

ТЕЗАУРУС ПО ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ РЕПТИЛИЙ

© 2024 г. А. В. Коросов¹, В. А. Черлин²*, Н. Д. Ганюшина¹¹Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Республика Дагестан, Россия

*e-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2024 г.

После доработки 02.04.2024 г.

Принята к публикации 13.06.2024 г.

На основе собственных и литературных материалов составлен словарь терминов по терморегуляции рептилий как эктотермных животных. Теоретической основой для этого обобщения послужили представления о процессе физиологической регуляции посредством отрицательной обратной связи. Рассмотрены различные способы терморегуляции, многообразие форм терморегуляторного поведения, выполнена классификация показателей температуры тела животных. Термозкологические показатели в основном отражают интенсивность воздействия на организм тепловых факторов среды, а термофизиологические параметры характеризуют состояние (температуру) особи в момент осуществления той или иной реакции на тепло. Обсуждаются методы конструирования параметров для отдельных актов терморегуляции. Намечены перспективные направления исследований терморегуляции рептилий.

Ключевые слова: термобиология, рептилии, терморегуляция, термозкологические показатели, термофизиологические параметры

DOI: 10.31857/S0042132424060063, **EDN:** NRHSKC

ВВЕДЕНИЕ

Термобиология рептилий — обширная область знаний. В той или иной степени она касается всех сторон биологии этой группы. Частью этой проблематики является терморегуляция — способность животных влиять на температуру своего тела. В отличие от аналогичных публикаций авторы сделали попытку собрать воедино термины, которые относятся к области только терморегуляции и только рептилий. При этом мы ориентировались как на источники литературы, так и на собственный опыт полевых, экспериментальных и аналитических исследований современных эктотермных рептилий.

Работа посвящена физиолого-этолого-экологическим аспектам терморегуляции. Авторы публикаций по термобиологии разных видов рептилий стремятся выявить критические границы выживания, оценивают диапазоны оптимальных для жизнедеятельности температур тела, суточные, сезонные и географические вариации температурных условий среды, устанавливают соотношения между тепловыми

условиями и потребностями животных, которые определяют пространственные границы их распространения и временные рамки их активности. Обычно очень широкая изменчивость температуры тела эктотермных животных затрудняет сравнение температурных характеристик особей, полученных в разные сезоны или в разных частях ареала. Для снижения варьирования используются, например, количественные методы: расчет уравнений зависимости температуры тела от условий среды с последующим сравнением этих параметров, расчет характеристик центральных тенденций объемных распределений. Другой путь — ужесточение методик измерений, когда наблюдение переносится в лабораторию с контролируемыми условиями. Наконец, было предложено при натурных наблюдениях обобщать данные по температуре тела для каждой из форм поведения отдельно. Эти меры позволяют существенно сузить оценки для интервалов оптимальных, преферентных, типичных температур тела и выполнить более обоснованные сравнения.

Одним из практических результатов настоящей работы выступает предложение о даль-

нейшем уточнении оценок терморегуляторных показателей: необходимо измерять температуры тела животных в момент начала осуществления актов терморегуляции. Этот подход использует знание о механизме физиологической регуляции посредством обратной связи — компенсаторная физиологическая реакция включается в тот момент, когда показатель внутреннего состояния организма значимо отклоняется от предзаданного нормального уровня. Как показали наши наблюдения, такие характеристики являются по сути видовой нормой, они схожи у разных особей рептилий одного вида, не зависят ни от статуса животного, ни от условий обитания и заметно отличаются у разных видов. К сожалению, этот путь организационно и методически существенно сложнее полевых натурных измерений температуры тела животных; он требует синхронной регистрации температуры тела (с помощью микродатчиков) и поведенческих актов терморегуляции (с помощью видеокамер) в условиях вольерного содержания.

Теория регуляции посредством обратной связи иногда упоминается в литературе, но практически никогда не используется при изучении терморегуляции рептилий. Предложения, сформулированные в данной статье, состоят в том, что кроме повышения эффективности методов исследований, эта теория должна изменить подход к поиску параметров разнообразных терморегуляторных реакций. Вместо фиксации феномена (варьирования значений температуры тела) предлагается косвенным образом оценивать физиологические константы терморегуляции. Фактически речь идет о существенной трансформации парадигмы в области исследования терморегуляции рептилий. Это обстоятельство потребовало изменения и уточнения формулировок некоторых устоявшихся термобихологических терминов.

Представленные материалы не следует воспринимать как претензию на последнюю унификацию понятийного аппарата теории и утверждение окончательного списка правильных дефиниций. Мы выбрали для данной статьи форму тезауруса лишь как прием изложения авторских идей и наработок. Преимущество такого формата состоит в том, что в тезаурусе каждое определение принимает максимально лаконичную форму и показывает связи с другими понятиями. Прийти к большей определенности нам позволили привлечение физиологической теории регуляции посредством отрицательной обратной связи и практика применения количественных методов. Мы попытались ограничить список только теми понятиями, которые непо-

средственно замыкаются друг на друге, т.е. входят в состав системы понятий по терморегуляции рептилий, используются в ключевых дефинициях. Чтобы добиться полноты и краткости, но избежать логического круга, кроме авторских, в тезаурус введен ряд общебиологических терминов. Термины снабжены определением, пояснением и предложениями актуальных направлений для разработки. Большое внимание уделено методам количественной оценки терморегуляторных параметров и показателей.

Цель статьи — собрать в одну систему все понятия теории терморегуляции рептилий, как она видится авторам в настоящее время.

ОБЩИЕ ТЕРМИНЫ

Термобихология — научное направление, для которого объектом исследования является взаимосвязь между температурой и жизнедеятельностью организма, в нашем случае — современных рептилий (Черлин, 2010). Один комплекс аспектов термобихологии рептилий: зависимость эмбриогенеза, морфологического строения, физиологических реакций, биохимических процессов и поведения особей от температуры их тела. Другой комплекс аспектов: зависимость температуры тела от активности самой особи — собственно терморегуляция (предмет данного исследования).

Гомеостаз — сохранение постоянства внутренней среды организма для обеспечения нормальной жизнедеятельности (питание, рост, размножение...) (Ноздрачев и др., 2002); способность “поддерживать состояние своей внутренней среды в узких рамках” (Эккерт и др., 1991, с. 12).

Температурный гомеостаз у рептилий — способность животных поддерживать температуру тела на достаточно высоком уровне (30–40°C) хотя бы некоторое время в течение суток (Черлин, 2014, 2016).

Регуляция, или управление, — “процесс воздействия на объект управления в целях изменения его поведения нужным образом” (Востриков, Французова, 2003, с. 14). Здесь важна именно жесткая техническая дефиниция, обладающая отчетливым методологическим смыслом: регуляция — это отдельная единичная реакция системы. Распространенные определения регуляции как “нормализации каких-либо функций организма” (Словарь..., 1987, с. 695) или “стабилизация изменчивости” (Glossary..., 2003, p. 265) неудовлетворительны. В них заложен смысл множества поочередно проявляющихся реакций в стремлении системы ликвидировать отклонение ее состояния как в сторону больших (избыток),

так и меньших (дефицит) значений изучаемой характеристики, что является дефиницией гомеостаза. На наш взгляд, слово *регуляция* можно использовать в качестве синонима к *гомеостазу*, но только в форме *биологическая саморегуляция*.

Мотивация — нервное напряжение, заставляющее животное выбирать врожденные или приобретенные программы осуществления поведенческих актов для удовлетворения какой-либо потребности (Меннинг, 1982; Судаков, 2006). Мотивация появляется, когда возникает потребность, когда характеристика внутренней среды организма отклоняется от предзаданного параметра гомеостаза, и исчезает, если потребность удовлетворена. Мотивация может быть подавлена (торможение) другой, более сильной. Мотивация к терморегуляции возникает, когда температура тела (или части тела) отличается от той или иной константы терморегуляции.

Физиологическая регуляция — “активное изменение функций организма или его поведения, направленное на обеспечение оптимальных условий жизнедеятельности, сохранение гомеостаза в меняющихся условиях окружающей среды” (Скопичев и др., 2004, с. 18); “...совокупность изменений, которые происходят в ответ на воздействие факторов..., приводят к ...полезному для организма результату” (Леках, 2002, с. 25). Авторы отчетливо выделили физиологическую регуляцию как отдельный акт активности организма, направленный на поддержание гомеостаза. Таким образом, гомеостаз обеспечивается многочисленными и разнообразными актами регуляции, исправляющими отклонения состояния организма от нормы.

