1952. 416 с.
- Гаврилов В. М. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения гомойотермии на примере исследования энергетики птиц // Журнал общей биологии. 2012. Т. 73, № 2. С. 88–113.
- Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб М.: Полиграф-Плюс, 2013. 300 с.
- Коросов А. В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) // Современная герпетология. 2008. Т. 8, вып. 2. С. 118–136.
- Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 524 с.
- Рубин А. Б. Биофизика клеточных процессов Кн. 2. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.
- Рюмин А. В. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи современной биологии. 1940. Т. 12, № 3. С. 504–515.
- Рюмин А. В. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм // Сборник студенческих научных работ МГУ. 1939. Вып. 6. С. 55–84.
- Слоним А. Д. Физиология терморегуляции Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 378 с.
- Слоним А. Д. Экологическая физиология животных М.: Высшая школа, 1971. 448 с.
- Стрельников И. Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоологический журнал. 1944. Т. 23, № 5. С. 250–256.
- Стрельников И. Д. Значение солнечной радиации и взаимодействия физико-географических факторов в экологии животных различных ландшафтов (К вопросу о значении физической географии в экологии животных) // Проблемы физической географии. 1948. № 13. С. 145–155.
- Стрельников И. Д. Свет как фактор в экологии животных. Статья первая. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных (к экологии животных пустыни Кара-Кумы) // Известия Научного института имени П. Ф. Лесгафта. 1934. Т. 17–18. С. 313–372.

- Черлин В. А. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи современной биологии. 2017. Т. 137, № 5. С. 479–497.
- Черлин В. А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 с.
- Черлин В. А. Связь между эктотермией и эндотермией в эволюции позвоночных животных // Журнал общей биологии. 2024. Т. 85, № 3. С. 244–266.
- Черлин В. А. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // Успехи современной биологии. 1990. Т. 109, № 3. С. 440–452.
- Черлин В. А. Сравнение термобиологии сцинкового (*Teratoscincus scincus scincus*) и гребнепалого (*Crossobamon evermanni*) гекконов // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2013. Т. 18, вып. 6. С. 3110–3112.
- Черлин В. А. Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. Статья 2. Развитие отношений с температурой у позвоночных животных // Журнал общей биологии. 2021. Т. 82, № 6. С. 459–477.
- Черлин В. А., Целлариус А. Ю. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echis multisquamatus* Cherlin 1981 от температурных условий в Южной Туркмении // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л.: Наука, 1981. С. 96–108 (Труды Зоологического института АН СССР, т. 101).
- Шмидт-Нильсен К. Физиология животных Т. 1. М.: Мир, 1982. 414 с.
- Arrhenius S. A. Über die Dissociationswärme und den Einfluß der Temperatur auf den Dissociationsgrad der Elektrolyte // Z. Phys. Chem. 1889. Vol. 4, issue 1. S. 96–116.
- Bergmann C. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Größe. Göttingen, 1848. 117 S.
- Bligh J., Johnson K. G. Glossary of terms for thermal physiology // J. Appl. Physiol. 1973. Vol. 35, No 6. P. 941–961.
- Cowles R. B. Semantics in biothermal studies // Science. 1962. No 135. P. 670.
- Glossary of terms for thermal physiology. Third Edition revised by The Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission) // Journal of Thermal Biology. 2003. No 28. P. 75–106.
- Jacobaeus O. De ranis et lacertis observations. Hafniae: Johannis M. Lieben., 1686. 174 p.
- Legendre L. J., Davesne D. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy // Phil. Trans. R. Soc. B. 2020. Vol. 375 (1793). P. e20190136.
- Martine G. Essays medical and philosophical. Milla: London, 1740. 392 p.
- Pearson O., Brandford D. F. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru // Copeia. 1976. № 1. P. 155–170.
- Réaumur R. Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes. Tome 2. Paris: d'Imprimerie Royal., 1736. 514 p.
- Senanayake U. I., Siriwardana S., Weerakoon D. K., Wijesinghe M. R. Combating Extreme Tropical Seasonality: Use of Rock Crevices by the Critically Endangered Frog *Nannophrys marmorata* in Sri Lanka // Herpetological Conservation and Biology. 2019. Vol. 14, No 1. P. 261–268.
- Soetbeer F. Über die Körperwärme der poikilothermen Wirbeltiere // Arch. f. exp. Pathol. Bd. 1898. Vol. 40. P. 53–80.
- Tigerstedt R. Die Production von Wärme und der Wärmehaushalt (S. 1–104) / Handbuch der vergleichenden Physiologie herausg. von Winterstein., 1910. 1060 S.
- Van 't Hoff J. H. Études de dynamique chimique. Amsterdam: F. Muller & Co., 1884. 236 p.
- Vernon H. M. The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature // J. Physiol. 1897. Vol. 21 P. 443–496.

