



<http://ecopri.ru>

<http://petsu.ru>

Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 2. № 2(6). Июнь, 2013

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. Калинин
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. Красноармейская, 31. Каб. 343.

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



Рецензия на книгу В. А. Черлина «Термобиология рептилий. Общая концепция». СПб.: Изд-во «Русско-балтийский информационный центр БЛИЦ», 2012. 362 с.

КОРОСОВ
Андрей Викторович

Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru

© 2013 Петрозаводский государственный университет

Получена: 16 сентября 2013 года

Опубликована: 30 сентября 2013 года

Наконец появилась объемная монография В. А. Черлина, известного специалиста по термобиологии рептилий, которая дает полноценное представление о его воззрениях на этот предмет. Текст семи глав книги (объемом 362 с.) содержит как теоретические построения, так и описание богатой натурной фактологии. Личный лейтмотив рецензии состоит в том, чтобы, опираясь на заложенный в монографии фундамент, попытаться наметить пути построения общей модели терморегуляции рептилий.

Введение написано не вполне привычно – от первого лица, но ярким, живым языком. В кратком обзоре состояния дел автор отдает дань уважения своим предшественникам, выражает признательность своим учителям и коллегам. Далее он обсуждает фундамент своих воззрений, в частности базовые принципы аутоэкологии, структуру термобиологии (по Huey, 1982) (*в которой, однако, доминирует не син-, но демэкологические взаимосвязи*), оценивает достижения советской герпетологии, критикует современное бессознательное увлечение герпетологов-термобиологов вариационной статистикой, часто неоправданное.

Такое введение воодушевляло предвкушением действительно стоящей работы. Забегая вперед, можно смело сказать, то эти ожидания не были обмануты.

Рассматривая тему терморегуляции имело бы смысл, на наш взгляд, отвести специальный подраздел проблеме собственно регуляции, теория которой хорошо развита в физиологии. Автор уделяет внимание этой теме в разделе 2.7, где рассказывается о схеме терморегуляции, но очень кратко и без выхода в практику.

Главу 1 «**Рептилии – высшие эктотермы**» автор начинает с уместного очерка термобиологии животных, в том числе и рептилий (холоднокровных, брадиметаболических, эктотермных), дает дефиниции основным понятиям.

Оценку эффективности метаболизма рептилий автор строит на собственных материалах по зависимости от температуры тела интенсивности серии физиолого-биохимических процессов рептилий, амфибий и млекопитающих сходных размеров. Было показано, что связанный с увеличением температуры тела рост интенсивности обменных процессов у рептилий приближается к показателям млекопитающих. В частности, при физиологически оптимальных температурах тела «для каждого из видов (37° для мыши и 42° для агамы) ... скорость фосфорилирующего окисления ... одинакова» (с. 27). Следующий далее краткий предметный обзор иллюстрирует авторскую мысль о зависимости от температуры тела практически всех физиологических функций рептилий. При этом впервые начинает складываться впечатление о существовании некой постоянной реакции рептилий на одинаковую температуру, об однозначности жесткой видовой нормы, «физиологически оптимальных» температурах.

К сожалению, в тексте практически ничего не говорится об акклимационных способностях рептилий, о варьировании их температурных реакций по сезонам, в зависимости от возраста, пола,

состояния животного (исключением являются данные по сезонному варьированию температурной устойчивости мышечной ткани). Как известно, даже непродолжительная жизнь при пониженных температурах (неделя-две) приводит к биохимическим перестройкам, обеспечивающим «температурные компенсации», возрастание уровня метаболизма рептилий до нормального (Шмидт-Ниельсен, 1982; Хочачка, Сомеро, 1988; Шилов, 1998). Возможно, при этом будут меняться и температурные предпочтения.

В заключительной части главы для характеристики рептилий как высших эктотермных животных автор использует, на наш взгляд, очень удачный термин «диалектика связи температуры тела рептилий со средой» (с. 34). Он призван подчеркнуть противоречие между полной зависимостью температуры тела рептилий от температуры (теплоты) среды и терморегуляционными адаптациями рептилий, избавляющими их от этой зависимости путем стабилизации температуры тела «в течение нескольких часов суток» (с. 30). Возможно, здесь была бы полезна простая иллюстрация этого феномена (аналогичная рис. 43, с. 274).

В двух начальных разделах главы 2 «**Терморегуляция у рептилий**» В. А. Черлин приводит детальную, тщательно разработанную и ранее представленную в авторских публикациях (но частично дополненную) классификацию всех мыслимых понятий, актов и характеристик, связанных с терморегуляционным поведением рептилий. Многие из этих понятий уже широко используются в термобиологии, иные составляют предмет для дискуссии, однако очевидно одно – на основании обобщения огромного объема наблюдений автором подготовлен детальный теоретический базис для дальнейшего развития термобиологии рептилий. Очевидно, что эта глава играет роль идейного ядра всей книги.

В первом же разделе автор вводит принципиально важное деление состояния рептилий на три категории – активное, неактивное и переходное, подчеркивая, что «рептилии способны выбирать и эффективно регулируют температуру тела только в период активности...» (с. 37). Здесь же обсуждается проблема сложности определения у рептилий активного состояния, которое «нужно научиться достаточно четко различать» (с. 37).