Терморегуляция — направленное изменение особью температуры своего тела, “активный выбор определенных температур” (Коросов, 2015, с. 78). В физиологической литературе бытуют другие определения терморегуляции: “функция поддержания постоянной температуры тела” (Иванов, 1985, с. 36), “поддержание оптимальной... температуры тела” (Терморегуляция, 2016, с. 77) или “поддержание температуры тела в ограниченном диапазоне” (Glossary..., 2003, р. 97). Эти последние дефиниции в контексте нашего сообщения неприемлемы. Во-первых, они явно отрицают наличие терморегуляции у пойкилотермных рептилий. Во-вторых, не соответствуют техническому определению регуляции, приведенному выше, а являются синонимами понятию *температурный гомеостаз*. Термин *температурный гомеостаз* призван отразить феномен температурной устойчивости характеристик животного в меняющейся среде, тогда как термин *регуляция* относится к механизму

поддержания этого постоянства, к отдельному акту активности животного, к феномену сиюминутного изменения температуры тела за счет активности самого животного. Именно этот методологический принцип позволяет перейти к строгому количественному описанию регуляции посредством отрицательной обратной связи.

Терморегуляция рептилий — активный выбор температуры среды (Терморегуляция, 1985); активное управление потоками теплового баланса тела за счет изменения объемов тепловых потоков получаемых или отдаваемых телом (величина, соотношение и направленность тепловых потоков). Регуляция температуры тела рептилий (рис. 1) осуществляется в основном без термогенеза и реализуется посредством биохимических, физиологических и поведенческих реакций, а также за счет специальных морфологических приспособлений (см. ниже).

Обратная связь — влияние выхода процесса на его вход; кибернетическое понятие, позволяющее логически и математически описать механизм реализации гомеостаза (Винер, 1983).

Отрицательная обратная связь — механизм ликвидации отклонения характеристик системы от нормы (Шмидт-Ниельсен, 1982; Винер, 1983). Кибернетическая схема физиологической регуляции с помощью отрицательной обратной связи может быть одноконтурной, множественной и двухконтурной (Коросов, 2008а). Ниже мы рассматриваем в основном одноконтурные схемы, в которых ключевое значение имеет критерий нормы — тот или иной параметр терморегуляции. Какая-либо терморегуляторная реакция запускается только тогда, когда контролируемая (основная) характеристика состояния организма отклоняется от предзаданного значения параметра терморегуляции.

Терморегуляция рептилий посредством отрицательной обратной связи — кибернетическая (Коросов, 2008а; Коросов, Ганюшина, 2021а) (рис. 2, 3) и имитационная (Коросов, 2008б) модель восстановления измененных характеристик температуры тела животного в условиях меняющихся внешних тепловых потоков.

Например, *реакция избегания перегрева* в терминах обратной связи будет описана следующим образом (рис. 1): при нагревании текущая температура тела особи возрастает (на выходе), и, если сравнение с критерием (штатной температурой) выявляет отклонение (превышение), это побуждает животное к перемене места (программа по изменению локации); если в новом укрытии (на входе) тепловые потоки сокращаются, это ведет за собой снижение температуры тела (на выходе); увеличение значений на выходе вле-

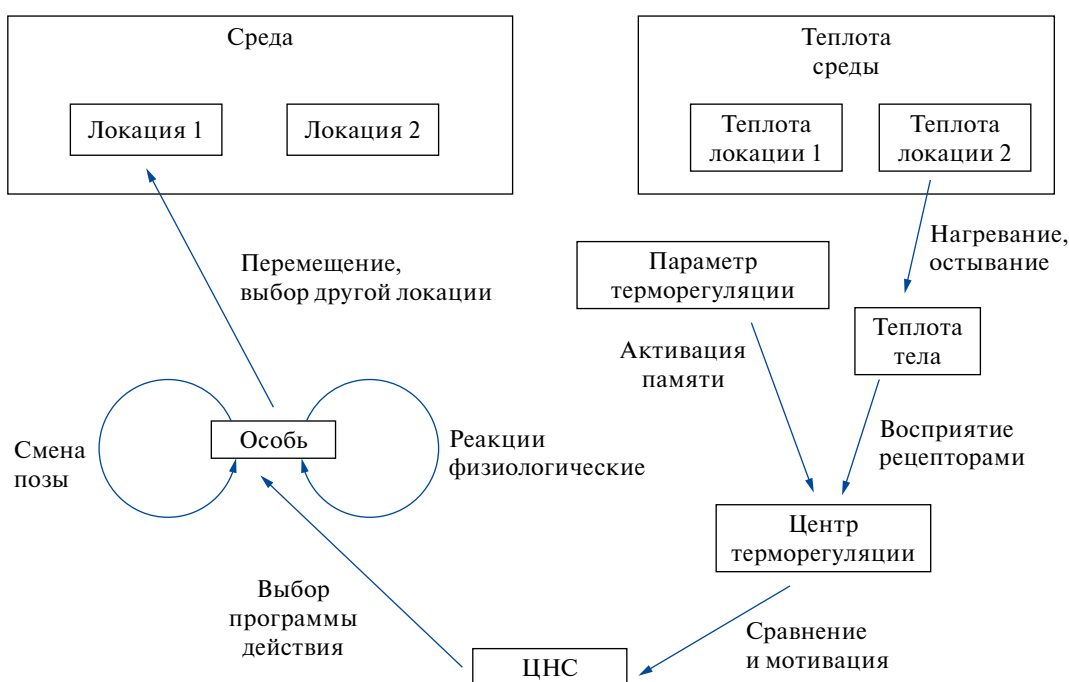


Рис. 1. Система понятий *терморегуляция рептилий* на примере *реакции избегания перегрева*; блоки соответствуют материальным объектам, стрелки обозначают процессы.



Рис. 2. Схема механизма терморегуляции посредством отрицательной обратной связи (в терминах *реакции избегания перегрева*).

чет за собой действия, уменьшающие значения на входе и, как следствие, уменьшение значений на выходе. Есть основания полагать, что три известных “принципа регулирования” (Агаджанян и др., 2003, с. 35) реализуются в процессе терморегуляции рептилий в разных ситуациях.

- Управление при рассогласовании штатного параметра и текущей температуры тела — только что описано.
- Управление по возмущению — на наш взгляд, оперативно реализуется при выборе новых укрытий (см. *Прекращение избегания перегрева*).

выборках, полученных при непрерывном слежении за температурой тела.

Тепловой баланс — структура соотношения величин прихода и расхода теплоты в тепловых процессах (Розенгауз, 1976). На тепловой баланс влияет множество физических, климатических, физиологических и поведенческих, временных и пространственных факторов (Стрельников, 1934, 1935; Гейгер, 1960). Каждое локальное местообитание будет обладать своей уникальной пропорцией процессов нагревания и остывания. Гетерогенность земной поверхности создает широкий спектр вариантов теплового баланса в каждой локации, обеспечивая рептилиям богатые возможности выбора подходящих термальных условий. Тепловой баланс тела животного — совокупность процессов поступления и утраты теплоты телом животного (Шмидт-Ниельсен, 1982; Glossary..., 2003). Температура тела рептилии будет определяться, с одной стороны, количеством источников и интенсивностью поступления теплоты и, с другой стороны, количеством и эффективностью способов отведения теплоты. Терморегуляция рептилий сводится к изменению значимости разных путей обмена теплотой с внешней средой. Факты эндогенного термогенеза рептилий единичны (см. ниже). В литературе практически нет примеров полного количественного описания теплового баланса какого-либо вида рептилий.

Компоненты теплового баланса организма — пути поступления теплоты к телу животного и его отдачи, заданные следующей формулой (Шмидт-Ниельсен, 1982; Glossary..., 2003):

$$Q_{\text{текущая}} (\text{теплота, Дж}) = Q_{\text{предыдущая}} \pm Q_{\text{излучения}} \pm Q_{\text{теплопередачи}} - Q_{\text{испарения}} \pm Q_{\text{конвекция}}.$$

Существенное для рептилий значение имеют следующие факторы: 1) прямое и рассеянное солнечное излучение, излучение от окружающих предметов, излучение с поверхности кожи; 2) теплопередача (нагревание и остывание) от субстрата (воды, других особей), воздуха; 3) испарение с покровов, дыхательных путей, клоаки; 4) конвекция, в том числе принудительная (ветер). Актуальной задачей видится построение модели поведенческой терморегуляции, в которой была бы выполнена количественная оценка объема тепловых потоков при тех или иных актах терморегуляции.