## Благодарности

Благодарю кандидата биологических наук Валентину Николаевну Куранову, доцента Томского государственного университета, доктора биологических наук Бориса Дмитриевича Куранова, ведущего научного сотрудника Томского государственного университета, доктора биологических наук Георгия Аркадьевича Ладу, профессора Тамбовского государственного университета им. Г. Р. Державина, а также Игоря Юрьевича Барсукова и Игоря Леонидовича Окштейна за ценные замечания и советы.

# THE PHENOMENON OF PSILOTHERMY IN THE BIOLOGY OF VERTEBRATES

CHERLIN  
Vladimir Alexandrovich

*DSci, Dagestan state university, 43, Gadzhiev St. Makhachkala  
Republic of Dagestan 367000, cherlin51@mail.ru*

## Keywords:

thermobiological status  
of vertebrates  
hamilothermy  
psilothermy

## Summary:

The analysis of specific data on body temperatures and the principles of organization of thermobiological statuses in different groups of vertebrates made it possible to identify and describe the basic property of vertebrates that has become the organizing force of their biology, starting with reptiles. This is psilothermia, a thermoregulatory reaction that directs animals to raise their body temperature (usually above 28–30 °C). It is also a type of thermobiological status in which animals constantly or part of the time during the day raise and keep their body temperature above 28–30°. They do it through heat coming either from outside the body («relative» ectothermy, bradymetabolic psilothermy, “potential homeothermy» of modern reptiles), or from inside by endogenous thermogenesis (mesometabolic and tachymetabolic psilothermy). That is, they are different degrees of manifestation of endothermy in many extinct groups of reptiles – archosauromorphs, archosaurs, dinosaurs, advanced theriodonts, as well as in birds and mammals). An alternative to psilothermy and the initial condition is hamilothermy, a type of thermobiological status in which animals do not show a psilothermic reaction, resulting in a body temperature that differs little from ambient temperatures, most often below 28–30°. These are fish and amphibians. The mechanism of psilothermy described by us is the most important, basic, fundamental property of higher vertebrates.

Received on: 02 March 2025

Published on: 13 May 2025

## References

- Arrhenius S. A. Über die Dissociationswärme und den Einfluß der Temperatur auf den Dissociationsgrad der Elektrolyte, *Z. Phys. Chem.* 1889. Vol. 4, issue 1. S. 96–116.
- Bergmann C. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Größe. Göttingen, 1848. 117 S.
- Bligh J., Johnson K. G. Glossary of terms for thermal physiology, *J. Appl. Physiol.* 1973. Vol. 35, No 6. R. 941–961.
- Cowles R. B. Semantics in biothermal studies, *Science.* 1962. No 135. P. 670.
- 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.
- Jacobaeus O. De ranis et lacertis observations. Hafniae: Johannis M. Lieben., 1686. 174 p.
- Legendre L. J., Davesne D. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy, *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2020. Vol. 375 (1793). P. e20190136.
- Martine G. Essays medical and philosophical. Milla: London, 1740. 392 p.
- Pearson O., Brandford D. F. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru, *Copeia.* 1976. No. 1. P. 155–170.
- Réaumur R. Mémoires pour servir à l’Histoire des Insectes. Tome 2. Paris: d’Imprimerie Royal., 1736. 514 p.
- Senanayake U. I., Siriwardana S., Weerakoon D. K., Wijesinghe M. R. Combating Extreme Tropical Seasonality: Use of Rock Crevices by the Critically Endangered Frog *Nannophrys marmorata* in Sri Lanka, *Herpetological Conservation and Biology.* 2019. Vol. 14, No 1. P. 261–268.
- Soetbeer F. Über die Körperwärme der poikilothermen Wirbeltiere, *Arch. f. exp. Pathol.* Bd. 1898. Vol. 40. R. 53–80.
- Tigerstedt R. Die Production von Wärme und der Wärmehaushalt (S. 1–104), *Handbuch der vergleichenden Physiologie* herausg. von Winterstein., 1910. 1060 S.
- Van ‘T Hoff J. H. Études de dynamique chimique. Amsterdam: F. Muller & Co., 1884. 236 p.
- About animal parts *Per. s grech. M.: Biomedgiz,* 1937. 219 p.
- Bahmet’ev P. I. The natural temperature of bees and insects in general *SPb.: Tip. V. Demakova,* 1899. 11 p.
- Berezov T. T. Korovkin B. F. *Biological Chemistry M.: Medicina,* 1998. 704 p.
- Biochemistry, Red. E. P. Severin. M.: Izd. dom «GEOTAR-MED»,* 2004. 784 p.
- Biological Encyclopedic Dictionary M.: Sovetskaya enciklopediya,* 1986. 831 p.