В следующем разделе (2.2) приводится дробная классификация форм «термозависимого» поведения в данном контексте. Для активного состояния выделяется ТПС (термостабилизирующее поведение), ТНП (термонеutralное поведение), баскинг, терминг, добровольный перегрев, дневной отдых; для переходного состояния – нагревание, остывание, псевдо-ТСП; для неактивного состояния – ночной покой, анабиоз.

Раздел 2.3 посвящен описанию показателей, призванных характеризовать состояние животных. Автор разделяет их многообразие на две группы. Термофизиологические показатели характеризуют температурные «предпочтения и границы» существования рептилий в максимально широком диапазоне условий среды. Эти значения выражает видовую норму, тогда как термоэкологические показатели, определенные в ограниченном диапазоне проявления факторов среды, демонстрируют лишь часть потенциально возможного диапазона температурных реакций рептилий.

К числу термофизиологических показателей автор относит

- диапазон температур тела активного состояния,
- максимальную и минимальную добровольные температуры,
- узкий диапазон оптимальных температур тела,
- критические минимальные и максимальные температуры наступления шока,
- температуру ночного покоя,
- диапазон суточных колебаний температуры тела,
- «запас температурной прочности вида».

В число термоэкологических показателей отнесены

- диапазон добровольных температур тела,
- минимальные и максимальные добровольные температуры тела,
- предпочитаемые температуры,
- ночные температуры,
- суточный перепад температур.

Классификация визуализирована с помощью серии широко известных по авторским публикациям кросс-диграмм, на которых качественные категории типов поведения рептилий четко ограничены

количественными термофизиологическими порогами. Они необходимо дополняют полноценную картину детально описанной феноменологии термозависимого поведения рептилий. Диаграммы имеют сложную структуру, богатое эмпирическое и теоретическое содержание. Ось ординат характеризует температуру тела, ось абсцисс несет единицы времени суток. На плоскости осей изображен график усредненного хода температуры тела особей данного вида (при определенных условиях среды). Типичная кривая температуры тела утром поднимается вверх, днем колеблется в некоторых пределах и опускается вечером до температуры укрытий. Существенно на этой диаграмме то, что ось абсцисс несет еще и шкалу этологических проявлений, шкалу элементарных актов поведения, которые проявляются в течение суток в зависимости от температур тела животного (термозависимое поведение). Наблюдая большое число видов рептилий, автор пришел к выводу о том, что разные формы термозависимого поведения осуществляются в специфически различных диапазонах температур тела. Отсюда следует, что отдельные поведенческие акты, соответствующие специфическому состоянию особи, могут быть охарактеризованы вполне определенными температурными границами, обретающими поэтому ясное физиологическое содержание. Шкала актов термозависимого поведения придает простому графику динамики температур смысл полной физиологической характеристики состояния особи в течение суток. Как справедливо отмечает автор, многие исследователи, к сожалению, не считаются с корреляцией между состоянием животного и температурой его тела и при выполнении статистической обработки полевых материалов получают не экологические характеристики рептилий, а рукотворные артефакты.

Однако магия этих замечательных диаграмм, учитывающих почти все явления жизни рептилий, настолько велика, что, на наш взгляд, уже мешает дальнейшему развитию термобиологии рептилий. Практически все науки проходили (или проходят) путь от вербализации – к квантификации, от категорий – к числам, от классификаций – к количественным моделям. В этом контексте позволительно будет высказать ряд предварительных замечаний против готовой и работающей системы авторских наработок. Во-первых, при построении модели терморегуляции рептилий (по названию главы) следует не маскировать смешанный характер эколого-физиологических категорий термином «термозависимое поведение», а четко отделить все формы поведения, прямо не являющиеся терморегуляционными, в том числе термонеutralное поведение, терминг, анабиоз, а также соответствующие им показатели, оставив только те понятия, которые относятся собственно к регуляции. Во-вторых, стоит критически переосмыслить деление состояний рептилий на активное (при высокой температуре), полу- и вовсе неактивное (при пониженной температуре), поскольку в этом пункте автор противоречит и самому себе, и фактам. Так, оказывается, что температура ночного покоя – это та, «которую рептилии выбирают...» (с. 48); получается, что остывшие особи активно выбирают себе неактивное состояние. Сюда же следует отнести приведенный ниже (с. 247) пример добровольной регуляции температуры тела днем (Nauveau, 1979), также пример ухода змей на холодную зимовку из теплого террариума (Nauveau, 1975). Другие факты: еще холодная рептилия с восходом солнца выходит «на баскинг», расплывается (увеличивая площадь восприятия излучения), в поверхностных сосудах открываются шунты для быстреего теплообмена с внутренними слоями тела ... а к вечеру или в напалзающей тени они скручиваются в петли, клубки, меняя плотность колец и поверхность потери тепла, к ночи уходят в убежище. Если таких особей во всех своих (и мн. др. – см. раздел 2.5) важнейших терморегуляторных отправлениях считать «неактивными», то отличие активных животных от неактивных останется лишь делом «умения», а не научной методики. На наш взгляд, принятые автором критерии отличия «неактивного» состояния от «активного» вполне адекватны, но только с точки зрения этологии; они всего лишь разделяют ситуации, когда рептилии «... быстры и ... точны» (с. 35) от ситуаций, когда животные «...вынуждены совершать поведенческие акты... но делают это крайне неэффективно, неточно» (с. 36), поэтому их «движения недостаточно быстры, точны и результативны» (с. 44). Таковую особенную активность отделить от прочей активности следовало бы каким-либо специальным термином. Общий же критерий «жизненной» активности (целесообразности) должен быть не узким, а широким, экологическим – если поведенческий акт способствует достижению популяционной «цели» – выжить, то все подобные акты можно считать целесообразными, а животных, их совершающих, активными. Соответствие самому общему, экологическому, критерию достигается при стремлении соответствовать физиологическому критерию, оптимальному состоянию внутренней среды организма, в терморегуляции – стремлением поддерживать комфортное температурное состояние тела. Модель терморегуляции должна включать в себя все формы поведения, выполняющие терморегуляторные функции, независимо от текущей температуры тела животного.