Эколого-физиологический смысл терморегуляции рептилий — поддержание в определенные периоды суток и сезонов (в условиях зависимости от внешних потоков теплоты) такой температуры тела, которая определяет жизнеобеспечение

особей (индивидуальная безопасность, терморегуляция, питание и пр.), активное включение их в жизнь популяций (поддержание социальной структуры, охрана, размножение и пр.) и биоценозов (пищевые цепи, межвидовые взаимодействия и пр.) (Черлин, 2015). Режим изменения температуры тела видоспецифичен и зависит от условий внешней среды. Следствием терморегуляции рептилий оказывается определенный объем метаболических реакций, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность особей вида. Зная ежеминутную температуру тела особи, можно рассчитать общий метаболизм за год — годовой тепловой бюджет. Важной задачей становится количественное описание суточной и сезонной динамики температуры тела разных видов, измеряемой с высокой частотой (например, поминутно) автономными имплантированными датчиками (микрологгерами) или другими методами (использование пирометров, тепловизоров и других приборов).

Предпочитаемые, добровольные, оптимальные температуры — широко распространенные понятия, в которые разные авторы вкладывают различный смысл в стремлении описать температурные предпочтения вида (Черлин, 2019а, 2019б). Непосредственные эпизодические замеры температуры тела рептилий в природе далеко не всегда попадают в эти диапазоны и *a priori* не могут быть названы предпочитаемыми (добровольными, оптимальными) температурами независимо от количества таких замеров. Эти понятия должны строиться на основе ясной теории (регуляции посредством отрицательной обратной связи) и строгой методики их оценки. Термин *предпочитаемая температура* имеет смысл только применительно к термофизиологическому показателю *диапазон предпочитаемых температур*, для оценки которого разработана корректная методика (см. ниже). Термин *добровольные температуры* еще более не определен и может использоваться, например, в форме точного показателя *максимальная добровольная температура* (см. ниже). Насущной проблемой в этом отношении является разработка и использование только корректных методов оценки показателей и параметров терморегуляции.

Оптимальные температуры — термин следует применять по отношению к биохимическим и физиологическим процессам, но не к организму в целом, для которого более уместно понятие *предпочитаемые температуры*, которые для рептилий чаще всего близки к уровню 30–40°C. Оптимальные температуры для работы многих ферментов выше этих значений на 10–50°C (Черлин, 2017). В некоторых случаях необходи-

мое повышение температуры осуществляется на микроуровне в непосредственной близости от места работы ферментов (Chrétien et al., 2018). Физиологический смысл терморегуляции состоит в том, чтобы поднять температуру всего организма на уровень, при котором наиболее эффективно и наименее энергозатратно может осуществляться работа ферментов, но еще не наступают процессы денатурации (Рюмин, 1940; Черлин, 1990, 2012, 2014).

Верхний температурный предел выживаемости — уровень температуры тела, при котором избыточный объем теплоты убивает особь (высокий метаболизм, асфиксия, судороги, тепловой шок) (Glossary..., 2003). Зависит от уровня температуры и продолжительности воздействия. Для многих теплолюбивых видов рептилий летальным является даже кратковременный нагрев тела до 48–49°C. Этот показатель непосредственно не характеризует терморегуляцию, однако параметры терморегуляции призваны предвосхищать достижение этого опасного для жизни уровня температуры тела.

Нижний температурный предел выживаемости — уровень температуры, при котором недостаточный поток теплоты убивает особь (кристаллизация воды, гибель клеток, холодовой шок) (Glossary..., 2003). Этот показатель также как и предыдущий, не относится к области терморегуляции, хотя животные при возможности явно избегают охлаждения (см. *максимизация температуры тела*).

Морфологические приспособления рептилий к терморегуляции. Здесь необходимо говорить о двух группах органов. Одни воспринимают тепловую обстановку в среде, другие реализуют регуляцию тепловых потоков. За восприятие теплового воздействия со стороны среды ответственны температурные рецепторы, расположенные под эпителием (Ананьева, Миккау, 1977; Ананьева и др., 1986) и воспринимающие одинаково как контакт с нагретой поверхностью, так и внешнее тепловое излучение, изменяющее температуру покровов. Кроме этого, имеются температурные рецепторы, воспринимающие температуру внутренних органов. Не вдаваясь в детали, можно полагать, что информация от рецепторов поступает в некий терморегуляторный центр, который и ответствен за осуществление терморегуляторного поведения. Конкретная организация работы этого центра в ЦНС лежит за пределами нашего рассмотрения. Вообще, все терморегуляторные реакции основаны на морфологии тела особи. Локомоторная система обеспечивает поведенческую терморегуляцию, строение внутренних органов в определен-

ной степени обеспечивает физиологические реакции. Однако все это — общие адаптации, обеспечивающие выполнение множества разнообразных процессов жизнедеятельности, в том числе и терморегуляцию. Среди них можно выделить либо специальные морфологические образования, выработанные (используемые животными) именно для терморегуляции (например, подкожные шунты, камеры под чешуйками, теплообменные паруса-радиаторы, покровы с разным альбедо), либо механизмы, которые используются и для других целей, но также применяются непосредственно для регуляции температуры тела (изменения цвета тела в связи с его температурой: при повышении температуры тела окраска тела некоторых групп ящериц светлеет вплоть до почти белой, что увеличивает отражательную способность покровов, а при понижении — темнеет (Черлин, 2014; Atsatt, 1939; Cole, 1943; Rice, Bradshaw, 1980; Walton, Bennett, 1993)). В целом тема оказалась малоизученной и должна быть определена как актуальная.

Терморегуляция за счет эндогенного термогенеза у рептилий отмечается крайне редко. Известны примеры сократительного термогенеза у кожистых морских черепах *Dermochelys coreacea* (Fair et al., 1972), зеленой морской черепахи *Chelonia mydas* (Standora et al., 1982) и насиживающих кладку самок питонов (Орлов, 1986; Valenciennes, 1841; Slip, Shine, 1988). Не исключен также несократительный термогенез у ящериц теги *Salvator merianae* (Tattersall et al., 2016) и, возможно, у тех же самок питонов (Legendre, Davence, 2020). Механизмы этих процессов у рептилий практически не изучены.

Физиологическая терморегуляция рептилий — управление компонентами теплового баланса особи посредством физиологических механизмов:

- Изменение окраски покровов — осветление при необходимости ослабить поток тепла через инсоляцию, чтобы замедлить нагревание тела, и ее потемнение для усиления притока тепла, чтобы ускорить нагревание (Atsatt, 1939; Walton, Bennett, 1993); эта реакция может быть квалифицирована как физиологическая или как морфологическое терморегуляционное приспособление.
- Перераспределение тепла в теле посредством управления системой циркуляции нагретой или охлажденной крови — изменение частоты сердечных сокращений, использование подкожных сосудистых шунтов, стимуляция распределения нагретой крови с помощью специфических движений (зевание варанов,

пучеглазие игуан и агам) (Целлариус и др., 1991; Heath, 1964).

- Интенсификация испарения с поверхности разных органов (легких, ротовой полости, клоаки) (Olson, 1987; Waldschmidt, Porter, 1987).

Поведенческая терморегуляция рептилий — управление компонентами теплового баланса особи за счет смены форм поведения. Терморегуляторное поведение — это поведение особи, направленное на изменение температуры своего тела. Фактически в терморегуляторном поведении рептилий проявляются два основных направления: стремление повышать температуру тела при появлении любой возможности; стремление снижать ее при достижении пороговых значений. При этом траектория дневной температуры тела рептилии похожа на пилу — чередование пиков и провалов (Литвинов, Четанов, 2014; Ганюшина и др., 2022; Черлин и др., 2023). Важны и реакции выбора нового местоположения для баскинга (см. ниже), выбора позы сохранения тепла и реакции ухода в ночные убежища. Отчетливо выделяются следующие формы поведенческой терморегуляции (и предполагаемые параметры) (Черлин, 2014):

- максимизация температуры тела (*порог тепловой аттракции*);
- перемещение внутри ночного и зимовочного укрытия;
- выход из укрытия (*порог тепловой аттракции*);
- нагревание (разность между температурой брюха и спины);
- избегание перегрева (*максимальная добровольная температура*);
- сохранение принятой позы или места расположения (разность между температурой кожи и органов);
- смена позы по сохранению тепла (разность между температурой спины и органов);
- уход в укрытие (разность между температурой спины и органов).