- Bogdanov O. P. Ecology of the reptiles of Central Asia Tashkent: Nauka, 1965. 259 p.
- Cherlin V. A. Cellarius A. Yu. Dependence of the behavior of the phoorsa, *Echis multisquamatus*, Cherlin 1981, on temperature conditions in Southern Turkmenistan, Fauna i ekologiya amfibiyy i reptiliy palearkticheskoy Azii. L.: Nauka, 1981. P. 96–108 (Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR, t. 101).
- Cherlin V. A. Comparison of the plate-tailed (*Teratoscincus scincus scincus*) and the fringe-toed (*Crossobamon eversmanni*) geckos, Vestnik Tambovskogo universiteta. Seriya: Estestvennye i tehnicheckie nauki. 2013. T. 18, vyp. 6. P. 3110–3112.
- Cherlin V. A. Evolution of thermobiological statuses in vertebrates. Article 2. Development of relations with temperature in vertebrates, Zhurnal obschey biologii. 2021. T. 82, No. 6. P. 459–477.
- Cherlin V. A. Reptiles: temperature and ecology Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 p.
- 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 relationship between ectothermy and endothermy in the evolution of vertebrates, Zhurnal obschey biologii. 2024. T. 85, No. 3. P. 244–266.
- Cherlin V. A. The significance of changes in the intensity of conjugated and non-conjugated mitochondrial respiration in the evolution of vertebrates, Uspehi sovremennoy biologii. 2017. T. 137, No. 5. P. 479–497.
- Gavrilov V. M. Ecological, functional, and thermodynamic prerequisites and consequences of homiothermy on the example of avian energy research, Zhurnal obschey biologii. 2012. T. 73, No. 2. P. 88–113.
- Golovanov V. K. Temperature criteria for the vital activity of freshwater fish M.: Poligraf-Plyus, 2013. 300 p.
- Korosov A. V. A simple basking model of the common viper (*Vipera berus* L.), Sovremennaya gerpetologiya. 2008. T. 8, vyp. 2. P. 118–136.
- Koshtoyanc H. S. Fundamentals of comparative physiology T. 1. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1950. 524 p.
- Nil'sen K. Physiology of animals T. 1. M.: Mir, 1982. 414 p.
- Rubin A. B. Biophysics of cellular processes Kn. 2. M.: Vysshaya shkola, 1987. 303 p.
- Ryumin A. V. Temperature sensitivity of vertebrates and the biological path of origin of warm-blooded forms, Sbornik studencheskih nauchnyh rabot MGU. 1939. Vyp. 6. P. 55–84.
- Ryumin A. V. The importance of temperature in the ontogenesis and phylogeny of animals, Uspehi sovremennoy biologii. 1940. T. 12, No. 3. P. 504–515.
- Slonim A. D. Ecological physiology of animals M.: Vysshaya shkola, 1971. 448 p.
- Slonim A. D. Physiology of thermoregulation L.: Nauka. Leningr. otd-nie, 1984. 378 p.
- Strel'nikov I. D. Light as a factor in animal ecology. The first article. The effect of solar radiation on the body temperature of some poikilothermic animals (to the ecology of the animals of the Kara-Kuma desert), Izvestiya Nauchnogo instituta imeni P. F. Lesgafta. 1934. T. 17–18. P. 313–372.
- Strel'nikov I. D. The importance of solar radiation and the interaction of physical and geographical factors in the ecology of animals of various landscapes (To the question of the importance of physical geography in animal ecology), Problemy fizicheskoy geografii. 1948. No. 13. P. 145–155.
- Strel'nikov I. D. The importance of solar radiation in the ecology of alpine reptiles, Zoologicheskij zhurnal. 1944. T. 23, No. 5. P. 250–256.
- The Great Encyclopedic Dictionary 2000 URL: <https://bcoreanda.com/ShowTreck.aspx?ID=459> (data obrascheniya: 12.03.2025).
- Vernon H. M. The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature, J. Physiol. 1897. Vol. 21 P. 443–496.
- Vil'son P. V. Respiratory enzymes M.: Inostrannaya literatura, 1952. 416 p.