Все сказанное не ставит под сомнение авторские наработки, а именно – всестороннее и

полноценное описание феномена терморегуляционного поведения рептилий. Больше того, авторский подход находит свое оправдание еще и в том, что при нем формируется целостное впечатление о «температурной жизни» рептилии вообще, а не только о том небольшом фрагменте суток, когда животное так или иначе реагирует на температуру собственного тела и тепловую обстановку.

В начале следующего интересного раздела 2.4 дана характеристика основных источников тепла для рептилий – теплопередача от воздуха, почвы, солнца. *Правда, почему-то автор уделит свое внимание только инфракрасному излучению, на которое приходится лишь половина энергии солнечного потока.* Здесь же приводятся разнообразные сведения о морфологических особенностях рептилий, обеспечивающих теплообмен со средой. Оценивается роль размеров тела (в контексте географической и биотопической изменчивости факторов среды), связь характера щиткования со способностью к терморегуляции за счет транспирации, роль окраски тела в отражательной способности (*хотя это свойство относится только к видимой части излучения солнца*), способности животных к использованию в терморегуляции разных органов.

Пожалуй, самая интересная часть – 2.5. Здесь на фоне серьезного литературного обзора собраны и классифицированы, наверное, все формы физиологической и поведенческой терморегуляции рептилий. Даны конкретные примеры полипноэ, транспирации с покровов, эндогенной теплопродукции (при насиживании, пищеварении, патологии), вазомоторики, выпучивания глаз. Выполнен анализ терморегуляционных способностей ряда видов ящериц в контексте их экологии. С фактами и библиографическим анализом детально описаны в общей сложности 16 типов элементарных поведенческих актов, обслуживающих терморегуляцию рептилий. В заключении раздела показано, что точность терморегуляции рептилий зависит от многих факторов: текущих энергетических трат, знакомства с территорией, конкурентными отношениями и другими естественными и «стрессовыми» воздействиями. *К сожалению, подраздел «точность терморегуляции» не содержит никаких абсолютных или относительных количественных показателей и тем самым по содержанию не соответствует названию. Между тем это очень важная тема, которую в рамках физиологической теории регуляции можно переформулировать так: что отражает наблюдаемая изменчивость температуры тела – варьирование температурных факторов среды, низкую (и переменчивую) чувствительность рептилий к их изменению, вообще слабые возможности механизма терморегуляции рептилий удерживать заданную температуру тела или же просто методические ошибки?*

Подойти к ответу на этот вопрос достаточно близко позволяет раздел 2.6 «Стабильность и изменчивость термобиологических показателей». В первой части раздела автор, обобщая огромный горький опыт (в основном чужой), высказал пять важнейших соображений о корректности получаемых количественных оценок: следует разделять полноценные термофизиологические и неполноценные термоэкологические характеристики (оцененные во всех возможных или только в ограниченных диапазонах температурных факторов среды соответственно); следует различать характеристики, относящиеся к разным состояниям активности; не следует рассматривать усреднение некорректных данных как процедуру повышения их репрезентативности; нельзя абсолютизировать важность статистического различия оценок (главным критерием остаются биологически значимые различия); следует ответственно пользоваться терминами, в частности «предпочитаемые температуры», за которым должен стоять феномен активного выбора животным, а не простая констатация факта наблюдения. Далее следует крупный блок фактических данных, собранных строго в соответствии с авторской методикой, подробно изложенной в главе 6. Сравнительный анализ термобиологии, выполненный на примере нескольких видов ящериц, позволил автору выделить действительно реальные видовые отличия температурных предпочтений и связать эти особенности с биологией объектов исследования. Опираясь на эту богатую фактуру, автор вновь возвращается к обсуждению различий между термофизиологическими и термоэкологическими показателями, но теперь гораздо более предметно и детально. На многочисленных примерах он показывает, что обобщенные статистические («термоэкологические») характеристики температуры тела рептилий могут сильно зависеть не только от географического положения местности, сезона, типа биотопа, но даже от микрорельефа одной местности, от структуры социальных связей, межвидовых отношений и пр. Обсуждая содержание «термофизиологических» показателей, автор делает вывод, что «максимальные и минимальные добровольные температуры показывают вполне очевидное постоянство», следовательно, «определяются не экзогенными, а эндогенными причинами» (с. 111). В свою очередь, поддержание диапазона постоянных температур «обеспечивается у рептилий благодаря устройству и деятельности систем терморегуляции» (с. 114), а «границы температур активного состояния регулируются чувствительностью верхнего и нижнего регуляторов» (с. 113) (причем, в зависимости от