Максимизация температуры тела (теплолюбивость). Стремление к теплу — одна из важнейших мотиваций терморегуляторной активности рептилий (Коросов, 2010; Черлин, 2014, 2016). Животное чувствует, что температура предметов в непосредственном окружении стала выше, чем температура его тела, и это стимулирует его перемещение в более прогреваемое место. Здесь существенно увеличивается объем каналов поступления теплоты от окружающих объектов (солнце, воздух, вода, почва), и температура тела растет. Параметром этого акта терморегуляции оказывается *порог тепловой аттракции*, чувстви-

тельность особи к поступающему потоку тепла. Приблизительно оценить этот параметр можно как разность между температурой тела и температурой ближайших предметов внешней среды или как разность между температурой покровов, ориентированных к более прогретым предметам, и температурой глубже лежащих слоев тела. Примерные оценки для обыкновенной гадюки удалось получить с помощью дистанционного термометра: обыкновенная гадюка покидает укрытия, когда предметы на расстоянии 20 см становятся теплее, по сравнению с телом, на 5–8°C (Коросов, 2010).

Выход из укрытия — одна из поведенческих реакций, реализующих максимизацию температуры тела. Параметром этого акта терморегуляции также служит чувствительность к поступающему потоку тепла, *порог тепловой аттракции*. Животное чувствует, что температура снаружи стала выше, чем в укрытии, и выходит наружу или подставляет под лучи солнца только часть тела.

Нагревание — одна из поведенческих реакций, реализующих максимизацию температуры тела. Параметром этого акта терморегуляции служит разность между температурой внутри тела и температурой покровов (или брюха и спины). Животные меняют позу (уплощаются, располагают тело перпендикулярно солнечным лучам, прижимаются к грунту), окраску (темнеют) для скорейшего нагревания.

Избегание перегрева — множество форм терморегуляции, при которых животное существенно сокращает приток теплоты к телу от разных внешних источников. Ключевым параметром этого акта терморегуляции является максимальная добровольная температура. Когда животное достигает температуры критического уровня, включается та или иная терморегуляторная реакция, направленная на снижение температуры тела, в том числе округление тела, переход в тень, в нору, переход на прохладный субстрат, в воду, приподнимание над горячей почвой на лапах, уход на ветки, ориентация тела вдоль по направлению солнечных лучей (в тень от головы) и пр.

Прекращение избегания перегрева. Любой акт поведенческой терморегуляции начинается и заканчивается. Когда животное в стремлении предотвратить перегрев меняет позу или локацию, оно затем на какое-то время останавливается на достигнутом (на новом месте, в новой позе, положении на субстрате, ветвях). На базе какого же “конечного приспособительного результата” осуществляется “обратная афференция” (Анохин, 1979, с. 97), свидетельствующая

о полезности предпринятого действия? Таким показателем не может быть разность между температурой покровов и внутренних органов, поскольку предпринятый акт поведения не ведет к моментальному снижению температуры ядра тела, которая при его осуществлении некоторое время даже немного подрастает (Коросов, Ганюшина, 2021a). Однако животное прекращает поведенческий акт. Видимо, в этом случае реализуется управление по возмущению (Агаджанян и др., 2003), безусловное внешнее торможение (Ноздрачев и др., 2002). Если тепловые рецепторы кожи фиксируют в более прохладной зоне снижение ожогового эффекта, т.е. сокращение потоков внешнего тепла, этого оказывается достаточным для животного, которое ожидает скорого снижения температуры тела. Если этого не происходит, выполняется следующий акт по избеганию перегрева. В этой схеме реализуются два контура обратной связи, основанных на разных системах организма и показателях его состояния (Коросов, 2008a): динамика температуры крови запускает поведенческий акт, а динамика температуры рецепторов кожи его прекращает.

Сохранение тепла (изменение позы, формы тела, переход на теплый субстрат). В условиях, когда теплообмен или отрицательная радиация начинает отбирать от тела больше теплоты, чем в него поступает от внешних источников, животное принимает позу или меняет форму тела, обеспечивая снижение потерь тепла (Коросов, 2006). Сначала остывают покровы, потом охлаждаются более глубокие слои. Поэтому характеристикой скорости остывания может выступать разность между температурой покровов и ядра тела. Например, для гадюк: как только эта разность превысит некоторый порог (1.5°C), животное осуществляет реакцию, сберегающую тепло, сворачивается во все более и более плотный клубок, при этом площадь поверхности, с которой теряется тепло, становится меньше, чем у животного в свободной позе.

Уход в укрытие (уход в ночное укрытие, зарывание в теплую почву, рытье новых нор). Когда отрицательная радиация вечером или снижение температуры среды в непогоду начинает сильно охлаждать тело снаружи, животные меняют местоположение, например уходят в теплые норы (Черлин, Музыченко, 1983). Возможно, параметром служит разность между температурой спины и внутренних органов. Пока анализ наших данных не позволил выявить очевидный терморегуляторный фактор для этой реакции. Поэтому на данный момент задачей является построение количественных моделей терморегуляторного поведения и оценка вклада разных его форм в тепловой баланс.

ГИПОТЕТИЧЕСКИЕ ПОНЯТИЯ

Баскирод (*basking* + порождение) — некий гипотетический метаболит, который во время дневного баскинга накапливается (или тратится) в теле рептилии, пока животное поддерживает высокую температуру тела. При вынужденном остывании ночью или при плохой погоде баскирод тратится на активность. Баскирод — это фактор химической (гуморальной) терморегуляции. Избыток баскирода, накопленный в жаркое время, вынуждает животное искать прохладу, чтобы от него избавиться или позволяет продолжать активность при низких температурах. В этом состоит суть эндогенного циркадного, многодневного или даже цирканного ритма терморегуляции, отмеченного в литературе (Черномордилов, 1943, 1947; Regal, 1967; McGinnis, Voigt, 1971; Spellerberg, 1974; Johnson et al., 1976; Cowgell, Underwood, 1979; Naulleau, 1979; van Berkum, 1980). Эндогенные ритмы можно рассматривать как варианты управления по прогнозированию.

Понятие *баскирод* несколько созвучно с уже сильно устаревшим понятием теплород, которое восходит еще к концу XVIII в. Понятие и термин флогистон, или теплород, ввел французский естествоиспытатель Антуан Лавуазье (Antoine Lavoisier) в 1783 г. Оно обозначало некий невесомый флюид, который, по мнению Лавуазье, присутствует во всех телах и является причиной любых тепловых проявлений. Но уже в 1798–1799 гг. английские ученые Бенджамин Томпсон (Benjamin Thompson) и Гемфри Дэви (Humphry Davy) опровергли эту теорию. В частности, Гемфри Дэви показал, что теплота появляется только в результате движения. Предлагаемое нами понятие *баскирод* хоть пока и является исключительно гипотетическим, поскольку не имеет никаких экспериментальных подтверждений, но вполне удовлетворительно объясняет наблюдаемые явления в области терморегуляции рептилий, причины которых не имеют пока никаких других удовлетворительных объяснений. Известно, что инфракрасное излучение, воздействие которого на рептилий и является баскингом, вызывает множество различных физиологических реакций — нагревает поверхность и прилегающий к ней изнутри слой туловища глубиной до нескольких сантиметров, усиливает местный кровоток, активизирует обмен в тканях и органах, ускоряет окислительные процессы и общий обмен веществ, стимулирует эндокринные железы и неспецифический иммунитет, усиливает секреторную функцию желудка, поджелудочной и слюнных желез, влияет на энергетику организма и другие важные про-

цессы (Черлин, 2011). Кроме того, под воздействием инфракрасного излучения, проникающего в тело животных, там происходит синтез специфических, важных для жизнедеятельности биологически активных веществ — гистамина, холина и др., в крови повышается уровень фосфора и натрия (Певцов, 2010). На самом деле, процессы, происходящие в организме рептилий под воздействием инфракрасного излучения, изучены явно недостаточно, но совершенно очевидно, что они носят системный характер.