типов терморегуляции у одних видов рептилий более развит один, у других – другой из регуляторов). Большое ничего о механизме терморегуляции в этом разделе не говорится, но делается отсылка с разделу 2.7. Резюмируя, автор делает серию важных заключений о существовании термобиологических показателей: физиологические видовые показатели активности стабильны по ареалу и сезонам, физиологические видовые показатели покоя изменчивы... термоэкологические показатели могут заметно различаться... стабильность видовых термофизиологических требований рептилий к среде ограничивает области видового ареала и др. В своем стремлении обнаружить у рептилий эндогенные параметры физиологической регуляции температуры тела автор совершенно прав, однако, на наш взгляд, показатели, предложенные в качестве термофизиологических, всего лишь описывают эколого-физиологическую феноменологию, но не позволяют описать этолого-физиологический механизм терморегуляции. Причина состоит в том, что для объяснения терморегуляции автор почему-то не привлекает теорию регуляции. Типичная физиолого-этологическая схема регуляции описывается фреймом отрицательной обратной связи (Меницкий, 1979; Эккерт и др., 1991; Леках, 2002; Коросов, 2008). В нем четко обозначены главные показатели гомеостаза – это, во-первых, некая **физиологическая переменная**, которая в силу внешних (экологических) и внутренних причин постоянно меняется, во-вторых, сохраняемое в памяти системы неизменное «штатное» значение (уровень) этой переменной (**физиологическая константа**). Обратная связь, как бы она ни была организована, призвана отслеживать отклонения **переменной** от **константы** и в случае биологически значимых отклонений активировать компенсаторные функции организма. Для нашего случая в первом приближении можно считать, что физиологической переменной является текущая температура тела (или части тела), константой – некое целевое значение температуры, на которое животное реагирует (стремится или избегает), а компенсаторные реакции – поведенческие акты терморегуляции. Автор единственный раз сказал о штатном параметре, назвав его регулятором (который может быть верхним или нижним), но не включил его в схему дальнейших рассуждений. Однако предмет заслуживает внимания, поскольку физиологический параметр нельзя точно количественно определить с помощью натуральных наблюдений, используя предложенную автором методику деления особей на активных и неактивных, т. е. применяя качественный маркер уже достигнутого состояния. Дело в том, что регуляция с помощью обратной связи вообще характеризуется некоторой инерционностью, в том числе физиологическая, а особенно поведенческая. Во-первых, животное реагирует на **отклонение** температуры от штатного параметра, которое может быть достаточно большим (несколько градусов) и зависеть от состояния или статуса особи. Поведенческое реагирование не может быть очень оперативным (в отличие от физиологической реакции гомойотермных организмов на охлаждение или нагревание), иначе рептилиям пришлось бы все время быть в движении в стремлении поддержать положенный уровень температуры тела (что вряд ли энергетически оправдано). В результате довольно большая доля особей, еще не отреагировавших на предкритическое состояние, будет иметь температуру, превышающую физиологическую константу. Во-вторых, даже после реализации терморегуляторного поведенческого акта температура тела не сразу придет «в норму», а вначале будет изменяться в том же направлении. Таким образом, экстремальные значения температуры тела, наблюдаемые в природе (выделенные для всех или для части, например активных, особей), не будут соответствовать физиологическим константам, а представляют собой статистические термоэкологические характеристики (поскольку определяются действием внешних обстоятельств). Складывается формула: $T_{\text{максимальная}} = T_{\text{пороговая}} + T_{\text{отклонения}} + T_{\text{инерции}}$. Для простоты можно в качестве физиологической константы, стимулирующей к терморегуляторному поведению, принять величину $T_{\text{критическая}} = T_{\text{пороговая}} + T_{\text{отклонения}}$. В этом случае должна измениться методика наблюдений, а именно: термофизиологическую критическую температуру тела (T_k) следует **фиксировать в момент осуществления терморегуляторного акта**. Вопрос о других способах оценки термофизиологических показателей будет рассмотрен ниже. Итак, разделение особей на активных и неактивных оправдано как методический прием приближения к оценке термофизиологических констант, однако эти оценки по смыслу являются хотя и довольно точными, но термоэкологическими характеристиками проявления феномена терморегуляции рептилий. Вторая группа показателей, справедливо названная автором термоэкологическими, должны быть снабжена эпитетом «неточные», или «неполные». Здесь уместно уточнить терминологию. Физиология стремится описать регулятор температуры (обратную связь), поэтому термофизиологические показатели уместно обозначать словом «терморегуляторные» (или «терморегулирующие»); экологические наблюдения дают характеристику феномена терморегуляции, поэтому термоэкологические показатели лучше обозначать как «терморегуляционные» (или «терморегулируемые»).

Название следующего раздела (2.7) – «Общая схема организации терморегуляции в нервной системе рептилий» – не соответствует содержанию. Здесь приведены ссылки на источник и иллюстрация морфологической схемы терморегуляторных структур у рыб (нейроны, рецепторы, эффекторные системы) (при этом остается непонятным, чему соответствуют линии на рисунке), но практически отсутствует описание функционирования этой структуры. Далее следует необъясненный вывод о наличии четкой верхней и нижней размытой «границы температуры тела», от которого автор (опять-таки непонятным образом) переходит к классификации типов терморегуляции рептилий, иллюстрируя эту мысль весьма сложной и никак не объясненной диаграммой. Если к сказанному добавить, что отсылка к рисунку и содержанию этого раздела была сделана десятью страницами ранее, можно в целом констатировать довольно неудачную компоновку данного материала. Частично эта краткость компенсируется развернутым анализом проблемы в разделе 2.8, но тогда возникает вопрос о том, зачем этот текст был разделен? В книге представлены всего три структурных схемы регуляции (в разделах 2.7, 3.4, 3.5), но объяснение первой из них выполнено, на наш взгляд, нечетко. Кроме структурных, есть и содержательные претензии. Если ведется описание феномена терморегуляции отдельной особи, рационально ли в поисках его механизма перешагивать через ряд структурных уровней иерархии и сразу переходить к клеточному (нейроны, рецепторы)? В частности, возникает вопрос, в каких частях тела локализованы те рецепторы, о которых говорит автор? В термоградиент-приборе доминировать будут, видимо, брюшные рецепторы, при инсоляции – спинные, но решение о проявлении акта будет принимать не отдельный нейрон или два. Для построения принципиальной модели терморегуляции в обычных условиях, когда ЦНС получает большой объем разнообразной рецепторной информации, следовало бы говорить не о чувствительности отдельного нейрона, а о формировании мотивации к той или иной форме терморегуляторного поведения в некоем условном «центре», например «гипоталамусе». Тогда мы приходим к известной схеме регуляции мотивированного поведения (Анохин, 1979) с помощью отрицательной обратной связи, включающей такие показатели, как обстановочная афферентация (у нас – тепловые потоки и стрессовые воздействия среды), контролируемая переменная состояния системы (температура тела), штатное значение и предельное отклонение этой переменной, эффекторные системы (морфологические, физиологические и поведенческие свойства вида), программы компенсаторного действия (акты физиологической и поведенческой терморегуляции). Такую схему можно обсуждать в алгоритмическом и количественном аспектах, использовать при построении имитационной модели.

В разделе 2.8 рассматриваются два основных типа устройств терморегуляции рептилий. Термонейтрально активные рептилии (ранее называемые автором «потенциально ночные животные») отличаются от термостабильно активных («потенциально дневных животных») тем, что «у них не очень определена регуляция нижнего предела активности» (с. 127). В результате у первой группы «температура тела... почти не отличается от температуры среды», т. е. они «осваивают зону, лежащую вблизи или ниже... оптимальных температур тела». Представители же второй группы «осваивают температурную зону, лежащую вблизи и немного выше диапазона оптимальных температур тела», «у них присутствует определенная регуляция верхней и нижней границы температуры активного состояния» (с. 128). Количественно это отличие выражается в том, что у термонейтрально активных рептилий минимальная температура активности существенно ниже, чем у термостабильно активных животных. По мнению автора, к первой группе относятся гекконы, змеи и клювоголовые, ко второй – в основном все остальные рептилии; они рассматриваются как два «филогенетически самостоятельных направления развития пресмыкающихся» (с. 129). В развернутом виде этот тезис обосновывается в главе 5 (с. 225).

Глава 3 «Способы адаптации рептилий к термальным условиям среды» представляет обширный фактический материал по вариантам терморегуляции разных видов рептилий в сходных и различных термальных условиях (термин «термальный» ассоциируется только с чем-то теплым – «термальные источники», хотя должен относиться ко всему диапазону температуры среды обитания рептилий, включая низкие). Автор избрал эффективный прием демонстрации терморегуляторных адаптаций при сравнении пар видов, обитающих совместно, но обладающих как разными морфологическими свойствами, так и термобиологическими характеристиками. Существенную роль в этом изложении играют представленные разнообразные типы иллюстраций, в то числе графики температуры тела с наложением на графики температуры компонентов среды и типов терморегуляционного поведения, частотные диаграммы встречаемости животных в зависимости от времени суток и температуры среды, графики динамики температуры тела принудительно нагреваемых животных, диаграммы зависимости температуры тела от температуры среды с

изотермами. Этот специфический набор иллюстраций не только обеспечивает наглядность объяснениям, но должен рассматриваться как алгоритм последовательного анализа термобиологических способностей вида, как необходимый трафарет презентации любых исследований по термобиологии рептилий. Выпадение какой-либо из этих форм анализа неизбежно обеднит выводы. Этот богатый фактический материал (из раздела 3.2) служит обоснованием общих заключений раздела 3.1. Автор указывает на то обстоятельство, что в любой отдельной географической точке живут виды с разными термобиологическими показателями, и поэтому величины этих показателей не являются специфическими адаптациями к климату данного района. Из этого следует, что ориентируясь только на значения термобиологических характеристик, невозможно объяснить закономерности географического распространения разных видов рептилий. Существенное значение в специфике терморегуляционного поведения имеют как морфологические особенности видов, так и пространственное (микробиотопическое) и временное (суточное, сезонное) распределение активности особей.