Таким образом, нет никаких оснований отрицать возможность выработки под воздействием такого мощного физического фактора, как инфракрасное излучение, каких-либо еще неизвестных науке биологически активных метаболитов, влияющих на активность животных (в частности — гипотетического *баскирода*). В данном случае задачей является изучение биохимических и физиологических процессов, происходящих в организме рептилий под воздействием инфракрасного излучения и высокой температуры, и влияния этих процессов на энергетику и активность.

Циркадный, сезонный и цирканый ритмы терморегуляции — явления, выходящие за рамки собственно терморегуляции. Наблюдаемая динамика температуры тела, повышение ее днем и понижение ночью, имеет не только наведенный, но, видимо, и эндогенный генезис. В экспериментах показано, что при наличии свободного выбора температур в зоне активности и в убежищах в течение всего года у рептилий наблюдается изменение температурных предпочтений в течение суток, сезона и года (Замолотчиков, Колосова, 1995). Им необходимы периодическое остывание и период зимовки (Naulleau, 1979). Эндогенные ритмы изменения терморегуляции, видимо, следует рассматривать как элементы управления по прогнозированию (Агаджанян и др., 2003). Однако в данной статье мы рассматриваем терморегуляцию как совокупность сиюминутных, краткосрочных реакций животных на температуру тела и тепловую обстановку. Когда же речь заходит о долгосрочных эффектах результатов той же терморегуляции, мы вторгаемся в область более обширного предмета термобиологии, лежащей вне рамок нашего рассмотрения.

ТЕРМИНЫ МЕТОДИКИ

Показатели, характеристики, замеры, переменные — это величины, которые могут принимать разные значения во время наблюдений.

Параметры, константы, критерии, коэффициенты — это неизменяемые величины, которые сохраняются постоянными на протяжении периода наблюдений (фазы жизни).

Температурные характеристики. Их значения получают при регистрации температуры тела животного в любое время суток, в любые сезоны, при любых жизненных отправлениях животных (Черлин, 2010). На них сказываются все компоненты теплового баланса и акты активности животных (в том числе терморегуляторные). Такова температура тела животного в течение периода наблюдений; например, летом у гадюки в Карелии она может в течение суток изменяться от 4 до 38°C.

Температура тела — значения температуры, полученные на любых участках тела рептилии любыми подходящими инструментами (Glossary..., 2003). Выбор точки измерения температуры текущего участка тела (перорально, ректально, поверхностно, инвазивно) диктуется предметом исследования (тепловой баланс, тепловая реактивность, пределы выживания, терморегуляция) и возможностями инструментальной базы (термометры ртутные, термопары, пирометры, микрологгеры). В контексте размышлений о терморегуляции большой интерес представляет температура органа, предположительно гипоталамуса, непосредственно реагирующего на критические температуры. Однако современными логгерами замерить температуру гипоталамуса затруднительно. Следовательно, задачей термобиологии становится развитие технологий микрологгеров, которые благодаря микроскопическим размерам можно было бы устанавливать в любую часть тела без ущерба для самочувствия и функционирования организма животных, чтобы была возможность обеспечить непрерывное слежение за температурой их тела.

Средняя температура тела обычно определяется как сиюминутная средневзвешенная показаний всех датчиков (Glossary..., 2003) для отдельной особи. Однако у рептилий разные части и разные слои тела могут иметь различную температуру (Литвинов, Ганщук, 2010; Ганюшина и др., 2019). Так, весной на юге Туркмении нами отмечена среднеазиатская эфа *Echis multisquamatus*, которая лежала задней частью тела в норе, где ее температура была 12°C, а передняя часть змеи грелась на солнце, и ее температура была 32°C (Черлин, Целлариус, 1981). Таким образом, говорить о средней температуре тела рептилии почти бессмысленно. Также в литературе по рептилиям зачастую указывается *средняя температура* за более или менее длительные периоды (сутки, неделю, сезон, год)

не для одной, а для многих особей. При этом обычно не различаются периоды, когда животное регулирует и не регулирует температур тела, т.е. не только смешивается работа различных терморегуляторных параметров, но нет дифференциации разных тепловых потоков (Черлин, 2013, 2019б). По этим причинам данный показатель не может использоваться в целях изучения терморегуляции.

Температура (внешней) среды — значения температуры любых объектов, характеризующих конкретную тепловую обстановку (Гейгер, 1960) местообитаний данного вида рептилий. При описании экологии вида рептилии необходимо точно указывать, к чему относятся температурные характеристики. Когда пишут “ящерица встречается при температуре 28°C”, остается совершенно непонятным, какой объект имеют в виду: температуру тела, поверхности почвы, воздуха? Даже когда указывают объект, не всегда достигается однозначность, например температура воздуха, замеренная на метеоплощадке (на высоте 2 м), совершенно не соответствует температуре приземного слоя воздуха, где, собственно, и обитает животное (Черлин, 2010).

Термоэкологические показатели — любые показатели температуры тела рептилий, которые характеризуют как терморегуляторные способности рептилий, так и термические характеристики среды их обитания (Черлин, 2014). Большинство таких значений будут зависеть не столько от терморегуляторных способностей рептилий, сколько от экологического фактора *теплота*, от окружающей тепловой обстановки, от величины потоков теплового баланса. Эти показатели не могут охарактеризовать тепловые предпочтения вида.

Термофизиологические показатели — статистические характеристики устойчивых температурных предпочтений рептилий, это любые показатели температуры тела рептилий, в той или иной степени характеризующие их терморегуляторные способности, которые задаются физиологическими константами терморегуляции (Черлин, 2014). *Термофизиологические показатели* — это некоторая часть из всего массива температурных показателей, выбранных по определенным внешним критериям, которые указывают на то, что животные в явной форме осуществляют терморегуляторное поведение. В качестве таких критериев могут выступать определенные формы поведенческих реакций или характеристики среды обитания. Например, если рассматривать состояние полной активности у степной агамы *Trapelus sanguinolentus*, то его проявления возможны только в диапа-

зоне температур тела 38–44°C (Черлин, 1988). Другой вариант внешних критериев — условия среды. Например, достаточно высокий уровень солнечной радиации, когда температура в траве поднимается выше 23°C, обыкновенная гадюка демонстрирует четкую терморегуляцию в достаточно узком диапазоне изменчивости температуры тела, что позволяет рассчитать термофизиологический показатель *средняя температура баскинга* (Коросов, Ганюшина, 2020).

Терморегуляторные параметры — значения температурных показателей, которые наблюдаются у особи в момент проявления терморегуляторной реакции (Коросов, 2015) (рис. 2). Температурный показатель становится *терморегуляционным параметром*, если он численно указывает на включение или выключение терморегуляторной реакции. Такова *добровольная максимальная температура* (для гадюк из Карелии — 34.1°C), которая является критерием начала перегрева особи и которая включает терморегуляторную реакцию перехода особи в более прохладное место. Для шести поведенческих актов терморегуляции (нагревание, переход, избегание, остановка, сохранение, уход) можно оценить шесть значений терморегуляторных параметров. Зачастую реальный физиологический механизм включения терморегуляторной реакции (работа рецепторов, работа центра анализа, работа эффекторов) для экологов остается неизвестным; мы только наблюдаем конкретную адаптивную реакцию на определенные значения температуры тела. По этой причине оцененные нами значения терморегуляторных параметров не равны *истинным физиологическим константам*. Получаемые нами значения параметров являются их индикаторами. Мы можем количественно оценивать эти параметры и тем самым изучать механизм терморегуляции.

На сегодня основной задачей становится определение параметров терморегуляции у разных видов и разных популяций отдельных видов.