На основании этих фактов и соображений в разделе 3.3 автор предлагает схему «механизма формирования пространственно-временной суточной структуры активности», из которой должно следовать, что в конкретных температурных условиях среды для рептилий данного вида (с определенными морфологическими, физиологическими и поведенческими особенностями) имеется единственно возможный вариант пространственно-временной структуры активности. Среда как бы предоставляет рептилиям богатый «шведский стол» температурных «блюдов», из которых каждый вид, исходя из собственных потребностей и возможностей, составляет собственную вполне специфическую «диету». Представленная на рис. 28 (с. 180) блок-схема «механизма формирования... структуры активности» призвана наглядно, емко представить взаимодействие всех обсуждавшихся выше компонентов термобиологии. На ней изображено 8 блоков и 8 стрелок между блоками. На наш взгляд, она удалась как хорошая основа для обсуждения общего «механизма пространственно-временной структуры активности». *В то же время схема частично противоречит предыдущим высказываниям автора и некоторым принципам логики. Как пишет автор, «термофизиологические показатели характеризуют ... потенциальные пределы температурных предпочтений (с. 46) ...диапазоны температур тела в рамках физиологически стабильных границ, которые рептилии имеют возможность выбирать... (с. 45). Таким образом, по логике автора, поведение особей контролируется (задается, определяется) термофизиологическими характеристиками (ТФХ), однако на схеме эта связь отсутствует. Термоэкологические характеристики (ТЭХ) обозначены как эндогенные характеристики видов, хотя ранее определены как такие, которые «имеют возможность проявиться в данных климатических и экологических условиях» (с. 45), т. е. существенно модифицированы экзогенными причинами. Также неясно, зачем разделять среду на «экологические условия-ограничения» и «пространственно-временную организацию "термальной среды"», в которой эти ограничения и реализованы. С точки зрения построения алгоритма для моделирования в схеме эклектично объединяются «системы», «структуры» и «параметры», аналитическая (или количественная) расшифровка которых неизбежно приведет к существенной перестройке схемы. Также можно обратить внимание на неточности в терминах. Наблюдая терморегуляционное поведение рептилий (ТРП), мы получаем термобиологические характеристики, эта связка на блок-схеме должна была бы обозначаться так: поведение -> показатели. На рисунке же поведение и показатели взаимодействуют друг с другом (в терминах автора: (ТФХ ->ТЭХ) + ТРП ->...). С учетом высказанных выше наших замечаний названную последовательность логично представить иначе: физиологические параметры - (определяют, задают) - вид терморегуляционного поведения особи - (которое количественно выражается как) - показатели терморегуляции; или ТФХ -> ТРП ->...->ТЭХ.*

В разделе 3.4 представлена схема «механизма формирования пространственно-временной структуры сезонной активности» рептилий, сущность которой, казалось бы, очевидна и совершенно четко выражена автором в первом абзаце: «В течение сезона изменяется суточная динамика термальных факторов среды и физиологическое состояние животных» (с. 181). Однако эти положения в схеме совершенно не развиты: блоки изменчивой среды отсутствуют вовсе, а блок физиологического состояния (в форме ТФХ) представлен в единственном числе, т. е. выражает сезонное постоянство. Вместе с тем вновь звучит странный тезис «термоэкологические характеристики... участвуют в формировании структуры суточной активности»; его противоречивость показана нами выше - следуя автору, ТЭХ являются неполным представлением ТФХ из-за ограниченности тепловых потоков от среды, ТЭХ - следствие (количественное выражение), а не причина сезонной динамики суточной активности. Указанные базовые противоречия не позволяют обсуждать другие компоненты схемы. Можно только отметить нерасшифрованные аббревиатуры «СПВА» «БВ».

В разделе 3.5 реализуется программное высказывание предыдущего раздела: «зная критический минимум суммы эффективных температур для данного вида, можно... определить, в каких районах он может жить...» (с. 183). С помощью 8 принципов автор четко обозначил стандартный способ расчета суммы температур (*при этом правильнее говорить о количестве теплоты, а не о «количестве тепла»*). По существу была построена количественная (арифметическая) модель динамики температуры тела (в зависимости от времени суток, сезона и погоды), реализованная у разных видов рептилий. Автор приводит 13 объемных таблиц (на книжный разворот) с расчетами теплообеспечения четырех видов ядовитых змей (две гадюки, гюрза, эфа) в 12 регионах стран СНГ. Модель наглядно показала, например, что при общем сходстве оптимальных температур у всех исследованных видов змей, сумма температур у «теплолюбивых» видов в 3 раза больше, чем у «холодолобивых», т. е. период осуществления одних и тех же жизненных процессов у них в 3 раза больше. Можно смело полагать, что придание этой модели большей реалистичности и дробности позволит прийти к новым открытиям. Общие результаты моделирования (сведенные в табл. 26), позволили автору с иной стороны подойти к заключению о факторах географического распространения рептилий.

Это объемное обобщение сформулировано в отдельном разделе 3.6 с ярким названием «Самый главный вывод (NB!)». Его примерный смысл состоит в том, что структура нервной организации терморегуляции задает жесткую видовую «матрицу» активности животных; виды выживают только в тех условиях, где реализация этой матрицы активности обеспечивает их жизненные потребности; видовой ареал ограничивается неспособностью вида набрать нужный объем теплоты при реализации видового типа терморегуляционного поведения. На первый взгляд, это общее место: рептилии не живут там, где условия обитания им не подходят. Однако вывод ориентирован вовсе не на среду, а на видовые особенности: рептилии не живут в тех условиях, в которых реализация их видового терморегуляционного стереотипа не позволяет получить нужного количества тепла. Это уже совсем другой ход мысли: границы видового ареала этих эндотермных животных детерминируются не теплообеспечением среды, но стереотипами терморегуляторного поведения. Уровень рептилий поднимается от пассивных червей до активных высших животных. *На наш взгляд, эта интересная теория (гипотеза) очень хорошо обоснована и проиллюстрирована, но не доказана. Требуется еще, как минимум, три компонента – 1) прозрачная (простая) модель терморегуляции, параметры которой для разных видов оцениваются однозначно, непротиворечиво, объективно и статистически значимы; 2) сравнительные термобиологические исследования по ареалам серии видов (или специальный подбор соответствующих данных); 3) описание теплообеспеченности местообитаний (в терминах автора – пространственно-временной организации термальной среды), которые в количественной форме иллюстрировали бы авторскую мысль ПВС -> БВ .*

Глава 4 «**Физиолого-экологическая матрица вида и ее возможное применение**» посвящена именно тому, как можно решить обозначенные проблемы. «Физиолого-экологическая матрица» (ФЭМ) – это описание параметров гомеостаза и значений факторов среды, благодаря которым животные могут удерживать физиологические характеристики в оптимальном диапазоне, это «система показателей, описывающих связь рептилии с условиями среды» (с. 218). Здесь автор кратко перечисляет основные теоретические посылки для создания ФЭМ, в основном представленные выше, дает обзор потоков информации, необходимых для создания описаний применительно к конкретному виду. Ниже приведена (упрощенная нами) структура ФЭМ, состоящая из 7 пунктов:

1. термофизиологические характеристики,
2. связь температуры тела с условиями среды,
3. отношение к влажности,
4. отношение к инсоляции,
5. особенности репродуктивного цикла,
6. особенности питания,
7. особенности поведения.

Далее автор рассматривает пример ФЭМ для среднеазиатской эфы (*в которой, правда, уже 8 пунктов*). На основании этого описания автор делает вывод о невозможности обитания эфы в северных пустынях, *однако отсутствие фактических данных о теплообеспечении этих регионов делает вывод условным, не доказанным*. Несмотря на это, следует безусловно признать, что идея создания комплекса структурированных описаний термозависимого поведения рептилий очень интересна, поскольку побуждает к строгим оценкам вполне однозначно обозначенных параметров и переменных,

обоснованных теоретически. С характеристикой области применения ФЭМ, приведенной в разделе 4.2, также можно полностью согласиться. Действительно, практически любые экологические исследования рептилий корректно вести только через призму их терморегуляторного поведения, определяющего возможности и скорости всех процессов жизнедеятельности. Знание, структурированное в виде полноценной ФЭМ, видимо, реально может освободить от ненужного накопления данных по активности рептилий во всех возможных комбинациях факторов среды. Вероятно, ФЭМ позволяет выполнить анализ факторов географического распространения рептилий. Как хорошо показано автором, ФЭМ приносит огромную пользу в содержании и разведении рептилий в неволе. Приведенные примеры эффективности применения ФЭМ подтверждает, в первую очередь, тот факт, что знания автора по термобиологии рептилий глубоки и обширны. *Вместе с тем, на наш взгляд, автор заблуждается, рассматривая факт существования стабильного видоспецифического комплекса характеристики ФЭМ как единственно возможного, а значит, и универсального. В существующей форме она может вызывать ощущение полноты и завершенности термобиологической теории, когда набор исследуемых переменных, метод их получения и обработки стандартизован до уровня заполнения бланков. Однако возможны варианты. Например, теория регуляции с помощью обратной связи утверждает, что контроль с помощью одного критерия за уровнем единственной переменной внутренней среды организма (Ттела) в изменчивых условиях среды порождает богатую феноменологию (варьирование температур тела). Границы этой изменчивости Ттела (ТЭХ) не являются агентами регуляции, но всего лишь ее следствием. С точки зрения теории регуляции вести поиск и давать численную оценку следует именно и только физиологическим константам регуляции, что может принципиально изменить методику наблюдений (или их анализа), а также сильно упростить технологию полевых исследований. Может оказаться, например, что число параметров, управляющих терморегуляторным поведением, будет не больше трех (Коросов, 2008а). При этом может упроститься статистическая оценка терморегуляторных констант всего по нескольким наблюдениям. Возможно даже косвенное определение характеристик; например, преферентные температуры тела для рыб на 12-15° ниже верхних летальных (Голованов, 2012), а для рептилий (судя по табл. 27) - на 10-14°.*

Главу 5 «**Аспекты эволюции термобиологии рептилий**» автор посвятил рассуждениям о роли «эндогенных» и «экзогенных» факторов эволюции терморегуляции. По мнению автора, терморегуляторные «адаптации к различным условиям окружения», хотя и важны как «подгонка» видов к среде, но не являются причиной «появления новых высоких таксонов» (с. 241); «скорее всего, появление новых видов может иметь эндогенные причины» (с. 242), т. е. генетические.