Термофизиологические показатели

Диапазон предпочитаемых температур тела — этот термофизиологический показатель имеет множество толкований, которые порой сильно различаются по смыслу. И поэтому нам кажется необходимым придать ему унифицированный физиологический смысл, а сам термин “диапазон предпочитаемых температур тела”, как условный, т.е. хоть и часто используемый, при этом не имеющий у ученых единого понимания, мы заключили в кавычки. Выделяемый исследователями диапазон предпочитаемых (добро-

вольных) температур имеет объективный смысл. Границы этого видоспецифичного диапазона формируются в первую очередь посредством проявления двух терморегуляторных реакций — *максимизация температуры тела и избегание перегрева*. Эти реакции контролируются двумя параметрами: *порогом тепловой аттракции и максимальной добровольной температурой*. Реакция максимизации поднимает температуру тела животного, реакция избегания перегрева ее понижает. Когда нет дефицита поступающей извне теплоты, в течение определенного времени температура тела рептилии будет варьировать в ограниченном диапазоне. Уровни названных параметров терморегуляции обеспечивают устойчивость видоспецифических границ *диапазона предпочитаемых температур*. Есть основания полагать, что для конкретного вида эти границы оказываются одинаковыми в разных климатических зонах. С методической точки зрения можно корректно определить *диапазон добровольных температур* при учете двух условий. Во-первых, измерения нужно проводить, когда отсутствует дефицит поступающей извне теплоты. Во-вторых, относить только к тем животным, которые явно осуществляют терморегуляторные реакции. Такое состояние животного можно охарактеризовать термином *состояние полной активности* (normal activity, routine activity), дневные животные его достигают днем, ночные — ночью (Либерман, Покровская, 1943; Черлин, 2014). В статистическом смысле границы диапазона предпочитаемых (добровольных) температур нужно назначать не по отдельным максимальным или минимальным значениям, а как границы 95%-ного доверительного интервала, рассчитанные с использованием всего массива имеющихся данных и поэтому обладающих высокой репрезентативностью. Подобного рода точный показатель *средняя температура баскинга* разработан при изучении терморегуляции обыкновенной гадюки (Коросов, Ганюшина, 2020). Определение *диапазона предпочитаемых температур* в разных частях ареала и для разных видов необходимо на данном этапе исследований.

Предпочитаемая температура тела — условный термин. Статистическая характеристика *диапазона предпочитаемых температур* выражена одним числом — средней, модой или медианой со своей ошибкой (Коросов, Ганюшина, 2020). Выбор нужного показателя следует делать после изучения характера распределения данных. В таком определении показатель *предпочитаемая температура тела* обретает физиологический смысл и позволяет выполнять статистические сравнения аналогичных показателей для других

видов или популяций. На наш взгляд, не существует механизма поддержания этого показателя на одном уровне, однако параметры терморегуляции обеспечивают поддержание диапазона добровольных температур, обобщенной статистической характеристикой которого и является *предпочитаемая температура тела*. Разными авторами предлагались и другие термины и показатели для характеристики теплового предпочтения — оптимальные, преферентные температуры, *есcritic temperatures*. Такие температуры нельзя называть оптимальными, поскольку с физиологической и биохимической точек зрения они не оптимальны. Такие показатели для рептилий нельзя называть и преферентными, поскольку традиционно преферентные температуры относятся к характеристикам внешней среды, которые выбирают животные, причем в данном случае речь идет только о теплокровных животных (Glossary..., 2003).

Преферентные (предпочитаемые) температуры среды (термопреферендум) — зафиксированные в эксперименте температуры субстрата (термотактический оптимум) или воздуха в том месте, где рептилия остановилась при свободном выборе размещения (Морев, 1980; Щербак, 1989; Herter, 1941). К сожалению, в результате таких экспериментов остается непонятным, чем руководствуются животные при определении места остановки — то ли температурой субстрата (контактирующих с ним рецепторов), то ли температурой тела, измененной новым сочетанием тепловых потоков; температура тела в таких опытах практически никогда не измеряется. Возможно, выбор текущего положения тела диктуется компромиссом между почти ожоговым воздействием субстрата и дефицитом температуры тела из-за внешних теплопотерь или, напротив, между жесткой инсоляцией и высокими теплопотерями на холодной почве. Видимо, именно поэтому понятие *преферентные (предпочитаемые) температуры среды* для экзотермных (эктотермных) животных (и рептилий в том числе) неприемлемо (Glossary..., 2003). В настоящее время крайне необходима разработка корректной методики для определения предпочитаемых температур тела, в том числе во время дневного или ночного отдыха.

Годовой тепловой бюджет — распределение значений температуры тела животного, измеряемых микрологгерами, в течение круглого года. Если замеры выполнять через каждые две минуты, объем выборки составит 262800 значений температуры тела (Коросов, Ганюшина, 2021б). Гистограмма этого распределения дает возможность увидеть доступность тепла для

рептилий в течение года, рассчитать значения основного обмена за год в целом, оценить роль терморегуляторного поведения для обеспечения нормального метаболизма. По аналогии с показателем “сумма активных температур”, принятым в агроклиматологии (Лосев, 1994), видимо, можно построить показатели *сумма предпочитаемых температур* и *сумма доступных температур* в целях оценки географической и сезонной изменчивости тепловой обстановки для конкретного вида.

Параметры терморегуляции

Порог тепловой аттракции — интенсивность теплового потока, поступающего от окружающих предметов к телу животного, изменяющая температуру рецепторов покровов и вызывающая реакцию *максимизации температуры тела*, перемещение особи в более нагретое место (Коросов, 2010, 2015). Указанная реакция наблюдается при утреннем выходе из укрытий, при перемещении на участки, более прогретые солнцем в дневное время, и в более теплые части укрытий и пр. Хотя количественно *порог тепловой аттракции* можно определить как интенсивность излучения, вызывающую эту терморегуляторную реакцию, но практически такие замеры выполнить сложно, и косвенной характеристикой может послужить разность между температурой тела животного и температурой того нагретого участка (по соседству с ним), в сторону которого животное переместилось. Актуальной задачей является поиск точного инструментального метода оценки этого показателя.

Фактор (температура) ухода — терморегуляторный параметр, контролирующий вечерний уход в ночное убежище. Наши наблюдения не позволяют утверждать, что существует конкретное значение минимальной температуры тела, вынуждающей животное уходить в укрытие (Коросов, 2010). Возможно, контрольным параметром выступает разность между температурой покровов (остывающих за счет отрицательной радиации или понижающейся температуры воздуха) и более высокой температурой ядра тела. Выявление механизмов регуляции вечернего ухода животных в ночные убежища — предмет дальнейших исследований.

Средняя температура баскинга — средняя арифметическая для всех значений температуры тела гадюки, которые зафиксированы за все моменты времени, когда температура окружающей среды (температура воздуха в траве) превышает 23°C, что является индикатором высокого уровня солнечной радиации (Коросов, Ганюшина, 2020). Показатель будет актуален для всех видов

змей, gekkonov, некоторых других видов, но не очевидно, что для всех рептилий.

Максимальная добровольная температура — температура тела животного (в выбранной точке тела), вызывающая реакцию, направленную на снижение тепловой нагрузки, избегание дискомфорта от перегрева (Коросов, Ганюшина, 2020). Может быть точно измерена при непрерывной одновременной регистрации температуры тела и поведения особи (например, при использовании имплантированных микрологгеров и видеосъемки) именно в момент начала терморегуляторной реакции. Несмотря на трудоемкость оценки, этот параметр имеет низкую статистическую ошибку и высокую репрезентативность. По нашему мнению, эта величина достаточно четко соответствует *истинной физиологической константе*, запускающей данный механизм терморегуляции.

Максимальная высшая температура — единичное, самое высокое значение температуры тела, зафиксированное у отдельной особи при непрерывной регистрации температуры с помощью микрологгеров за все время наблюдений (Коросов, Ганюшина, 2020). Это единственное для особи значение имеет высокую репрезентативность, поскольку обычно бывает получено из выборки объемом 15–25 тыс. измерений. Оно имеет низкую изменчивость. Среднее значение можно рассматривать как примерную оценку предельной витальной температуры для данного вида. В разных участках тела этот показатель не будет одинаков, здесь важно только, чтобы показатели для разных сравниваемых выборок были получены методически единообразно.

Максимальная типичная температура — расчетный показатель, ориентированный на изучение частотного распределения значений температуры тела; это та точка на температурной кривой в правой части температурной оси, в которой частоты температур начинают резко снижаться, после чего становятся почти нулевыми (Коросов, Ганюшина, 2020). Этот параметр имеет низкую статистическую ошибку и высокую репрезентативность, гораздо менее трудоемок для определения, чем максимальная добровольная температура, жестко с ней коррелирует (для обыкновенной гадюки разность между ними составляет 4°C) и поэтому может быть использован для ее косвенной оценки.

Для трех представленных показателей максимальных температур разработаны методы точной количественной оценки, что позволяет развивать исследования их внутривидовой и межвидовой изменчивости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемый текст представляет собой попытку конкретизировать объект исследований по температуре тела рептилий и отойти от направления, доминирующего в настоящий момент. Современная экологическая, или статистическая, термобиология рассматривает температуру тела как еще один параметр оценки организма наряду с массой, длиной или окраской тела. При таком подходе кажется, что, располагая достаточно обширной базой исходных данных по температуре тела и факторам среды и применяя разнообразные методы статистики, можно выявить ведущие факторы и получить биологически значимые температурные характеристики особей и видов. Да, в рамках этого подхода определены важные критические значения, границы выживаемости, диапазоны типичных температур и пр. Однако для изучения терморегуляции этот подход не годится. Проблема заключается в том, что температура тела является характеристикой организма рептилии не круглые сутки, а лишь тогда, когда работают механизмы ее регуляции, когда сам организм начинает ее контролировать. Но эти реакции наблюдаются всего несколько часов в день, да и то только в теплые сезоны года. В остальное время температура тела рептилии — это свойство среды обитания. Экологи часто не берут во внимание, что длина тела или концентрация эритроцитов жестко и постоянно контролируется организмом особи. Именно по этой причине такие показатели устойчивы и видоспецифичны. Если цель наших исследований состоит в выявлении видоспецифичных температурных предпочтений, значит, изучать температуру тела рептилии также нужно в тот период, когда животное ее контролирует. Предложенный нами подход предусматривает наблюдение животных во время проявления поведенческих терморегуляторных реакций, т.е. в те периоды и моменты, когда температура тела становится характеристикой организма рептилии. Для строгой формулировки этого подхода потребовалось пересмотреть и унифицировать все термины по терморегуляции рептилий. Мы полагаем, что предложенная конкретная модель сделает более привлекательными исследования этой тематики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны С.В. Бугмырину и Р.А. Горелову, подарившим возможность жить, работать и вести дискуссии по терморегуляции рептилий на биологических стационарах в д. Гомсельга (Карелия) и в д. Бахилова Поляна (Самарская обл.).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Инициативный проект за счет самофинансирования.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В процессе подготовки статьи ни люди, ни животные не использовались в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян Н.А., Тель Л.З., Циркин В.И., Чеснокова С.А. Физиология человека. М.: Мед. книга; Н. Новгород: НГМА, 2003. 528 с.
- Ананьева Н.Б., Миккау Н.Е. Изучение кожных рецепторов ящериц методом растровой электронной микроскопии // Вопросы герпетологии / Докл. IV Всесоюз. герпетол. конф. (Ленинград, 1–3 февраля 1977 г.). Л.: Наука, 1977. С. 8–9.
- Ананьева Н.Б., Дильмухамедов М.Е., Матвеева Т.Н. Кожные рецепторы игуаноморфных ящериц // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 157. С. 14–33.
- Анохин П.К. Системные механизмы высшей нервной деятельности. М.: Наука, 1979. 453 с.
- Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М.: Наука, 1983. 344 с.
- Востриков А.С., Французова Г.А. Теория автоматического регулирования. Новосибирск: НГТУ, 2003. 364 с.
- Ганюшина Н.Д., Коросов А.В., Литвинов Н.А., Четанов Н.А. Наружная и внутренняя температуры тела обыкновенной гадюки // Изв. вуз. Поволж. рег. 2019. № 2. С. 17–27.
- Ганюшина Н.Д., Коросов А.В., Литвинов Н.А., Четанов Н.А. Сравнение параметров терморегуляции обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки // Принципы экологии. 2022. № 4. С. 34–43.
- Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М.: Иностран. лит., 1960. 487 с.
- Замолодчиков Д.Г., Колосова О.В. Динамика популяций рептилий: эмпирическая верификация биоэнергетической модели // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56 (2). С. 165–171.
- Иванов К.П. Терморегуляция // Большая медицинская энциклопедия. В 30 тт. Т. 25. М.: Советская энциклопедия, 1985. С. 36–38.
- Коросов А.В. Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 9. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 88–108.
- Коросов А.В. Двухконтурная отрицательная обратная связь и модель терморегуляции гадюки // Уч. зап. ПетрГУ. Сер. ест. тех. науки. 2008а. № 1. С. 74–82.

- Коросов А.В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) // Совр. герпетол. 2008б. Т. 8 (2). С. 118–136.
- Коросов А.В. Экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 264 с.
- Коросов А.В. Новое слово в термобиологии рептилий? // Принципы экологии. 2015. № 1. С. 77–85.
- Коросов А.В., Ганюшина Н.Д. Методы оценки параметров терморегуляции рептилий (на примере обыкновенной гадюки, *Vipera berus* L.) // Принципы экологии. 2020. № 4. С. 88–103.
- Коросов А.В., Ганюшина Н.Д. Максимальная температура тела как параметр терморегуляции рептилий: опыт статистической оценки на примере обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) // Зоол. журн. 2021а. Т. 100 (3). С. 307–316.
- Коросов А.В., Ганюшина Н.Д. Тепловой бюджет обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в Карелии за год // Вопросы герпетологии / Мат. VIII съезда Герпетол. общ. им. А.М. Никольского “Современные герпетологические исследования Евразии” (Звенигородская биологическая станция МГУ, 3–9 октября 2021 г.). М.: КМК, 2021б. С. 136–137.
- Леках В.А. Ключ к пониманию физиологии. М.: Едиториал УРСС, 2002. 360 с.
- Либерман С.С., Покровская И.В. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоол. журн. 1943. Т. 22 (2). С. 247–256.
- Литвинов Н.А., Ганищук С.В. Термоадаптации рептилий Волжского бассейна // Изв. СамНЦ РАН. 2010. Т. 12 (1). С. 133–137.
- Литвинов Н.А., Четанов Н.А. Непрерывная регистрация температуры тела обыкновенной гадюки летом // Изв. СамНЦ РАН. 2014. Т. 16 (5). С. 430–435.
- Логгер температуры DS1921G-F5 Термохрон, 2024. НПО “Спектр”.
<https://ptk-kip.ru/publics/item/8335> (дата обращения 02.03.2024)
- Лосев А.П. Практикум по агрометеорологическому обеспечению растениеводства. СПб.: Гидрометеиздат, 1994. 245 с.
- Меннинг О. Поведение животных. Вводный курс. М.: Мир, 1982. 360 с.
- Морев Б.Ю. Предпочитаемые температуры среды и поведение ящериц в пустыне // Температурная компенсация и поведенческий гомеостазис / Ред. К.П. Иванов, А.Д. Слоним. Л.: Наука, 1980. С. 101–105.
- Ноздрачев А.Д., Баженов Ю.И., Баранникова И.А. и др. Начала физиологии. СПб.: Лань, 2002. 1088 с.
- Орлов Н.Л. Факультативная эндогенная терморегуляция питонов (*Boidae*, *Pythoniinae*) и корреляция между эндотермными реакциями и поведенческой терморегуляцией // Зоол. журн. 1986. Т. 65 (4). С. 551–559.
- Певцов Б.Г. Безопасность жизнедеятельности. М.: Станкин, 2010. 153 с.
- Розенгауз И.Н. Тепловой баланс // Большая советская энциклопедия. В 30 тт. Т. 25. М.: Советская энциклопедия, 1976. С. 446.
- Рюмин А.В. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи соврем. биол. 1940. Т. 12 (3). С. 504–515.
- Скопичев В.Г., Эйсымонт Т.А., Алексеев Н.П. и др. Физиология животных и этология. М.: КолосС, 2004. 720 с.
- Словарь русского языка. Т. 3. М.: Инст-т русского языка, 1987. 749 с.
- 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) // Изв. Науч. ин-та им. П.Ф. Лесгафта. 1934. Т. 17–18. С. 313–372.
- Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации и микроклимата на температуру тела и поведение личинок азиатской саранчи *Locusta migratoria* L. // Тр. ЗИН АН СССР. 1935. Т. 2 (4). С. 637–734.
- Судаков К.В. Нормальная физиология. М.: Мед. инф. агентство, 2006. 920 с.
- Терморегуляция // Большая Российская энциклопедия. Т. 32. М.: Большая Российская энциклопедия, 2016. С. 77–79.
- Целлариус А.Ю., Черлин В.А., Меньшиков Ю.Г. Предварительное сообщение о работах по изучению биологии *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) в Средней Азии // Герпетологические исследования / Ред. В.А. Черлин, А.Ю. Целлариус. Л.: ЛИСС, 1991. С. 61–103.
- Черлин В.А. К термобиологии серого геккона (*Cyrtopodion russowii*), полосатой ящурки (*Eremias scripta*) и степной агамы (*Trapelus sanguinolentus*) в Восточных Каракумах // Изв. АН Туркменской ССР. Сер. биол. наук. 1988. № 5. С. 36–43.
- Черлин В.А. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // Успехи совр. биол. 1990. Т. 109 (3). С. 440–452.
- Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”, 2010. 124 с.
- Черлин В.А. Биологические основы содержания пресмыкающихся в неволе: тепловой фактор. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”, 2011. 178 с.
- Черлин В.А. Организация процесса жизни как системы. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”, 2012. 124 с.
- Черлин В.А. Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий // Современная герпетология: проблемы и пути их решения / Мат. I междунар. молод. конф. герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, 25 октября – 7 ноября 2013 г.). СПб.: ЗИН РАН, 2013. С. 32–39.

- Черлин В.А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 с.
- Черлин В.А. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. 2015. № 1. С. 17–76.
- Черлин В.А. Современный взгляд на термобиологию с позиции изучения рептилий // Биосфера. 2016. Т. 8 (1). С. 47–67.
- Черлин В.А. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биол. 2017. Т. 137 (5). С. 479–497.
- Черлин В.А. Изучение термобиологии рептилий в мире и в СССР/РФ. 1. Изучение термобиологии рептилий в зарубежных странах // Принципы экологии. 2019а. № 3. С. 163–179.
- Черлин В.А. Изучение термобиологии рептилий в мире и в СССР/РФ. 2. Изучение термобиологии рептилий в СССР/РФ // Принципы экологии. 2019б. № 4. С. 96–132.
- 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 / Ред. Н.Б. Ананьева, Л.Я. Боркин. Л.: ЗИН АН СССР, 1981. С. 96–108.
- Черлин В.А., Музыченко И.В. Использование нор в терморегуляции рептилий // Прикладная этология Т. 3 / Мат. III Всесоюз. конф. по поведению животных (Москва, 21–23 апреля 1983 г.). М.: Наука, 1983. С. 172–174.
- Черлин В.А., Окитейн И.Л., Алигаджиев Э. Термобиологические характеристики ушастых круглоголов (Phrynocephalus mystaceus) (Reptilia, Agamidae) на бархане Сарыкум (Дагестан, Россия), полученные с помощью логгеров температуры // Соврем. герпетол. 2023. Т. 23 (3/4). С. 160–163.
- Черномординов В.В. О температурных реакциях пресмыкающихся // Зоол. журн. 1943. Т. 22 (5). С. 274–279.
- Черномординов В.В. Суточный цикл активности некоторых пресмыкающихся // ДАН СССР. 1947. Т. 67 (5). Стр. 505–508.
- Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Припособление и среда. В 2 тт. М.: Мир, 1982. 800 с.
- Щербак Н.Н. Изучение отношения пресмыкающихся к температуре // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся / Ред. Н.Н. Щербак. Киев, 1989. С. 124–128.
- Эккерт Р., Рэндалл Д., Огастин Д.М. Физиология животных: механизмы и адаптация. Т. 1. М.: Мир, 1991. 424 с.
- Atsatt S.R. Color changes as controlled by temperature and light in the lizards of the desert regions of southern California // Univ. Calif. Los Angeles Publ. Biol. Sci. 1939. V. 1. P. 237–276.
- Chrétien D., Béanet P., Ha H.-H. et al. Mitochondria are physiologically maintained at close to 50°C // PLoS Biol. 2018. V. 16 (1). P. e2003992. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2003992>
- Cole L.C. Experiments on toleration of high temperatures in lizards with reference to adaptive coloration // Ecology. 1943. V. 24. P. 94–108.
- Cowgell J., Underwood H. Behavioral thermoregulation in lizards: a circadian rhythm // J. Exp. Zool. 1979. V. 210 (11). P. 189–194.
- Fair W., Ackman R.G., Mrosovsky N. Body temperature of *Dermochelys coreacea*: warm turtle from cold water // Science. 1972. V. 177. P. 791–793.
- Glossary of terms for thermal physiology // J. Thermal Biol. 2003. V. 28. P. 75–106.
- Heath J.E. Head-body temperature differences in horned lizards // Physiol. Zool. 1964. V. 37 (3). P. 273–279.
- Herter K. Die Vorzugstemperaturen bei Landtieren // Naturwissenschaften. 1941. B. 29. S. 155–164.
- Johnson C.R., Webb G.J.W., Tanner C. Thermoregulation in crocodiles. II. A telemetric study of body temperature in the Australian crocodiles *Crocodylus johnsoni* and *Crocodylus porosus* // Comp. Biochem. Physiol. 1976. V. 53. P. 143–146.
- Legendre L.J., Davesne D. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy // Phil. Trans. R. Soc. B. 2020. V. 375. P. e20190136.
- McGinnis S.M., Voig W.G. Thermoregulation in the desert tortoise, *Gopherus agassizii* // Comp. Biochem. Physiol. 1971. V. 40 (1). P. 119–126.
- Naulleau G. Etude biotelemetrique de la thermoregulation chez *Vipera aspis* (L.) elevee on conditions artificielles // J. Herpetol. 1979. V. 13 (2). P. 203–208.
- Olson R.E. Evaporative water loss in the tortoise *Gopherus berlandieri* in ambient temperature regimes // Bull. Maryland Herpetol. Soc. 1987. V. 23. P. 93–100.
- Regal P.J. Voluntary hypothermia in reptiles // Science. 1967. V. 155. P. 1551–1553.
- Rice G.E., Bradshaw S.D. Changes in dermal reflectance and vascularity and their effects on thermoregulation in *Amphibolurus nuchalis* (Reptilia: Agamidae) // J. Comp. Physiol. 1980. V. 135 (2). P. 139–146.
- Slip D.J., Shine R. Reptilian endothermy: a field study of thermoregulation by brooding diamond pythons // J. Zool. 1988. V. 216 (2). P. 367–378.
- Spellerberg L.F. Influence of photo-period and light intensity on lizard voluntary temperatures // Br. J. Herp. 1974. V. 5. P. 412–420.
- Standora E.A., Spotila J.R., Foley R.E. Regional endothermy in the sea turtle, *Chelonia mydas* // J. Therm. Biol. 1982. V. 7 (3). P. 159–165.
- Tattersall G.J., Leite C.A., Sanders C.E. et al. Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards // Sci. Adv. 2016. V. 2. P. e1500951.
- Valenciennes A. Observations faites pendant l'incubation d'une femelle du python a deux raies (*Python*

- bivittatus*, Kuhl.) pendant les mois de mai et de juin 1841 // Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. 1841. V. 13. P. 126–133.
- van Berkum F.H.* The significance of preferred body temperatures of lizards // Amer. Zool. 1980. V. 2. P. 734.
- Waldschmidt S.R., Porter W.P.* A model and experimental test of the effect of body temperature and wind speed on ocular water loss in the lizard *Uta stansburiana* // Physiol. Zool. 1987. V. 60 (6). P. 678–686.
- Walton B.M., Bennett A.F.* Temperature-dependent color change in Kenyan chameleons // Physiol. Zool. 1993. V. 66 (2). P. 270–287.

Thesaurus on Thermoregulation in Reptiles

A. V. Korosov^a, V. A. Cherlin^{b,*}, N. D. Ganyushina^a

^a*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia*

^b*Dagestan State University, Makhachkala, Republic of Dagestan, Russia*

*e-mail: cherlin51@mail.ru

On the basis of our own and published materials, a glossary of terms on thermoregulation of reptiles as ectothermic animals has been compiled. The theoretical basis for this generalization was the idea of the process of physiological regulation through negative feedback. Various methods of thermoregulation and a variety of forms of thermoregulatory behavior are considered. Classification of indicators of body temperature of animals is carried out. Thermoecological indicators mainly reflects the intensity of the impact of environmental thermal factors on the body. Thermophysiological parameters characterize the state (body temperature) of an individual at the moment of the implementation of a particular reaction to heat. Methods for constructing parameters for individual acts of thermoregulation are discussed. Promising ways of research on thermoregulation of reptiles are outlined.

Keywords: thermal biology, reptiles, thermoregulation, thermoecological characteristics, thermophysiological parameters