Глава 6 «**Некоторые проблемы методики термобиологических исследований и интерпретации данных**» представляет собой замечательное руководство по исследованию термобиологии рептилий, глубоко продуманное и многократно верифицированное. Вначале (раздел 6.1) рассматривается предложенная нами модель баскинга обыкновенной гадюки. Автор совершенно точно и справедливо определяет ее как количественное построение, которое не противоречит модели автора и описывает лишь часть наблюдаемых явлений. *Однако этот «один из видов терморегуляторных реакций» полностью объясняет наблюдаемую в природе динамику температуры тела гадюки (связанную с терморегуляцией).* Автор, возможно, не захотел увидеть, что простота модели похитила из арсенала термобиологической терминологии почти все понятия - преферентные температуры, оптимальные температуры, диапазон критических температур. Физиологическая модель обратной связи терморегуляции ликвидировала большинство экологических характеристик, обнажая действительно важный параметр, целевую температуру. *На наш взгляд, есть основания для построения столь же простых моделей и для рептилий с другим (термостабильным) типом активности.* В следующих разделах автор описывает как азы, так и тонкости технологии натуральных полевых наблюдений (6.3) и лабораторных экспериментов (6.6). Здесь представлена общая схема исследования (6.2), при выполнении которой строго выдерживается общая методология оценки термобиологических показателей, характеризующих температурные границы диапазонов проявления тех или иных форм поведения животных (6.5, 6.8). Представлены варианты графического отображения и анализа материалов. Рассмотрены основные варианты ошибок при проведении исследований (6.4, 6.7). В разделе 6.9 автор высказывает свое отношение к способности некоторых статистических показателей отображать полученные материалы и дает рекомендацию «единственно правильным определять именно моду» (с. 300). *В этом методическом разделе обнаружились некоторые неточности. Вопреки мнению автора, выборочную среднюю арифметическую можно рассчитывать для любой совокупности; другое дело, что она, действительно, может и не давать «верное» (интуитивно ожидаемое?) представление о наиболее характерных ее свойствах. Можно посоветовать использовать простую и*

Коросов А. В. Рецензия на книгу В. А. Черлина «Термобиология рептилий. Общая концепция». СПб.: Изд-во «Русско-балтийский информационный центр БЛИЦ», 2012. 362 с. // Принципы экологии. 2013. Т. 2. № 2. С. 57-68.

показательную статистическую характеристику, удобную в использовании при отклонении от нормальности, – медиану (вместо средней) и медианное отклонение (вместо стандартного). Отметим, что для моды также можно рассчитать статистическую ошибку (например, методом бутстрепа). Мы дали лишь краткий обзор этой интересной главы, поскольку множество важных деталей все равно не рассмотреть, к тому же автором издана еще одна книга с более детальным описанием своей методики (Черлин, 2010).

Последние разделы книги – это объемные **Реферат**, **Abstract**, а также **Литература**, представленная списком из 500 источников.

Если кратко резюмировать общее впечатление от книги, то это будет много более полное осознание сложности проблемы терморегуляции, которую исследовали множество герпетологов и физиологов, с одной стороны, и воодушевление от авторской технологии четкого структурирования термозависимого поведения разных видов рептилий – с другой. Автор предлагает уйти от рыхлых феноменологических описаний по множеству промеров температуры тела рептилий и принять на вооружение совокупность термофизиологических показателей, которые выражают границы определенных типов поведенческих реакций. Для оценки пороговых физиологических характеристик рептилий предлагаются достаточно строгие этологические критерии. Оправданность этого подхода доказывается на обширном собственном материале. Своей замечательной книгой В. А. Черлин, безусловно, сделал существенный вклад в развитие экологической физиологии рептилий.

Библиография

Анохин П. К. Системные механизмы высшей нервной деятельности. [System mechanisms of higher nervous activity] М.: Наука, 1979. 453 с.

Голованов В. К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях [Ecological and physiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in the temperature gradient conditions]: Автореф. дисс. ... докт. биол. н. М., 2012. 46 с.

Коросов А. В. Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки [Dual negative feedback and thermoregulation model of the viper] // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. №1. 2008. С. 74–82.

Коросов А. В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) [A simple basking model of common viper (*Vipera berus* L.)] // Современная герпетология. 2008а. Т. 8. Вып. 2. С. 118–136.

Леках В. А. Ключ к пониманию физиологии. [The key to understanding physiology] М.: Едиториал УРСС, 2002. 360 с.

Меницкий Д. Н. Принципы самоорганизации функциональных систем [Principles of self-organization of functional systems] // Системный анализ механизмов поведения. М. Наука, 1979. С. 81–91.

Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. [Biochemical adaptation] М.: Мир, 1988. 568 с.

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

Шилов И. А. Экология. [Ecology] М.: Высш. шк., 1998. 512 с.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. [Animal Physiology] Приспособление и среда. [] В 2 кн. М.: Мир, 1982. 384 с., 414 с.

Эккерт Р., Рэндалл Д., Огастин Д. Физиология животных: механизмы и адаптации. [Animal Physiology: Mechanisms and adaptation.] Т. 1. М.: Мир, 1991. 424 с.

Huey R. B. Temperature. Physiology and the Ecology of Reptiles // Biology of the Reptilia. 1982. Vol. 12. London: Academic Press. P. 25–92.

Коросов А. В. Рецензия на книгу В. А. Черлина «Термобиология рептилий. Общая концепция». СПб.: Изд-во «Русско-балтийский информационный центр БЛИЦ», 2012. 362 с. // Принципы экологии. 2013. Т. 2. № 2. С. 57-68.

Naulleau G. Cycle d'activite de Vipera aspis (L.) et choix entre des conditions climatiques naterelles et artificielles // Vie et Milieu, 1975. 25. N 1. sec. C. P. 119-136.

Naulleau G. Etude biotelemetrique de la thermoregulatoin chez Vipera aspis (L.). Elevee on conditions artificielles // J. Herpetol., 1979. 13. N 2. P. 203-208.

Благодарности

Автор глубоко признателен А. Ю. Целлариусу за обсуждение рукописи.

Book Review: V.A. Cherlin. "Thermal Biology of Reptiles. The General Concept. " St. Petersburg.: Publishing House of the "Russian-Baltic information center BLITZ", 2012. p. 362.

**KOROSOV
Andrey**

Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru