
НАУЧНЫЕ ДИСКУССИИ

УДК 568.14:568.15:568.16:568.17:568.18:568.19:568.2:569:575.8:612.55

СВЯЗЬ МЕЖДУ ЭКТОТЕРМИЕЙ И ЭНДОТЕРМИЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

© 2024 г. В. А. Черлин

Дагестанский государственный университет

ул. Батырая, 4-а, Махачкала, Республика Дагестан, 367008 Россия

E-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2023 г.

После доработки 19.02.2024 г.

Принята к печати 29.04.2024 г.

Описывается последовательность событий в эволюции позвоночных животных в связи с развитием термобиологических статусов, основанная на анализе новых научных данных, опубликованных примерно за последние 10 лет. Первые амфибиеподобные тетраподы были первичными эктотермными животными, у которых был низкий уровень метаболизма, а температура тела не превышала 30°C. Среди современных первичных эктотермов — рыбы и амфибии. Затем у них проявился комплекс биохимических и физиологических ароморфозов, увеличивших уровни митохондриального окисления и основного обмена, что повлекло за собой повышение температуры тела. Все это привело к увеличению их активности и изменению других функциональных характеристик, позволило им выйти на сушу и начать ее осваивать. Уже у первых наземных тетрапод (стегоцефалов, сеймурий) примерно 330 млн лет назад отмечен повышенный метаболизм. Это были первичные мезометаболические эндотермы, у которых температура тела не повышалась более 30°C и почти не отличалась от температур внешней среды. В линии синапсид первичная эндотермия развивалась, метаболизм постепенно возрастал вместе с температурой тела и через териодонтов привел к появлению вторично эндотермных млекопитающих. У зауропсид также произошло повышение метаболизма, а у некоторых архозавров (динозавров и др.) он иногда поднимался до уровня современных птиц, и температура тела достигала 39–44°C. Часть из них развивалась во вторично эндотермных птиц, а часть — во вторично эктотермных современных рептилий с низким уровнем метаболизма и периодическим повышением температуры тела до 30–45°C за счет внешнего тепла. Вторичные эктотермы (в основном современные рептилии) — не “возврат” к эктотермии первичных эктотермов, а мощный эволюционный шаг вперед. Пройдя в своей эволюции через мезотермическую стадию древних рептилий, они приобрели способность, в отличие от первичных эктотермов, выдерживать высокую температуру тела (>30°C) и за счет этого — увеличивать уровень основного обмена, активности и т.п. Эволюционная функция рептилий — “научить” первично эктотермных позвоночных животных пользоваться высокой температурой тела и стать в этой связи “лифтом” для дальнейшей эволюции позвоночных животных. Подавляющая часть рептилий за время своего существования были мезо- и тахиметаболическими эндотермными животными, а брадиметаболическими эктотермами оказались в основном современные рептилии. Эктотермы в своей эволюции “согласовываются” с температурными режимами внешней среды, а эндотермы автономизируются от нее. Вторичная эктотермия — не этап развития эндотермии, а самостоятельное направление эволюции позвоночных животных, параллельное эндотермии.

DOI: 10.31857/S0044459624030055, EDN: vcrysd

В настоящее время существует множество теорий, описывающих и объясняющих происхождение и эволюцию эндотермии у позвоночных животных. Научные подходы к решению этой проблемы действительно различные, но в данной статье мы не ставим целью сделать сводку о них, сравнивать их все и давать им свою оценку. Мы

опишем лишь свое видение данной проблемы, по ходу обсуждения только касаясь некоторых других концепций. Мы придерживаемся такой схемы построения материала прежде всего потому, что не считаем какую-то одну теорию единственно правильной, а остальные — ошибочными. По нашему представлению, все, или

по крайней мере большинство из них, объективно описывают какие-либо отдельные стороны невообразимо сложного явления жизни и ее эволюции, не являясь при этом альтернативными, взаимоисключающими. Каждая из этих теорий, а точнее — гипотез, может являться верной, вполне мирно сосуществующей с большинством других. Поэтому и свою концепцию мы не позиционируем как исключительную, единственно верную. Она — одна из многих, оперирующая определенным набором имеющихся на данный момент реально существующих научных фактов. Как и большинство других гипотез на эту тему, наша — не менее (и, наверно, не более) доказуема, чем все остальные, поскольку экспериментальное подтверждение эволюционных построений — вещь принципиально нереальная. Именно поэтому все эволюционные построения (и наше, и все остальные) должны быть квалифицированы как гипотезы, а не как теории. И именно поэтому, на наш взгляд, наше видение эволюционного процесса, пусть и несколько “нетрадиционное”, не более и не менее, чем другие подходы, имеет право на существование. Таким образом, наш подход к описанию эволюционного процесса касается лишь одной стороны (из огромного числа других) этого многосложного явления, и в этой связи сравнивать его в категориях “правильно” или “неправильно” или противопоставлять другим мы не считаем корректным.

Почему мы решились взять на себя такую нелегкую и, по большому счету, неблагодарную миссию — предложить научной общественности некий “нетрадиционный” взгляд на эволюцию позвоночных животных?

Более четырех десятков лет мы занимаемся изучением значения температурных условий в биологии пресмыкающихся, регуляцией температуры их тела, а также эволюцией связей позвоночных животных с температурой в целом. За это время у нас сложились представления о появлении и эволюционном развитии эктотермии (холоднокровности) и эндотермии (теплокровности), которая оказалась отличной от общепринятой точки зрения. Кроме того, в мировой научной литературе буквально за последние 5–10 лет появилось много новых опубликованных данных, которые были получены с применением совершенно новых методик. Мы обобщили часть из них в нескольких сводках (Черлин, 2021a–г). И эти новые данные замечательным образом совпали с нашими выводами, к которым мы пришли эмпирическим и аналитическим

путями. В результате у нас сложился некий пазл, сформировавший полную, достаточно логичную картину эволюции позвоночных животных. Хотя она оказалась далека от привычной, описанной во всех учебниках. А раз эта картина так удачно сложилась, раз она опирается на результаты наших собственных исследований и современные данные других ученых, мы решили взять на себя ответственность и все-таки возмутить “научное спокойствие”.

КОРРЕКЦИЯ ВЗГЛЯДА НА “КЛЮЧЕВУЮ ГРУППУ” В ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

В классических учебниках по общей биологии, зоологии, анатомии, физиологии и эволюции позвоночных животных рассматривается привычная, ставшая уже аксиоматической схема эволюции позвоночных. Она же применяется и при изучении эволюционных изменений в строении и функциях разных систем внутренних органов. Ее в очень упрощенном виде можно представить так, как показано на рис. 1. А еще сравнительно недавно ее представляли так же, как лестницу, в которой рептилии (их функции и строение) оказываются важной ступенью, находящейся выше достаточно еще примитивных амфибий и ниже уже эволюционно продвинутых млекопитающих и птиц.

Но проблема заключается в том, что в качестве “рептилий”, в качестве этой промежуточной ступени, в данном случае рассматриваются *современные* рептилии! А за время эволюции от амфибий до высших теплокровных позвоночных на Земле существовало гигантское количество групп рептилий, биология которых коренным образом отличалась от их оставшихся живых потомков. Видимо, в цепи этапов эволюционного развития на месте современных рептилий действительно должны быть рептилии, но только те, которые на самом деле жили в те геологические эпохи, когда этот этап эволюции реально происходил. А эти древние рептилии по современным данным очень сильно отличались от ныне живущих!

Вот здесь-то и начинается интрига...

Сейчас уже вполне очевидно, что эволюция позвоночных шла следующим образом. Из воды вышли первые амфибиеподобные четвероногие позвоночные (тетраподы), а точнее — еще действительно амфибии. И именно они стали базой для эволюции всех наземных позвоночных.

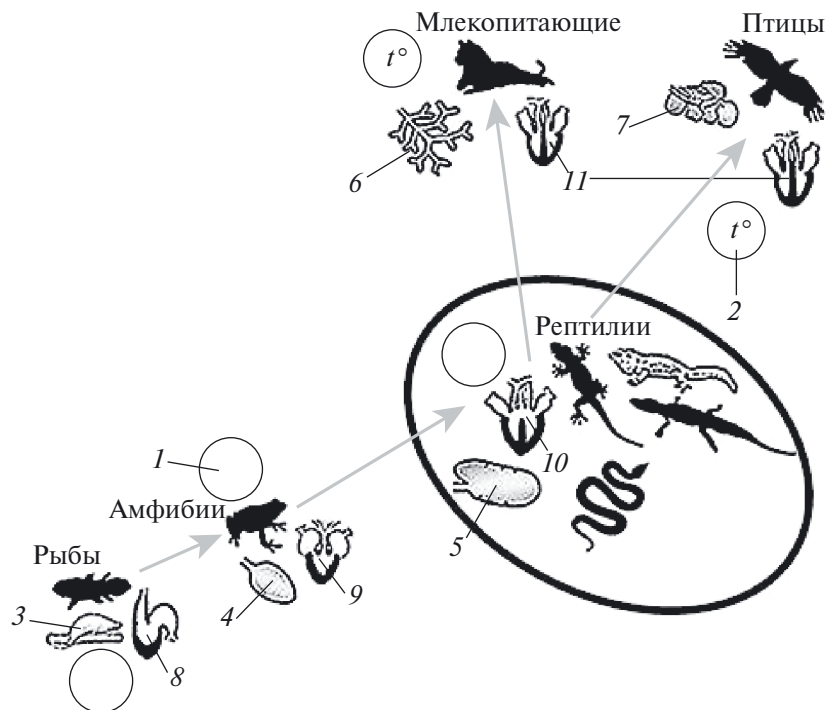


Рис. 1. Классические представления о характеристиках современных позвоночных животных. 1 – эктотермия (холодно-кровность); 2 – эндотермия (теплокровность); 3 – простые легкие двоякодышащих рыб; 4 – простые легкие амфибий; 5 – немного более сложные легкие с дополнительными перегородками у рептилий; 6 – сложные легкие млекопитающих с альвеолами (“пузырьками”, где происходит газообмен); 7 – сложные легкие птиц с множеством параллельных бронхов, сквозь которые воздух проходит насквозь; 8 – двухкамерное сердце рыб; 9 – трехкамерное сердце амфибий; 10 – трехкамерное сердце с неполной перегородкой в желудочке у рептилий; 11 – четырехкамерное сердце млекопитающих и птиц. Большим овалом выделены рептилии, которых в данном случае можно рассматривать как “ключевую группу”, что лежала в основе, дала начало дальнейшей эволюции позвоночных и развитию теплокровности.

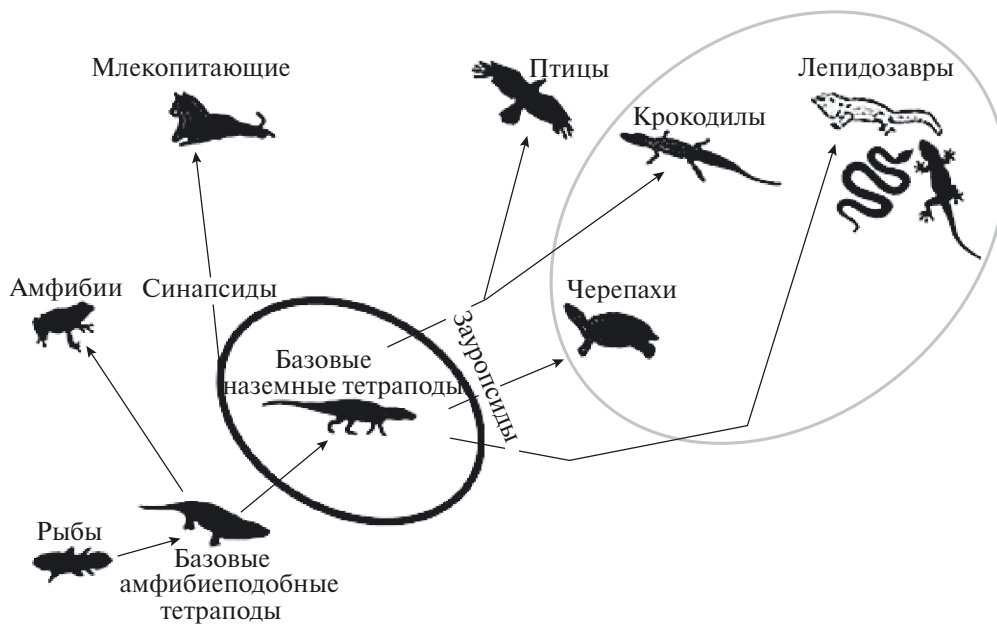


Рис. 2. Схема эволюции позвоночных животных по современным представлениям. Жирным овалом выделены базовые наземные тетраподы, которые реально являются основой для дальнейшей эволюции всех последовавших за ними групп позвоночных. Тонким овалом отмечены современные рептилии, которые в таком варианте эволюции в роли действительной основы эволюции позвоночных оказаться никак не могут.

Эта эволюция пошла в нескольких направлениях: сначала было разделение на синапсид, которые в дальнейшем дали млекопитающих, и зауропсид, которые потом дали огромное количество групп древних рептилий (в том числе динозавров), а в конечном итоге — современных рептилий (разными стволами — черепах, крокодилов и лепидозавров, т.е. гаттерию, ящериц и змей) и птиц (рис. 2). На рисунке видно, что реальным “ядром” эволюции позвоночных были именно первые (базовые) наземные позвоночные, а современные рептилии — это лишь конечные ветви эволюции одного из направлений развития зауропсид. Следовательно, быть той самой ступенькой между амфибиями и высшими позвоночными (рис. 2) современные рептилии никак не могли!

Свойства ключевой группы

Теперь возникает главный вопрос: какими же были эти самые базовые наземные тетраподы? И именно об этой группе животных в последние годы появилось много данных, которые заставляют совершенно по-новому посмотреть на весь процесс эволюции позвоночных животных.

Один из основных источников любой информации о биологии вымерших животных — это палеонтология. Но, к сожалению, мягкие ткани за миллионы лет не сохраняются. Поэтому о физиологии вымерших животных можно судить только по особенностям анатомии, по биохимии и изотопному анализу окаменелых останков и по некоторым другим косвенным данным. Ярким примером таких особенностей может служить относительный диаметр питающего отверстия в бедренной кости. Дело в том, что по шлифам окаменелых бедренных костей сейчас установлено, что многие вымершие животные в первые годы своей жизни росли очень быстро, наращивая определенный тип костной ткани (фибро-ламеллярную кость), характерной именно для животных с высоким уровнем метаболизма, т.е. для животных, по крайней мере приближающихся по биологии к теплокровным (Bennett, Ruben, 1986, и др.). А для того чтобы обеспечивать быстрый рост кости, необходимо снабжать ее увеличенным количеством крови, богатой кислородом, и удалять из нее продукты жизнедеятельности. Значит, у животных с высоким уровнем метаболизма в кость (в данном случае в бедренную) должно входить большое количество более толстых сосудов, а отверстие,

в которое они входят, естественно, должно иметь больший диаметр, чем у животных с низким метаболизмом. В результате измерений, проведенных у современных животных с разным уровнем метаболизма, эта закономерность была подтверждена (Seymour et al., 2012), а результаты были перенесены и на вымерших животных, поскольку эта закономерность больше физическая, даже математическая, но не качественная и не умозрительная. Кроме того, это питающее отверстие в бедренной кости хорошо просматривается на окаменелостях. Есть и множество других “маркерных” признаков, по которым можно делать вывод об уровне метаболизма вымерших животных. А для обработки комплекса получаемых таким образом данных были разработаны специальные компьютерные программы, позволявшие даже количественно оценивать предполагаемые уровни их метаболизма по маркерным количественным и даже некоторым качественным признакам (Legendre et al., 2016, и др.).

Результаты всех этих исследований оказались в некотором роде шокирующими (по крайней мере для тех, кто пытается посмотреть на весь самый сложный эволюционный процесс с общепризнанных биологических позиций). Повышенный уровень метаболизма обнаружился еще у амфибий, первыми начавших выползать на сушу примерно 331–326 млн лет назад — у стегоцефалов ватчерий (Whitney et al., 2022), и у групп, переходных между амфибиями и рептилиями и живших немного позже — у сеймуриаморфов примерно 290–270 млн лет назад (Estefan et al., 2020). Значит, они уже не были в полном смысле слова холоднокровными, они были в определенной степени мезометаболическими животными, приближающимися по своей биологии к теплокровным.

Рисунок 3 показывает пути эволюции типов метаболизма (термобриологических статусов) у позвоночных животных и оценочные уровни метаболизма у разных групп позвоночных. Изначальные (первичные) базовые амфибиоподобные тетраподы, судя по анатомическим и другим характеристикам, имели, видимо, такие же уровни метаболизма, как и современные амфибии и рептилии ($0.1\text{--}0.2 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$). Показатель $^{-0.67}$ — вычисленный опытным путем индекс, который наиболее точно описывает удельную величину метаболизма, пересчитанную на единицу веса тела (Legendre et al., 2016). Имеются многочисленные данные, которые позволяют оценить уровни метаболизма первых базовых наземных тетрапод ($\sim 1 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ — Legendre et al., 2016, и др.).

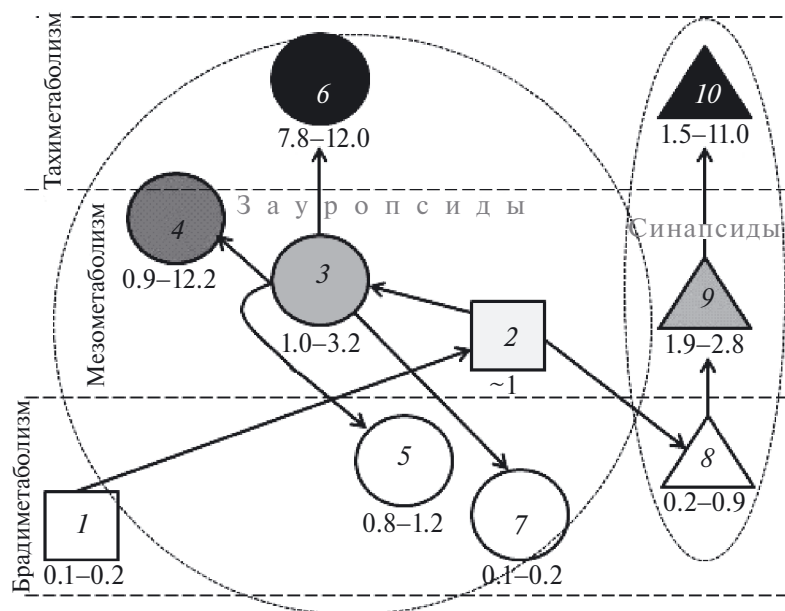


Рис. 3. Пути эволюции термобиологического статуса разных групп позвоночных животных. Квадраты — базовые, изначальные группы позвоночных, круги — зауропсиды, треугольники — синапсиды. Фигуры без фоновой заливки — брадиметаболические эктотермы, с серой заливкой — мезометаболические эндотермы, с черной заливкой — тахиметаболические эндотермы. 1 — базовые амфибиеподобные брадиметаболические тетраподы, анамнии (хамилотермы, т.е. животные, не стремящиеся повышать температуру тела более 27–28°C, которая слабо отличается от температур внешней среды); 2 — базовые наземные мезометаболические тетраподы, амниоты (псило-термы, у которых температура тела обычно хотя бы на несколько градусов выше температур окружающей среды и выше 28–30°C), появившиеся в результате комплекса первичных биохимических и физиологических ароморфозов; 3 — изначальные архозавроморфы и архозавры с развитой мезометаболической псилотермией, т.е. реакцией, направленной на повышение температуры тела; 4 — некоторые птицеподобные ящеротазовые динозавры и ряд птицетазовых динозавров, птерозавры, зауроптеригии, ихтиоптеригии, часть лепидозавров, другие группы древних вымерших диапсид с интенсивной мезо- или даже тахиметаболической псилотермией; 5 — некоторые динозавры и другие группы брадиметаболических диапсид, «отключивших» у себя мезометаболизм; 6 — птицы; 7 — современные рептилии (гаттерия, змеи, ящерицы, крокодилы, черепахи), «отключившие» у себя мезометаболизм и пошедшие по пути развития и совершенствования брадиметаболизма (эктотермии); 8 — базовые, древние, вымершие брадиметаболические синапсиды; 9 — синапсиды с интенсивным мезометаболизмом; 10 — эволюционно продвинутые тахиметаболические териодонты и млекопитающие. 1, 5, 7 и 8 — брадиметаболические эктотермы разного происхождения и с различными характеристиками. Цифры курсивом под фигурами — ориентировочные, имеющиеся на настоящее время данные о величинах интенсивности основного обмена разных групп позвоночных животных в $\text{мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (по: Legendre et al., 2016; Faure-Bras, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.); цифры под квадратами 1 и 2 — гипотетические, исходящие из имеющихся сейчас опубликованных материалов.

Комплекс современных исследований показывает, что у части зауропсид и синапсид метаболизм постепенно повышался примерно до $3 \text{ мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$. Но у некоторых зауропсид, таких как многие динозавры и другие древние рептилии, метаболизм возрастал до уровней, сходных или даже сравниваемых с метаболизмом современных млекопитающих и птиц — примерно до $11–12 \text{ мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (Legendre et al., 2016; Faure-Bras, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.).

Сравнительно недавно в палеонтологии стали широко применять способ изотопного анализа окаменелостей, который был известен и ранее, но был существенно усовершенствован. Теперь он

позволяет достоверно определять температуру, при которой формировались твердые ткани организма — кости, дентин, скорлупа яиц (Eagle et al., 2011; Rey et al., 2017, и др.). Результаты этих работ показали, что значительная часть динозавров (и ящеротазовых и птицетазовых, включая гигантских титанозавров), морских ящеров (мозазавров, ихтиозавров и плезиозавров), летавших птерозавров и других рептилий имели температуры тела от 30–32 до 44°C (Bernard et al., 2010; Eagle et al., 2010, 2011, 2015; Bi et al., 2020; Xing et al., 2021, и др.).

Кроме того, палеонтологи и химики из Испании и США (Wiemann et al., 2022) выяснили, что в результате биохимических процессов,

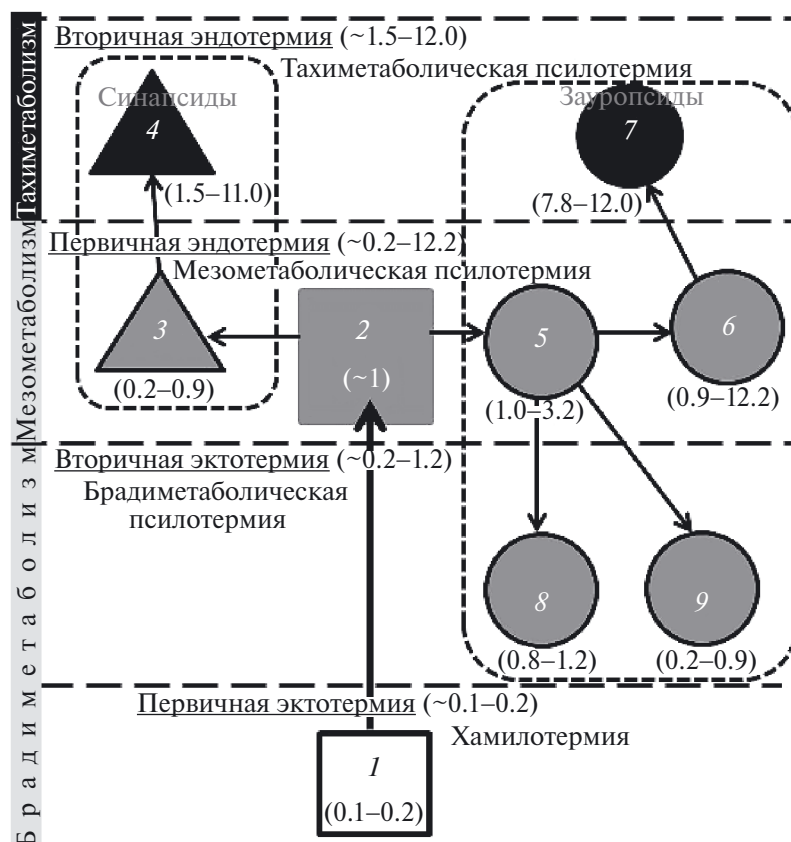


Рис. 4. Эволюция типов термобиологических статусов позвоночных животных. Квадраты — базовые, изначальные группы позвоночных, круги — зауропсиды, треугольники — синапсиды. Фигуры без фоновой заливки — брадиметаболические эктотермы, с серой заливкой — мезометаболические эндотермы, с черной заливкой — тахиметаболические эндотермы. 1 — базовые амфибиоподобные тетраподы (стегоцефалы, сеймурии и т.п.), 2 — базовые наземные тетраподы, 3 — базовые синапсиды, 4 — млекопитающие, 5 — базовые архозавроморфы и архозавры, 6 — динозавры и другие архозавры, 7 — птицы, 8 — некоторые динозавры и другие древние рептилии, 9 — современные рептилии. Цифры в скобках — ориентировочные, имеющиеся на настоящее время данные о величинах интенсивности основного обмена разных групп позвоночных животных в $\text{млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (по: Legendre et al., 2016; Faure-Brac, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.).

при которых генерируется тепло, в организме образуются определенные биомолекулы (biomolecules — терминология авторов оригинальной статьи) — конечные продукты этих процессов (advanced lipoxidation end products, ALEs). Эти конечные биомолекулы достаточно стабильны во времени, они хорошо сохраняются на протяжении миллионов лет, и их следы могут быть определены в ископаемых окаменелостях (Wiemann et al., 2022). Концентрация этих биомолекул в окаменелостях может говорить об уровне метаболизма и производстве организмом эндогенного, внутреннего тепла. Применяя данную методику, эти исследователи подтвердили, что значительная часть древних архозавров (динозавров, птерозавров, морских ящеров и многих других групп) производили тепло для нагрева тела за счет внутренних биохимических

реакций, т.е. в той или иной степени были эндотермами, и что гигантские зауроподы и тероподы были не гигантотермическими животными, а настоящими эндотермами.

Применяются сейчас и другие современные методики.

Но в линии зауропсид проявились и другие неожиданные закономерности. Пройдя развитие от первичных амфибиоподобных тетрапод с метаболизмом около $0.1-0.2 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ до первичных эндотермных животных (некоторых стегоцефалов, сеймурий и др., с уровнем метаболизма $\sim 1 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$), ряд групп эволюционировали в рептилий с метаболизмом примерно до $3-12 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (динозавры, морские ящеры и др.), после чего развитие привело к другим группам рептилий с метаболизмом, сниженным вновь до уровня $0.1-0.2 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (рис. 3, 4).

Наиболее яркими представителями групп с вторично сниженным метаболизмом стали все современные рептилии (черепахи, крокодилы и лепидозавры — гаттерия, ящерицы и змеи). У каждой такой группы были на то свои причины.

Так, лепидозавры снизили метаболизм и уменьшились в размерах потому, что при небольших размерах в наибольшей степени проявляется энергетическая выгода и экономичность эктотермии. При средней температуре окружающей среды и тела животного 20–25°C уровень метаболизма рептилий мало отличается от метаболизма амфибий. Но разница начинает проявляться, когда рептилия может нагреться от мощного источника теплоты (солнца, горячих камней и т.п.). Тогда рептилии направленно повышают температуру своего тела за счет внешнего тепла, для чего им не нужно затрачивать много энергии. А это повышение температуры тела приводит к повышению уровня метаболизма. Таким образом, повышенный метаболизм проявляется у лепидозавров при повышенной температуре тела, которая достается животному почти даром — от внешних источников тепла.

У крокодилов причина другая. У них уровень метаболизма снижается в связи с образом жизни: они надолго затаиваются в воде при опасности или во время охоты, для чего нужно на длительные периоды времени прекращать дыхание. Также им необходимо иметь возможность подолгу не дышать, чтобы топить в воде свои жертвы. При высоком уровне метаболизма это было бы невозможно, или по крайней мере довольно сложно. Поэтому для крокодилов снижение уровня метаболизма — насущная необходимость.

Итак, у зауропсид метаболизм в процессе эволюции вначале возрастает с низкого уровня до достаточно высокого, а затем в некоторых группах вновь снижается почти до первоначального низкого уровня. И тут, глядя на рис. 3 и 4, возникает два, на наш взгляд, важных вопроса.

1. Почему развитие от эндотермии к эктотермии, которое некоторые западные ученые, на наш взгляд, ошибочно называют реверсией, т.е. возвратом к эктотермии (о чем будет сказано далее), наблюдается только у зауропсид, а у синапсид такого явления не отмечено? Видимо, у этих групп есть какие-то важные различия, которые в одном случае позволяют это делать, а в другом — нет. К сожалению, пока мы не нашли ответа на этот вопрос.

2. Не получается ли так, что мы наблюдаем обратное движение эволюции: сначала движение

от эктотермии, т.е. холоднокровности, в сторону развития эндотермии, т.е. теплокровности, а потом — возврат обратно к холоднокровности? Такого возвратного движения, скорее всего, просто не должно быть! В чем же дело? Но в данном случае, похоже, это явление имеет свое объяснение. Для того, чтобы это понять, нужно посмотреть на рис. 4.

Судя по всему, в реальности понятия “эктотермия” и “эндотермия” являются сложными и неоднородными. И некоторые первые вышедшие на сушу амфибии, а также динозавры и другие группы рептилий, имевшие по современным данным высокий уровень основного обмена, и современные млекопитающие и птицы — все они были по крайней мере мезометаболическими, а некоторые группы — тахиметаболическими эндотермами. При этом и рыбы, и амфибии, некоторая часть вымерших рептилий, и все современные рептилии — эктотермы. Но совершенно очевидно, что биохимия и физиология даже только перечисленных групп эндотермов должны сильно друг от друга отличаться. Также различаются и перечисленные, и другие группы эктотермов. Попробуем формализовать эти различия.

Термобиологический статус амфибиеподобных тетрапод, начавших эволюционный выход на сушу, — первичная эктотермия. **Первичные эктотермы** — позвоночные, у которых температура тела мало отличается от температур окружающей среды, она достаточно низкая (в основном не выше 27–28°C); у них нет отчетливой и обязательной направленности на повышение температуры тела, т.е. у них отсутствует реакция псилотермии. Это брадиметаболические, низкотемпературные, эктотермные хамилотермы; уровень метаболизма у животных этой группы был, видимо, примерно $0.1\text{--}0.2 \text{ мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$. Из современных животных первичными эктотермами являются рыбы и амфибии.

Затем, по ряду причин, которые мы сейчас разбирать не будем, у некоторых из первично эктотермных позвоночных в организме произошли серьезные биохимические перестройки: у них практически скачкообразно повысился уровень внутриклеточного обмена в энергетических “электростанциях” клетки — в митохондриях, и появилась терморегуляционная реакция — псилотермия, которая заставляла их периодически или постоянно повышать температуру тела. Таким образом, появился второй термобиологический статус — первичная эндотермия.

Первичные эндотермы — позвоночные, у которых теплота вырабатывается и за счет биохимических реакций внутри организма. Это более энергетически затратно, но зато более надежно. Получение тепла извне мало предсказуемо, оно зависит от массы причин — от погоды, пресса хищников, доступности мест, где можно греться, социального статуса во внутривидовой группе и т.п. А внутреннее тепло вырабатывается постоянно. Мало того, у первичных эндотермов, видимо, были еще слабо развиты механизмы регуляции и контроля над уровнями основного обмена и термометаболизма (теплопродукции). Это мезо- или тахиметаболические, средне- или высокотемпературные, эндотермные псилотермы с температурой тела в основном выше 30°C, и даже у некоторых групп достигавшей 44°C. Уровень метаболизма у них, видимо, чаще всего был около $1 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$. Но в ряде случаев уровень метаболизма поднимался достаточно сильно, почти до уровня современных теплокровных — примерно до $12 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (Legendre et al., 2016; Faure-Bras, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.).

Далее в процессе эволюции среди первичных эндотермов появились группы, которые можно характеризовать как вторичные эндотермы (настоящие, полноценные теплокровные — птицы и млекопитающие). **Вторичные эндотермы** — это тахиметаболические, высокотемпературные, эндотермные псилотермы с температурой тела, постоянно держащейся в границах примерно 30–44°C, у которых уровень метаболизма существенно и стабильно возрос примерно до $11\text{--}12 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$, и у них развились механизмы эффективного регулирования и контроля над его уровнем; у них присутствовала псилотермия, усилился термометаболизм, в результате чего температура тела стабильно повысилась.

И, наконец, появились группы, у которых по разным причинам уровень метаболизма снизился практически до первоначального уровня. Это — вторичная эктотермия. **Вторичные эктотермы** — это брадиметаболические позвоночные животные с периодически проявляющейся высокотемпературной эктотермной псилотермией, с уровнями температур тела в эти периоды до 30–45°C, у которых уровень основного обмена снизился примерно до $0.1\text{--}0.2 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (Legendre et al., 2016; Faure-Bras, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.). В отдельных случаях температура тела ряда групп редко и ненадолго может повышаться за счет внутреннего эндогенного несократительного термогенеза

(Legendre et al., 2016; Tattersall et al., 2016; Grigg et al., 2021, и др.). Псилотермия у них присутствует, и это заставляет температуру тела периодически подниматься, но происходит это чаще всего за счет использования внешнего тепла и поведенческой терморегуляции.

Судя по рис. 4, в развитии термобиологических статусов позвоночных животных имеется две кардинальные направленности: 1) функциональная направленность на развитие вторичной эндотермии, которая проявляется в разных филетических ветвях (млекопитающие и птицы), на различной морфофизиологической базе; 2) морфофизиологическая направленность на развитие вторичной эктотермии. По сути можно сказать, что мы наблюдаем направленности развития эндотермии и эктотермии.

Здесь важно отметить, что выражение “развитие эндотермии” является общепринятым, понятным, привычным, “классическим”. А вот “эволюция эктотермии” — понятие не совсем привычное. В данном случае понятие “эндотермия” ассоциируется с теплокровностью, а “эктотермия” — с холоднокровностью. Традиционно считается, что теплокровность есть высшее, более развитое, более эволюционно продвинутое морфофизиологическое и термобиологическое состояние по сравнению с холоднокровностью. Поэтому обычно обсуждается и изучается именно эволюционное развитие теплокровности. А об эволюционном развитии холоднокровности чаще всего не говорится.

*Температура тела и непереносимость
высоких температур у первично
эктотермных животных*

Первично эктотермные позвоночные в истории Земли явно существовали, но до настоящего времени из их ближайших “родственников” дожили только рыбы и амфибии. Они — хамилотермы, т.е. им не свойственно повышение температуры тела. У некоторых рыб не очень отчетливо проявляются периодические адаптационные изменения (при этом не абсолютно обязательные для нормальной жизнедеятельности) к тому, чтобы оказываться в воде с температурой несколько выше, чем общий фоновый уровень. Так, у рыб, живущих в основном при температурах воды около 15–20°C, в специальных экспериментальных термоградиентприборах проявляется направленность на то, чтобы периодически оказываться в области водного пространства

с немного более высокими, чем фоновые, температурами (Голованов, 2013, и др.). У первично эктотермных позвоночных еще не было псилотермии, т.е. не было направленного и регулярного повышения температуры тела выше температур окружающей среды, более 30°C. А холодноводные, приполярные рыбы высоких широт вообще постоянно живут при температурах воды и тела, близких к 0°C и даже немного ниже (Bargelloni et al., 1998, и др.).

Рыбы как класс позвоночных животных могут быть активны при температурах тела примерно от –3 до +35°C. Неотчетливо выраженные, как мы уже говорили, предпочитаемые температуры проявляются у рыб слабо и находятся в диапазоне около 25–30°C (Голованов, 2013), кроме холодноводных, в частности, приполярных видов, температура тела которых всегда держится около 0°C, и подъем температуры на несколько градусов для них просто смертелен.

Весьма пикантная ситуация сложилась вокруг биологии мелкой, обитающей на юге США, в частности в Калифорнии, гольяновой рыбки лукании (*Lucania goodei*). Во многих учебниках и специальных книгах по ихтиологии ее, во-первых, называют калифорнийской рыбкой, а во-вторых, пишут, что она живет в горячих источниках при температурах около 50–52°C, а в других местах – даже и до 70°C (Жизнь животных..., 1939; Сабунаев, 1967; Анисимова, Лавровский, 1983, и др.). Эта информация перепечатывается из одной книги в другую. Но она вызывала у нас некоторую настороженность и недоверие, и мы решили в меру своих возможностей ее перепроверить...

Прежде всего, следует сказать, что в Калифорнии лукания действительно встречается, но очень ограниченно. Намного шире, почти повсеместно она распространена во Флориде. Что же касается ее обитания в горячих источниках, то не так давно мы обнаружили статью, которая, как нам кажется, проливает свет на эту неординарную ситуацию. В ней достаточно подробно описываются разные аспекты биологии лукании, ее экологии, питания и размножения, содержания и разведения в аквариуме (Nunziata, 2010). Автор указывает, что в теплые летние месяцы температура мелкой стоячей воды, в которой живет лукания, легко достигает 80°F (по Фаренгейту), т.е. это всего 26.7°C (по Цельсию). Икру эти рыбки мечут в естественных условиях при температуре воды примерно от 60°F (15.6°C) до 62°F (16.7°C), а живут

они, например, в январе и при значительно более низкой температуре. В среднем в источниках Флориды, где живут лукании, вода немного кисловатая (pH часто больше 7.5), а температура около 72°F (22.2°C). Аквариумисты-любители успешно содержат этих рыб летом при температуре воды около 70°F (21.1°C), а зимой – около 60°F (15.6°C), и они без потерь живут зимой в резервуарах на открытом воздухе при температуре 40°F, т.е. 4.4°C (Nunziata, 2010).

Другая сходная ситуация связана с рыбкой пустынным карпозубиком (*Cyprinodon macularius*). В популярных и даже в некоторых специальных изданиях сообщается, что она встречается в горячих источниках Калифорнии при 52°C (Никольский, 1963). Но на самом деле ситуация немного другая. В природе эти рыбы в норме живут при температуре воды 70–85°F (22–30°C). Но они могут выдерживать температуры, практически недоступные другим видам – до 108.3°F, т.е. 42.4°C (Carveth et al., 2006); и к тому же 42°C – это вовсе не 52°C, и тем более не 70°C. Однако “могут выдерживать” – это совсем не то же самое, что “постоянно жить” при этой температуре. В аквариумах они успешно содержатся при температуре воды примерно 25–36°C. Наблюдения в природе показывают, что эти рыбки стараются не находиться на мелководье, в хорошо прогреваемой воде, достигающей 36–38°C, а уходят в более глубокие, более прохладные слои водоема. Мы не обнаружили в литературе конкретных данных о том, что эти рыбки встречались при температуре воды более 36°C. Таким образом, пустынные карпозубики действительно достаточно теплолюбивые, точнее – тепловыносливые, но не экстремально термофильные рыбки. Вода в горячих источниках Калифорнии в местах их вытекания из глубины почвы может и достигать 50°C, но пустынный карпозубик в норме живет в намного более прохладной воде, хотя может непродолжительное время, в каких-то экстраординарных ситуациях, выдерживать температуру до 42.4°C.

Кроме того, при описании местообитаний данных видов рыб иногда указывается, что там есть горячие источники с высокими температурами воды. Но в специальной литературе эти горячие источники никак не связываются с обитанием карпозубиков.

Таким образом, вся информация о рыбах, живущих при неправдоподобно высоких температурах (50°C и выше), встречающаяся в разных печатных источниках, на проверку оказывается

по разным причинам недостоверной. По-видимому, по крайней мере еще в первой половине XX в. при переводе англоязычной литературы на русский язык переводчики не обратили внимания на различия температурных шкал по Фаренгейту (°F) и Цельсию (°C). В результате этой и других неточностей в наши книги и проникла ошибочная информация об обитании, например, лукании при температурах, превышающих все разумные пределы.

Данные по температурам тела в связи с температурами внешней среды, наполненностью желудка, возрастом и другими обстоятельствами, полученные при изучении биологии травяной лягушки, *Rana temporaria*, в Карелии (Кутенков, 2009), и дополнительные, еще не опубликованные материалы, любезно предоставленные нам А.П. Кутенковым, показывают, что температура тела лягушек в дневное время может периодически оказываться в диапазоне примерно 25–27°C (крайне редко до 31.5°C). Но это — проявления скорее чисто физических закономерностей. Специального поведения, направленного на повышение и поддержание температур тела более высоких, чем фоновые, у этих лягушек отмечено не было. Напротив, периодически у них наблюдалось поведение, направленное на уход в прохладные убежища и нахождение там в течение продолжительного времени (Кутенков, Целлариус, 1988; Кутенков, 2009, и др.). Такая же ситуация отмечается и у тропических лягушек. Так, у мраморной лягушки, *Nannophrys marmorata*, в Шри-Ланка даже в теплый сезон температура тела никогда не превышала 27.4°C (Senanayake et al., 2019). Максимальная температура тела, изученная у 25 видов южноамериканских бесхвостых амфибий в природе, была от 6–9°C у некоторых жаб (*Atelopus carrikeri*), до 28.5°C у некоторых квакш (*Dendropsophus microcephalus*) (Navas et al., 2013). И лишь у некоторых видов пустынных жаб с сухой кожей отмечено серьезное, направленное повышение температуры тела (до примерно 39°C) и терморегуляция, сходная с таковой у рептилий (Pearson, Bradford, 1976; Rausch et al., 2008). Таким образом, большинство видов амфибий активны при температурах тела, не превышающих 28–30°C.

Приполярные рыбы могут жить только при температурах примерно от –3 до +3°C. Многие земноводные также живут при низких температурах. Так, титикакский свистун (*Telmatobius culeus*) постоянно живет в воде, температура которой обычно составляет от 4 до 17.5°C

(Muñoz-Saravia et al., 2018), а некоторые хвостатые земноводные, как например, сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*) (Ярцев, Куранова, 2013), огненная саламандра (*Salamandra salamandra*) (Гуржий, 2006), гигантская японская саламандра (*Andrias japonicus*) (Okada et al., 2008) и некоторые другие виды, живут при температурах 0–17°C.

Все эти и многие другие данные свидетельствуют о том, что первично эктотермные животные, как группа в целом, могут жить при достаточно низких температурах тела, порой приближающихся к 0°C, и их температура тела не повышается более 25–27°C, кроме отдельных случаев (некоторые виды жаб с сухой кожей).

Температура тела у вторично эктотермных животных и потребность в высоких температурах тела

У вторично эктотермных позвоночных животных (рептилий) терморегуляция иная. Они — псилотермы, и способны периодически повышать температуру тела до 28–30°C и выше — порой до 42–45°C в зависимости от вида; эти периоды с высокой температурой тела являются для них обязательным условием благополучного существования (Черлин, 2014).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ СВЯЗЬ ТЕМПЕРАТУРЫ И МЕТАБОЛИЗМА

В подавляющем большинстве исследований, в которых изучались уровни метаболизма у разных позвоночных животных, работы проводили либо при фиксированной “комнатной” температуре (~20°C), либо при небольшом наборе температур. При этом теплокровным предоставляли и фиксировали различные температуры внешней среды, а у холоднокровных фиксировали различные температуры тела. Сравнивать такие исследования невозможно, поскольку в двух этих вариантах работы изучаются совершенно разные процессы и реакции. Исследований же, в которых изучался бы метаболизм эктотермных животных при определенном, стандартном наборе температур тела, можно пересчитать по пальцам одной руки. Чаще всего метаболизм, например, ящериц изучали при двух каких-нибудь уровнях температур тела: например, при 20 и 40°C, 30 и 40°C и т.п. Но для понимания связи температуры тела и метаболизма этого категорически недостаточно.

Таблица 1. Уровень метаболизма у некоторых видов амфибий и рептилий в зависимости от температуры (мг выделенного CO₂ на 1 кг веса в час) (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Виды	Температура, °C										
	2	6	10	12.5	15	17.5	20	22.5	25	27.5	30
Амбистома тигровая, <i>Ambystoma tigrinum</i>	72	85	106	122	129	147	150	201	242	249	313
Обыкновенный тритон, <i>Molge vulgaris</i> (совр. <i>Lissotriton vulgaris</i>)	108	126	181	178	172	212	193	224	269	387	462
Жаба серая, <i>Bufo vulgaris</i>	76	69	131	127	138	132	174	203	292	623	719
Лягушка травяная, <i>Rana temporaria</i>	62	71	80	97	101	110	139	165	196	284	518
Лягушка прудовая, <i>Rana esculenta</i> (совр. <i>Pelophylax lessonae</i>)	25	50	68	85	100	96	110	134	152	152	186
Веретеница ломкая, <i>Anguis fragilis</i>	17	28	41	29	51	63	63	116	137	165	198

Мы обнаружили только несколько старых публикаций, в которых описаны опыты с изучением метаболизма у разных групп позвоночных животных при большом наборе экспериментальных температур (Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910) (табл. 1). Эти данные однозначно показывают, что уровень метаболизма увеличивается с ростом температуры. Кроме того, возрастание метаболизма с ростом температуры происходит у различных видов не одинаково.

На рис. 5 видно, что у рептилии (веретеница, вторичная эктотермия) и у прудовой лягушки рост метаболизма от 25 до 30°C постепенный, не отличающийся от роста при более низких температурах. А у серой жабы, травяной лягушки и обыкновенного тритона подъем температуры тела выше 25°C вызывает резкий скачок уровня метаболизма в несколько раз. Эта ситуация вряд ли выглядит комфортной, скорее всего, она уже опасна для этих животных. Амбистома

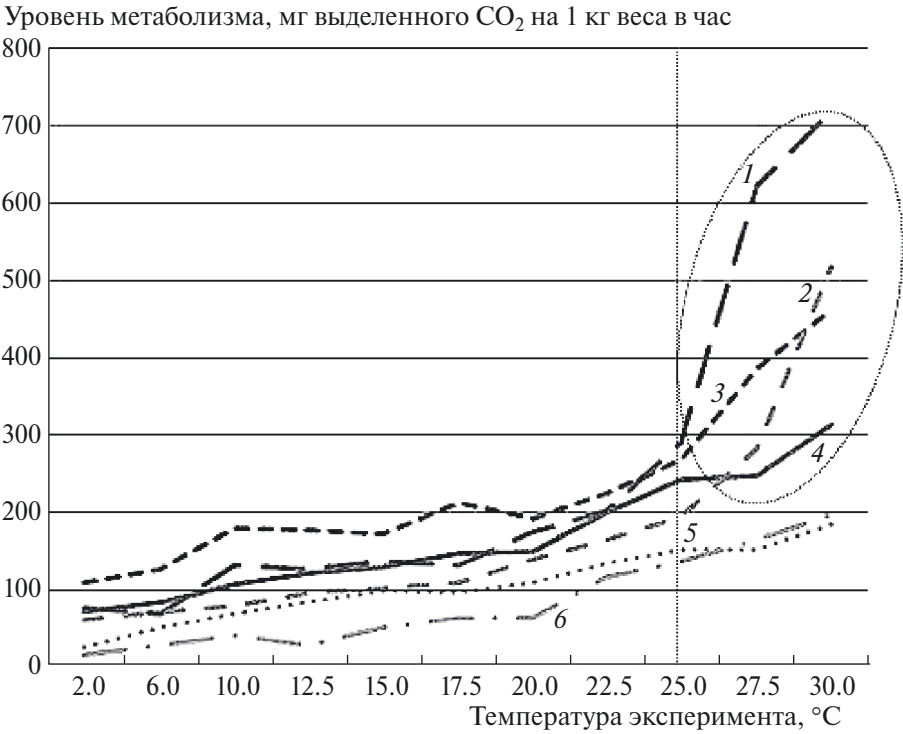


Рис. 5. Уровень метаболизма у некоторых видов амфибий и рептилий, изученных при нагревании, в зависимости от температуры (мг выделенного CO₂ на 1 кг веса в час) (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910). 1 – жаба серая, 2 – лягушка травяная, 3 – тритон обыкновенный, 4 – амбистома, 5 – лягушка прудовая, 6 – веретеница ломкая. Вертикальная пунктирная линия отделяет зону температур тела (примерно выше 25°C), которая для изученных (и для многих других) видов амфибий уже является некомфортной. Пунктирный овал выделяет, видимо, некомфортную для амфибий зону выше 200–250 мг выделенного CO₂·кг⁻¹·ч⁻¹.

Таблица 2. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 10 до 30°C у разных амфибий и рептилий (по материалам: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 10°C	Средний прирост на 1°C
	при 10°C	при 30°C			
Травяная лягушка	80	518	438	547.5	27.4
Серая жаба	131	719	588	448.9	22.4
Амбистома	106	313	207	195.3	9.8
Обыкновенный тритон	181	462	281	155.2	7.8
Прудовая лягушка	85	186	101	118.8	5.9
Веретеница	29	198	169	582.8	29.1

Примечание. В табл. 2–6 цифры первых двух столбцов – данные, приведенные авторами оригинальных публикаций, на которые мы ссылаемся (Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910), а в трех последних столбцах – цифры, рассчитанные нами для анализа динамики увеличения уровня метаболизма в связи с ростом температуры. Наши расчеты иллюстрируют эту динамику более отчетливо, чем первичные данные измерений.

Таблица 3. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 10 до 20°C у разных амфибий и рептилий (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 10°C	Средний прирост на 1°C
	при 10°C	при 20°C			
Травяная лягушка	80	139	59	73.8	7.3
Амбистома	106	150	44	41.5	4.1
Серая жаба	131	174	43	32.8	3.2
Прудовая лягушка	85	110	25	29.4	2.9
Обыкновенный тритон	181	193	12	6.6	0.7
Веретеница	29	63	34	117.2	11.7

Таблица 4. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 20 до 25°C у разных амфибий и рептилий (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 20°C	Средний прирост на 1°C
	при 20°C	при 25°C			
Серая жаба	174	292	118	67.8	13.6
Амбистома	150	242	92	61.3	12.3
Травяная лягушка	139	196	57	41.0	8.2
Обыкновенный тритон	193	269	76	39.4	7.9
Прудовая лягушка	110	152	42	38.2	7.6
Веретеница	63	137	74	117.5	23.5

в этом отношении занимает промежуточное положение между двумя указанными группами.

В целом при подъеме температуры тела с 10 до 30°C у некоторых видов амфибий (у травяной лягушки и серой жабы) прирост интенсивности метаболизма составляет примерно 450–550%, а у других (у амбистомы, обыкновенного тритона и прудовой лягушки) – менее 200% (рис. 5, табл. 2). Но важно рассмотреть процесс интенсификации метаболизма в связи с температурой несколько подробнее.

При подъеме температуры тела с 10 до 20°C (рис. 5, табл. 3) наибольший всплеск уровня метаболизма наблюдается у травяной лягушки (~74%) и меньший – у амбистомы и серой жабы.

При повышении температуры с 20 до 25°C наибольший подъем метаболизма отмечен у серой жабы и амбистомы (~60–70%), меньше – у травяной лягушки, обыкновенного тритона и прудовой лягушки (около 40%; рис. 5, табл. 4).

Таблица 5. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 10 до 25°С у разных амфибий и рептилий (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 10°С	Средний прирост на 1°С
	при 10°С	при 25°С			
Травяная лягушка	80	196	116	145.0	9.7
Амбистома	106	242	136	128.3	8.6
Серая жаба	131	292	161	122.9	8.2
Прудовая лягушка	85	152	67	78.8	5.3
Обыкновенный тритон	181	269	88	48.6	3.2
Веретеница	29	137	108	372.4	24.8

Таблица 6. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 25 до 30°С у разных амфибий и рептилий (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 25°С	Прирост на 1°С
	при 25°С	при 30°С			
Травяная лягушка	196	518	322	164.3	32.9
Серая жаба	292	719	427	146.2	29.2
Обыкновенный тритон	269	462	193	71.7	14.3
Амбистома	242	313	71	29.3	5.9
Прудовая лягушка	152	186	34	22.4	4.5
Веретеница	137	198	61	44.5	8.9

При подъеме температуры тела с 10 до 25°С происходит примерно равномерный и более или менее плавный рост метаболизма. Быстрее остальных метаболизм растет у серой жабы и травяной лягушки, немного медленнее – у амбистомы и обыкновенного тритона. На последнем месте – прудовая лягушка (табл. 5). А вот при повышении температуры уже с 25 до 30°С рост метаболизма ускоряется примерно в 2 раза по сравнению с его ростом в интервале 10–25°С (табл. 5 и 6). Как и в исходном случае, на первых местах по скорости роста метаболизма – серая жаба и травяная лягушка, на последнем месте – прудовая лягушка.

А при увеличении температуры с 25 до 30°С резкое усиление метаболизма произошло у травяной лягушки и серой жабы (~145–165%), у обыкновенного тритона – на ~72%, а у амбистомы и прудовой лягушки – на ~20–30% (рис. 5, табл. 6).

В этой связи имеет смысл обратиться к информации о температурах тела всех этих животных.

Травяная лягушка при активности в разные сезоны имеет температуру тела от близкой к 0°С до нечасто встречающейся, максимальной

в середине лета, примерно 25.0–27.5°С (Кутенков, 2009). Но чаще всего температура их тела ниже 25°С. Лишь единожды была зафиксирована максимальная температура 31.5°С (данные любезно предоставлены нам герпетологом А.П. Кутенковым).

Обыкновенный тритон живет в основном при температуре от 16–18°С до максимум 22–23°С (Сосновский, 1983). Весной он появляется в водоемах при 4–12°С. Размножается обычно при температуре 8–20°С (Кузьмин, 1999).

Серая жаба при ночной активности имеет температуру тела 11.7–18.9°С, а при дневной – 27.8–34.2°С (Meek, Jolley, 2006).

При содержании в акватеррариуме тигровой амбистомы определено, что оптимальными для нее температурами являются: дневная – 21–24°С, ночная – 18–20°С (Содержание тигровой амбистомы, 2023).

Прудовые лягушки предпочитают относительно высокие температуры. Летом они активны при температуре воды примерно 15–27°С (Кузьмин, 1999). Часто оказываются на прогреваемом солнцем мелководье неглубоких водоемов.

Веретеница – скрытная и малоподвижная ящерица. Много времени проводит в лесной

подстилке при достаточно низкой температуре. Температура ее тела держится примерно в диапазоне 20.5–27.5°C; у отловленных особей она в среднем оказывается на 2.2°C ниже, чем у живородящей ящерицы, и на 4.2°C — чем у прыткой ящерицы (Литвинов, Ганшук, 2009).

Это, видимо, свидетельствует о том, что у рептилий и у более адаптированных к теплу амфибий рост уровня метаболизма при возрастании температуры тела более 25–27°C постепенный, а у видов, адаптированных к более холодным условиям, принудительный подъем температуры выше этого уровня вызывает “взрывной” рост метаболизма, и эта ситуация становится для них опасной и нежелательной.

ДЛЯ ЧЕГО ПОЗВОНОЧНЫМ ЖИВОТНЫМ НУЖЕН ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПЕРЕХОД ОТ ПЕРВИЧНОЙ К ВТОРИЧНОЙ ЭКТОТЕРМИИ И КАК ОН ПРОИСХОДИТ?

Эволюционное значение повышения температуры тела

Еще в 1940 г. замечательный советский ученый А. В. Рюмин высказал мысль о том, что у позвоночных животных в процессе эволюции происходит стабилизация высокой температуры тела. Мы несколько развили его идею, показав некоторые важные причины и следствия этой закономерности и этого процесса (Черлин, 1990, и др.). Кроме того, А. В. Рюмин предположил, что прогрессивная эволюция позвоночных животных невозможна без высокой температуры тела. Мы полностью согласны с этими его выводами, в частности потому, что для нормальной, адекватной, корректной, внутренне согласованной работы невероятно усложняющейся в эволюции центральной нервной системы позвоночных (да и других систем тоже) необходимо ускорение прохождения сигналов в ней, более четкая координация миллионов, а у высших животных — миллиардов одновременно протекающих процессов в миллионах, а позже — и миллиардах ее нервных клеток, что возможно только при температуре ее работы (т.е. температуре тела) более 30–35°C.

Только при высокой (выше 30°C) температуре тела в более эффективном и экономичном режиме работают многие важные ферменты (Черлин, 2012), митохондрии обеспечивают организм и его активность, теплопродукцию достаточным количеством энергии (Гаврилов, 2012; Черлин,

2017, и др.). Поэтому повышение температуры тела от хамилотермного состояния первичных эктотермов до псилотермного состояния вторичных эктотермов является эволюционной необходимостью, “стратегическим” эволюционным направлением, поддержанным биохимическими и физиологическими закономерностями.

Эволюционное значение повышения уровня метаболизма

По нашему мнению, в эволюции позвоночных животных одну из важнейших, а возможно, и ключевых ролей играет фактор, который незаслуженно обойден вниманием ученых-эволюционистов и практически не разработан. Это — **качество активности** (качество индивидуальной активности).

У позвоночных животных это свойство в значительной степени связано с двигательной активностью, с подвижностью животных (среди беспозвоночных есть множество вполне успешных сидячих форм, среди позвоночных таковых нет). Таким образом, качество активности у позвоночных животных — комплекс свойств подвижности (скорость реакции, скорость и точность движений, сила, выносливость), энергетической обеспеченности активности животного, но при этом ее энергетической экономичности (в тонкой и подвижной взаимосвязи эффективности двигательной активности и ее энергетической экономичности). Все это подразумевает соответствующее развитие практически всех систем организма: биохимических “силовых станций” (митохондриальное окисление, молекулярные механизмы энерго- и теплоотдачи и т.п.), опорно-двигательного аппарата, пищеварительной, дыхательной, сердечно-сосудистой, центральной нервной и других внутренних систем организма.

В связи с этим **улучшение качества активности** (индивидуальной) — комплекс процессов, направленный на совершенствование двигательной активности, улучшение ее энергообеспеченности в самом широком смысле этого слова и ее энергетической экономичности. Это отражается на улучшении адаптативности, экологической валентности, а в целом — на эволюционной успешности вида (эволюционной устойчивости, конкурентоспособности, развитии таксономической структуры, эволюционной радиации и т.п.).

Таким образом, по нашему мнению, качество активности — важнейшая характеристика всех живых организмов, а улучшение качества активности (прежде всего для позвоночных) — важнейшая

направленность, их внутреннее облигатное свойство, которое является одним из первостепенных факторов эволюции для этих животных, ее запускающих и реализующих механизмов. Эта важнейшая эволюционная направленность прежде всего связана с улучшением энергетической обеспеченности активности, что невозможно без повышения уровня метаболизма, основного обмена (Гаврилов, 2012, и др.). Следовательно, высокий уровень основного обмена обеспечивает позвоночным животным возможность значительно улучшить качество своей активности. А интенсификация активности позволяет сделать движения более быстрыми, сильными, направленными, улучшить реактивность, защитные свойства, увеличить успех пищедобывательной деятельности, адаптабельность, экологическую валентность, конкурентоспособность, селективную ценность и эволюционную успешность видов (о которой было сказано выше).

Пока, к сожалению, ни о какой возможности объективной оценки качества активности и улучшения этого качества не может идти речи. Чтобы к этому подойти, необходимо серьезно изучить проблему, точнее — начать ее изучать. Хотя о некоторых ее объективных аспектах можно сказать уже сейчас. Так, вполне определенно доказано наличие принципа стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных (Рюмин, 1940; Черлин, 1990, 2012, 2017, и др.). Одно из важнейших следствий этого явления — рост метаболизма в связи с ростом и стабилизацией высокой температуры тела, следствием чего, как мы уже говорили, является, в частности, усиление энергообеспеченности активности, т.е. улучшение качества активности. При дальнейших исследованиях наверняка будут выявлены и другие объективные характеристики этого явления.

Новоприобретения вторичных эктотермов

В отличие от первичных эктотермов, у вторичных имеются важные приобретения:

- 1) свойство псилотермии, т.е. терморегуляционная реакция, направленная на периодическое повышение температуры тела примерно до 28–30°C и выше; здесь четко проявляется разница между первичными эктотермами (амфибиями) и вторичными (рептилиями): амфибии не повышают температуру тела, а для рептилий это обязательное условие;

- 2) способность различными способами повышать температуру тела (чаще всего эктотермным, поведенческим и/или эндотермным, что было особенно широко распространено среди вымерших групп);
- 3) способность выдерживать высокую температуру тела и использовать ее для улучшения качества активности; это особенно важная тема, на которую мы поговорим позже;
- 4) способность существенно улучшить качество активности прежде всего за счет увеличения уровней энергообеспеченности активности и метаболизма;
- 5) способность к прогрессивной морфофизиологической эволюции, мощной эволюционной радиации, к увеличению экологической валентности, селективной ценности и т.п.

Важно также отметить, что все эти приобретения и инновации работают при наименьших энергетических затратах.

Преимущественный механизм повышения уровня метаболизма

Все исследования показывают, что с ростом температуры тела у позвоночных животных увеличивается и уровень основного обмена.

Уровни метаболизма у разных эктотермных животных обычно изучались лишь при одном-двух уровнях температур, а сами эти уровни не всегда соответствовали температурам тела животных из-за недостаточной корректности методик термобиологических исследований.

В табл. 7 приводятся данные об уровнях метаболизма (потребление O_2 на 1 г веса за час) у разных первично эктотермных и вторично эктотермных животных при различных уровнях температуры. И хотя исследований на эту тему не так уж много, но даже из этого ограниченного материала можно сделать важные заключения. Большинство первичных эктотермов (амфибий) исследовались при низких температурах (14–15°C), что более или менее соответствует температурам, при которых они живут в природе. Большинство вторичных эктотермов (рептилий) изучались при температурах, характерных для их нормальной жизнедеятельности (30–40°C). И только обыкновенного ужа изучали при температуре 16°C, т.е. в условиях, сходных с теми, что были при изучении амфибий. Кроме того, размеры ужа более или менее сходны с размерами изучавшихся амфибий.

Таблица 7. Уровень метаболизма у разных групп позвоночных животных (потребление O_2 на 1 г веса за час)

Животные	Вес тела (г)	Уровень метаболизма (мг O ₂ ·г ⁻¹ ·ч ⁻¹)	Температура окружающей среды и тела (°C)	Источник
Первичные эктотермы (амфибии)				
Амбистома тигровая, <i>Ambystoma tigrinum</i>	13.4	0.075	14	Проссер, 1977
Лягушка крикетная, <i>Acris</i> (апрель)	150	0.035	15	Dunlap, 1969
		(май)	0.1	
Лягушка, <i>Rana</i>	32	0.055	15	Проссер, 1977
Жаба серая, <i>Bufo bufo</i>	61	0.052	15	Проссер, 1977
Вторичные эктотермы (рептилии)				
<i>Ящерицы</i>				
Сцинк, <i>Lygosoma</i>	1.5	0.295	30	Hudson, Bertram, 1966
Ошейниковая игуана, <i>Crotaphytus</i>	30	0.2	30	Dawson, Tempelton, 1966
Аллигаторовая ящерица, <i>Gerrhonotus</i>	30	0.298	35	Hudson, Bertram, 1966
Бородатая агама, <i>Amphibolurus</i>	373	0.14	28	Проссер, 1977
Такырная круглоголовка, <i>Phrynocephalus helioscopus</i>	6	0.616	35	Четанов и др., 2014
		0.575	40	
Круглоголовка-вертихвостка, <i>Phrynocephalus guttatus</i>	6	0.661	30	Четанов и др., 2014
		0.859	40	
<i>Змеи</i>				
Южноамериканский удав, <i>Epicrates cenchria</i>	3270	0.018	20	Galvao et al., 1965
Желтая анаконда, <i>Eunectes notaeus</i>	11 300	0.021	20	Проссер, 1977
Обыкновенный уж, <i>Natrix natrix</i>	84	0.07	16	Проссер, 1977
<i>Крокодилы</i>				
Аллигатор миссисиппский, <i>Alligator mississippiensis</i>	49 000	0.079	28	Проссер, 1977
<i>Черепахи</i>				
Расписная черепаха, <i>Chrysemys picta</i>	100—300	0.031	18	Проссер, 1977

При 14–15 $^{\circ}C$ у амфибий уровни их основного обмена (потребления кислорода) были примерно в диапазоне 0.035–0.1 $mg\ O_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$, а у ужа при сравнимой температуре 16 $^{\circ}C$ – 0.07 $mg\ O_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$, т.е. величины практически идентичны. А у соизмеримых с ними по размерам ошейниковой игуаны и аллигаторовой ящерицы при температурах 30–35 $^{\circ}C$ уровни метаболизма были уже примерно 0.2–0.3 $mg\ O_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$, т.е. в 2–9 раз выше, чем у амфибий при 14–15 $^{\circ}C$.

Эти примеры показывают, что, во-первых, зависимость уровня метаболизма от температур – свойство скорее физиологическое, чем эволюционное или адаптивное. А во-вторых, что подъем уровня метаболизма у вторичных эктотермов происходит в эволюции в основном именно за счет повышения температуры тела. Следовательно, это еще один важный довод в пользу необходимости подъема температуры тела первично эктотермных животных; для

них это — возможность эволюционного успеха и дальнейшей прогрессивной эволюции.

Для чего позвоночным животным нужен эволюционный переход от первичной к вторичной эктотермии?

Итак, важное отличие вторичных эктотермов от первичных состоит в том, что вторичные эктотермы получили возможность и механизмы повышения уровней температуры тела и метаболизма. В этой связи следует обратить внимание на очень важное обстоятельство: на способность переносить высокие температуры. Выше мы показали, что у большинства первичных эктотермов имеется более или менее жесткое ограничение на подъем температуры тела выше 27–28°C. Следовательно, чтобы улучшить качество активности в значительной степени за счет увеличения уровня метаболизма, позвоночным животным необходимо иметь возможность поднимать уровень температуры тела. А для этого, как выясняется, требуется сложный комплекс физиологических перестроек организма.

Способность переносить повышенные температуры тела, видимо, оказывается не таким простым физиологическим актом, каким может показаться. Рост температуры приводит к резкой интенсификации всех процессов в организме — и биохимических, и физиологических. Эти процессы имеют различные характеристики и активизируются не в одинаковой степени относительно друг друга и в различных группах позвоночных животных. В результате при повышении температуры тела могут происходить серьезные разбалансировки разных процессов, что может нарушать внутреннюю координацию функционирования физиологических систем организма в целом, приводить к тяжелым и даже летальным последствиям. Частично это продемонстрировано в табл. 1.

Это значит, что в процессе эволюции, чтобы приобрести полезные свойства, направленные на дальнейшее эволюционное развитие, первично эктотермные животные должны значительно измениться. Именно получение комплекса признаков, указанных выше как новоприобретения вторичных эктотермов, предоставляет первичным эктотермам такую возможность. А это значит, что переход от первичных эктотермов ко вторичным, по сути, был эволюционно предопределен.

ДЛЯ ЧЕГО ВТОРИЧНЫМ ЭКТОТЕРМАМ НУЖЕН ЭНДОТЕРМНЫЙ, МЕЗОМЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ?

Эктотермия в процессе эволюции трансформируется, т.е. развивается из первичной во вторичную (рис. 3 и 4). Этот процесс не имел бы никакого смысла, если бы состояния первичной и вторичной эктотермии не были бы очень различными по целому ряду важных параметров, имеющих серьезное эволюционное значение. В самой общей форме этот процесс проиллюстрирован на рис. 6.

При этом путь эволюции от первичной эктотермии ко вторичной протекает через эндотермное, мезометаболическое состояние (пунктирная область на рис. 6). В эту область входит множество групп архозавроморфов, архозавров и ранних синапсид, у которых с помощью самых современных методик показано наличие повышенных уровней метаболизма и температуры тела. Данная ситуация проиллюстрирована на рис. 4 и 5 и в большом комплексе публикаций, появившихся в течение 5–10 последних лет. Их мы обобщили в недавно опубликованных обзорах (Черлин, 2021a–г).

Необходимость этого “мезометаболического этапа” становится понятной, если мы вспомним

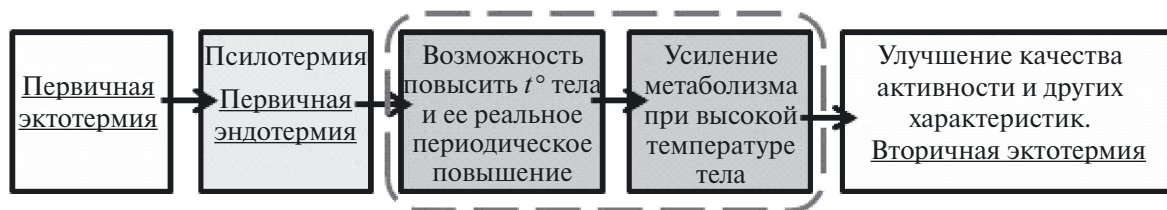


Рис. 6. Этапы перехода от первичной к вторичной эктотермии. Пунктирная область показывает положение мезометаболического (эндотермного) этапа в развитии от первичной к вторичной эктотермии. В эту область входит большое количество архозавроморфов, архозавров (в том числе динозавров и др.).

о том, что первичные эктотермы в основной своей массе не способны переносить температуру тела выше 27–28°C. Этот мезометаболический этап развития был, видимо, совершенно необходим первичным эктотермам, чтобы совершить важный “эволюционный прорыв” — сформировать в дальнейшем в организме вторичных эктотермов морфофизиологическую базу для “освоения” и использования в эволюционно полезном направлении высокой температуры тела и повышенной скорости метаболизма.

СМЫСЛ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПУТИ РАЗВИТИЯ ЭКТОТЕРМИИ И ЭНДОТЕРМИИ

Основная суть эволюционного движения от первичной эктотермии ко вторичной заключается, видимо, в том, чтобы улучшить качество активности, т.е. скорость и точность движений, интенсивность внутренних процессов, энергообеспеченность активности, энергетическую экономичность процессов термогенеза, выносливость и другие характеристики, которые дают животным преимущества в конкуренции с другими группами животных, создают предпосылки их эволюционного успеха. Улучшение же качества активности по сравнению с первичными эктотермами происходит у вторичных эктотермов вследствие усиления уровня метаболизма, что, в свою очередь, происходит прежде всего за счет повышения температуры тела. Это происходит благодаря появлению у них псилотермической реакции, направленной на повышение температуры тела, и использованию для реализации этой потребности энергетически дешевого внешнего тепла (эктотермия). И все эти важные новоприобретения достигаются энергетически дешевым путем, в развитие эволюционного направления на энергетическую экономичность жизнедеятельности, характерную для эктотермных животных.

Таким образом, современные данные свидетельствуют о том, что одна из важнейших эволюционных ролей рептилий как группы в целом, как некоего “уровня эволюционного развития” (Татаринов, 1976), в значительной степени состоит в том, чтобы “научить” позвоночных животных улучшать качество активности и получать другие конкурентные и селективные выгоды из возможности иметь высокую температуру тела, что “открывает дорогу” и “запускает”

механизм дальнейшей прогрессивной морфофизиологической эволюции.

Фактически, рептилии послужили “эволюционным лифтом” для дальнейшего прогрессивного морфофизиологического эволюционного развития позвоночных животных.

Таким образом, вторичные эктотермы (в том числе и все современные рептилии) принципиально отличаются от первичных тем, что их эктотермия проходит сложный эволюционный путь от первичной эктотермии через первичную эндотермию к своему современному вторично эктотермному состоянию. Из этого следует, что современные рептилии — потомки теплокровных (мезометаболических) животных!

Кроме того, в связи с появившимися новыми обстоятельствами, мы считаем, что, **вторичная эктотермия не является реверсией, т.е. она — не возврат от эндотермного (теплокровного) состояния к изначальному эктотермному (холоднокровному)**, как об этом пишут в зарубежных научных публикациях. Она — огромный “шаг вперед”, результат долгого и сложного пути эволюции в сторону совершенствования и развития эктотермии (развития вторичной эктотермии из первичной).

ЭНДОТЕРМИЯ (ТЕПЛОКРОВНОСТЬ) И ЭКТОТЕРМИЯ (ХОЛОДНОКРОВНОСТЬ) — САМОСТОЯТЕЛЬНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Глядя на эволюционный путь развития позвоночных животных в целом (рис. 7), можно сделать ряд интересных заключений.

С первичной эктотермии рыб и самых первых амфибиоподобных тетрапод началась эволюционная история наземных позвоночных животных. Именно она дала начало первичной эндотермии.

Первичная эндотермия появилась в эволюции очень рано, по крайней мере около 330 млн лет назад или, возможно, даже ранее. Далее она развивалась в линии зауропсид, приводя к появлению вторично эндотермных птиц, а в линии синапсид — к появлению вторично эндотермных млекопитающих. То, что развитие эндотермии происходило в двух группах (зауропсиды и синапсиды), не являющихся близкими родственниками, вследствие чего биохимические и физиологические механизмы их эндотермии хоть и сходны, но немного различаются (Grigg

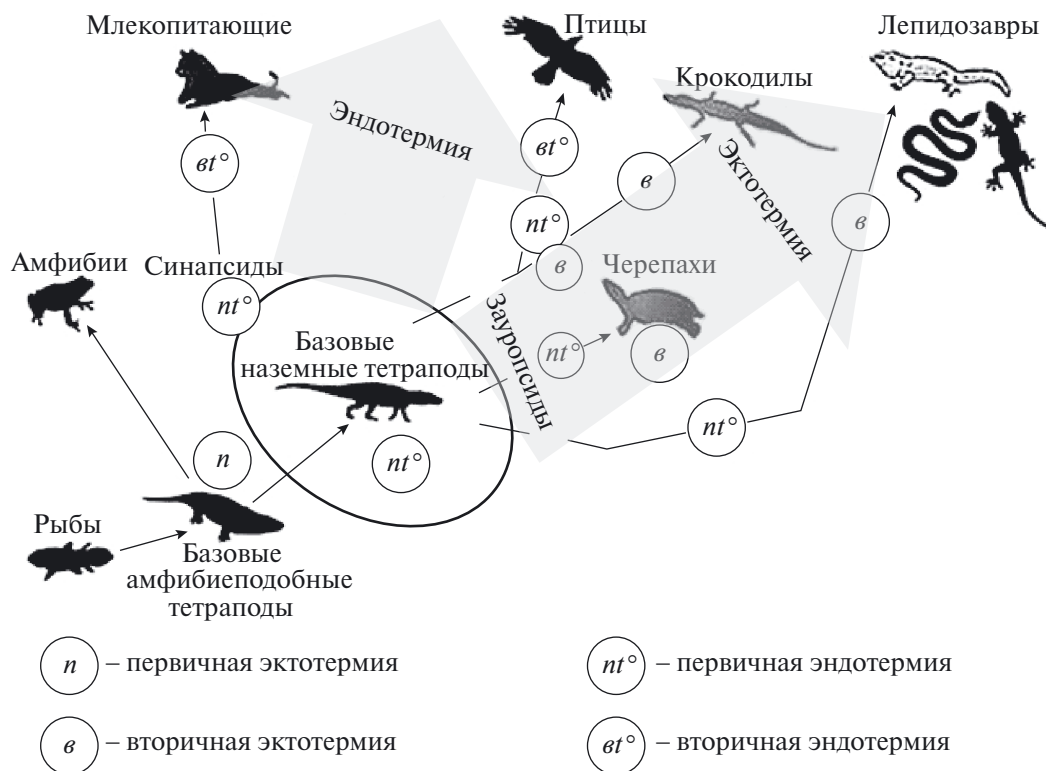


Рис. 7. Представления об эволюции позвоночных животных, их термобиологических статусах, сердечной и дыхательной систем, основанные на современных данных (с использованием материалов: Lambertz et al., 2016; Grigg et al., 2021; Черлин, 2022a, и др.).

et al., 2021, и др.), говорит об имеющейся важной, прежде всего функциональной общности. Эта эволюционная функциональная общность, в свою очередь, связана с направленностью на кардинальное улучшение качества активности, экологической валентности и конкурентоспособности в значительной степени за счет допустимой и возможной автономизации жизнедеятельности и активности от условий, от параметров внешней среды путем эндогенной стабилизации многих важнейших параметров гомеостаза. Эта направленность наиболее ярко проявилась у вторичных эндотермов.

Но было и второе важное направление эволюции – на развитие энергетической экономичности своей внутренней системы, на реализацию физиологических процессов, суточных и сезонных физиологических циклов за счет экономичной адаптивной связи с условиями внешней среды. Другими словами, у эктотермов наблюдается направленность на как можно более полную подстройку внутренних физиологических параметров и процессов, суточной и сезонной динамик

физиологических циклов под параметры суточной и сезонной динамик факторов внешней среды. Значительная часть этой подстройки и согласований происходит благодаря развитому комплексу поведенческих регуляторных реакций. Основная направленность состоит в том, чтобы использовать факторы внешней среды для как можно более эффективной регуляции внутренних параметров, чтобы прежде всего за счет факторов внешней среды и поведенческих регуляторных реакций удерживать их в необходимом диапазоне или на необходимом уровне. В реальности это наиболее энергетически дешевый способ обеспечивать все потребности жизнедеятельности.

Таким образом, в определенном смысле стратегии отношения с факторами внешней среды в направлениях эктотермии и эндотермии оказываются противоположными. Эктотермы стараются “срастись”, максимально согласоваться с ними и использовать их для регуляции необходимых им параметров внутренней среды. Эндотермы стараются, напротив, автономизироваться от внешней среды за счет стабилизации внутренней среды в основном

эндогенными регуляторно-стабилизирующими средствами.

Следовательно, эктотермия и эндотермия — не последовательные этапы развития эндотермии, а самостоятельные ветви эволюции позвоночных животных (рис. 7), имеющие каждая свои характерные направленности и особенности (“генеральную эндогенную логику развития” — Черлин, 2021б).

* * *

Из материалов, приведенных в этой статье, складывается еще одно важное заключение. Рептилии как некая группа позвоночных животных представляет собой совсем не то, что мы привыкли о ней думать. Мы знаем, что рептилии — холоднокровные, эктотермные животные. Об этом написано во всех учебниках и научных книгах. Но на самом деле оказывается, что многие другие древние рептилии, в том числе и динозавры, которые жили на Земле по крайней мере в течение 300 млн лет, были вовсе не холоднокровными, брадиметаболическими и эктотермными, а в разной степени эндотермными, мезо- и даже тахиметаболическими, теплокровными животными. Холоднокровными оказались среди рептилий в основном те немногие из них, которые дожили до нашего времени. Но и они в своей эволюции прошли через стадию теплокровности.

Развитие теплокровности вряд ли можно назвать “генеральным” направлением эволюции позвоночных животных. В их эволюции можно наблюдать два функционально направленных, самостоятельных, равнозначных пути: в сторону эндотермии, т.е. теплокровности (вторичной эндотермии), и в сторону эктотермии, т.е. холоднокровности (вторичной эктотермии). В результате холоднокровность и теплокровность — два самостоятельных направления в эволюции позвоночных животных.

Отдельные части наших взглядов на эволюцию холоднокровности и теплокровности, экто- и эндотермии мы докладывали на некоторых конференциях (Черлин, 2022а, б).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием лабораторных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимова И.М., Лавровский В.В., 1983. Ихтиология. М.: Высшая школа. 255 с.
- Гаврилов В.М., 2012. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения гомойотермии на примере исследования энергетики птиц // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 2. С. 88–113.
- Голованов В.К., 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс. 300 с.
- Жизнь животных по А.Э. Брему. Т. 3. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, 1939 / Под ред. проф. Солдатов В.К. М.: Гос. Учебно-педагогическое изд. НАРКОМПРОСА. 892 с.
- Кузьмин С.Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Кутенков А.П., 2009. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-западе России. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 140 с.
- Кутенков А.П., Целлариус Н.Б., 1988. Особенности активности травяной лягушки (*Rana temporaria*) в Карелии // Зоол. журн. Т. 67. № 7. С. 1038–1045.
- Литвинов Н.А., Ганицук С.В., 2009. Микроклиматические условия обитания ломкой веретеницы (*Anguis fragilis*, Reptilia, Sauria) в Камском Предуралье // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18. № 1. С. 86–90.
- Никольский Г.В., 1963. Экология рыб. М.: Высш. шк. 368 с.
- Проссер Л., 1977. Сравнительная физиология животных. Т. 1. М.: Мир. 609 с.
- Рюмин А.В., 1940. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи соврем. биол. Т. 12. № 3. С. 504–515.
- Сабунаев В.Б., 1967. Занимательная ихтиология. Л.: Детская литература. 256 с.
- Содержание тигровой амбистомы, 2023. <https://zooclub.ru/amfibii/soderzhanie/soderzhanie-tigrovoy-ambistomy.shtml>
- Сосновский И.П., 1983. Амфибии и рептилии леса. М.: Лесная промышленность. 143 с.
- Татаринев Л.П., 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 259 с.
- Черлин В.А., 1990. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биологии. Т. 109. № 3. С. 440–452.
- Черлин В.А., 2012. Организация процесса жизни как системы. СПб.: Изд-во “Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ””. 124 с.
- Черлин В.А., 2014. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. 442 с.

- Черлин В.А., 2017. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биол. Т. 137. № 5. С. 479–497.
- Черлин В.А., 2021а. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 1. Эволюция, связанная с высокой температурой тела // Успехи соврем. биологии. Т. 141. № 1. С. 78–104.
- Черлин В.А., 2021б. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 2. Некоторые механизмы эволюционного процесса у позвоночных // Успехи соврем. биологии. Т. 141. № 2. С. 189–208.
- Черлин В.А., 2021в. Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. Статья 1. Температуры тела вымерших и современных рептилий // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 6. С. 445–458.
- Черлин В.А., 2021г. Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. Статья 2. Развитие отношений с температурой у позвоночных животных // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 6. С. 459–477.
- Черлин В.А., 2022а. Отношения с температурой как один из важнейших факторов, направляющих эволюцию позвоночных животных // Современные проблемы биологической эволюции: Мат-лы IV Междунар. конф. к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея. 17–20 октября 2022 г., Москва. М.: ГДМ. С. 357–359.
- Черлин В.А., 2022б. Новый взгляд на механизмы, пути и формы эволюции у позвоночных животных // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Мат-лы II Всеросс. конф. и шк. для молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского. 6–9 октября 2022 г., Москва. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 334–342.
- Четанов Н.А., Литвинов Н.А., Югов М.В., 2014. Влияние температуры на интенсивность метаболизма у двух видов круглоротых // Изв. Самарского науч. центра РАН. Т. 16. № 5 (1). С. 445–447.
- Ярцев В.В., Куранова В.Н., 2013. О возможности гибридизации приморского, *Salamandrella tridactyla*, и сибирского, *S. keyserlingii*, углозубов (Amphibia: Caudata, hynobiidae) // Вестн. ТГУ. Биология. № 3. С. 83–90.
- Bargelloni L., Marcato S., Patarnello T., 1998. Antarctic fish hemoglobins: Evidence for adaptive evolution at sub-zero temperature // PNAS USA. V. 95. P. 8670–8675.
- Bennett A.F., Ruben J.A., 1986. The metabolic and thermoregulatory status of therapsids // The Ecology and Biology of Mammal-Like Reptiles / Eds Hotton III N., MacLean P.D., Roth J.J., Roth E.C. Washington: Smithsonian Institution. P. 207–218.
- Bernard A., Lecuyer C., Vincent P., Amiot R., Bardet N., et al., 2010. Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles // Science. V. 328. № 5984. P. 1379–1382.
- Bi S., Amiot R., Peyre de Fabrègues C., Pittman M., Lamanina M.C., et al., 2020. An oviraptorid preserved atop an embryo-bearing egg clutch sheds light on the reproductive biology of non-avian theropod dinosaurs // Sci. Bull. V. 66. № 9. P. 947–954.
- Carveth C.J., Widmar A.M., Bonar S.A., 2006. Comparison of upper thermal tolerance of native and nonnative fish species in Arizona // Trans. Am. Fisheries Soc. V. 135. № 6. P. 1433–1440.
- Dawson W.R., Tempelton J.R., 1966. Metabolism of lizards // Ecology. V. 47. P. 759–765.
- Dunlap D.G., 1969. Modification of metabolism in hybrid frog, *Acris* // Comp. Biochem. Physiol. V. 31. P. 555–570.
- Eagle R.A., Enriquez M., Grellet-Tinner G., Perez-Huerta A., Hu D., et al., 2015. Isotopic ordering in eggshells reflects body temperatures and suggests differing thermophysiology in two Cretaceous dinosaurs // Nat. Commun. V. 6. Art. 8296. <https://doi.org/10.1038/ncomms9296>
- Eagle R.A., Schauble E.A., Tripathi A.K., Tütken T., Hubbert R.C., Eiler J.M., 2010. Body temperatures of modern and extinct vertebrates from ^{13}C – ^{18}O bond abundances in bioapatite // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 107. P. 10377–10382.
- Eagle R.A., Tütken T., Martin T.S., Tripathi A.K., Fricke H.C., et al., 2011. Dinosaur body temperatures determined from isotopic (^{13}C – ^{18}O) ordering in fossil biominerals // Science. V. 333. № 6041. P. 443–445.
- Estefa J., Klembara J., Tafforeau P., Sanchez S., 2020. Limb-bone development of seymouriamorphs: Implications for the evolution of growth strategy in stem amniotes // Front Earth Sci. V. 8. Art. 97. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.00097>
- Faure-Brac M.G., Cubo J., 2020. Were the synapsids primitively endotherms? A palaeohistological approach using phylogenetic eigenvector maps // Phil. Trans. Roy. Soc. B. Biol. Sci. V. 375. № 1793. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0138>
- Galvao P.E., Tarasantchi J., Guertzenstein P., 1965. Heat production of tropical snakes // Amer. J. Physiol. V. 209. № 3. P. 501–506.
- Grigg G., Nowack J., Bicudo J.E.P.W., Bal N.C., Woodward H.W., Seymour R.S., 2021. Whole-body endothermy: Ancient, homologous and widespread among the ancestors of mammals, birds and crocodilians // Biol. Rev. V. 97. № 2. P. 766–801. <https://doi.org/10.1111/brv.12822>
- Hudson J.W., Bertram F.W., 1966. Metabolism of skink, *Lygosoma* // Physiol. Zool. V. 39. P. 21–29.
- Lambertz M., Shelton C.D., Spindler F., Perry S.F., 2016. A caseian point for the evolution of a diaphragm

- homologue among the earliest synapsids // *Ann. N.-Y. Acad. Sci.* V. 1385. № 1. P. 3–20.
- Legendre L.J., Guenard G., Botha-Brink J., Cubo J., 2016. Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in archosaurs // *Syst. Biol.* V. 65. P. 989–996.
- Meek R., Jolley E., 2006. Body temperatures of the common toad, *Bufo bufo*, in the Vendee, France // *Herpetol. Bull.* № 95. P. 21–24.
- Muñoz-Saravia A., Callapa G., Janssens G.P.J., 2018. Temperature exposure and possible thermoregulation strategies in the Titicaca water frog *Telmatobius culeus*, a fully aquatic frog of the High Andes // *Endangered Species Res.* V. 37. P. 91–103.
<https://doi.org/10.3354/esr00904>
- Navas C.A., Carvajalino-Fernández J.M., Saboyá-Acosta L.P., Rueda-Solano L.A., Carvajalino-Fernández M.A., 2013. The body temperature of active amphibians along a tropical elevation gradient: Patterns of mean and variance and inference from environmental data // *Funct. Ecol.* V. 27. № 5. P. 1145–1154.
- Nunziata C., 2010. North American killifish. Part 1. *Lucania goodei* Jordan 1880. A summary review // *Amer. Curr.* V. 36. № 1. P. 23–33.
- Okada S., Utsunomiya T., Okada T., et al., 2008. Characteristics of Japanese giant salamander (*Andrias japonicus*) populations in two small tributary streams in Hiroshima prefecture, Western Honshu, Japan // *Herpetol. Conserv. Biol.* V. 3. № 2. P. 192–202.
- Pearson O.P., Bradford D.F., 1976. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru // *Copeia*. № 1. P. 155–170.
- Rausch C.M., Starkweather P.L., Breukelen F., van, 2008. One year in the life of *Bufo punctatus*: annual patterns of body temperature in a free-ranging desert anuran // *Naturwissenschaften*. B. 95. № 6. S. 531–535.
<https://doi.org/10.1007/s00114-008-0355-2>
- Rey K., Amiot R., Fourel F., Abdala F., Fluteau F., et al., 2017. Oxygen isotopes suggest elevated thermometabolism within multiple Permo-Triassic therapsid clades // *eLife*. V. 6. Art. e28589.
<https://doi.org/10.7554/eLife.28589>
- Senanayake U.I., Siriwardana S., Weerakoon D.K., Wijesinghe M.R., 2019. Combating extreme tropical seasonality: Use of rock crevices by the critically endangered frog *Nannophrys marmorata* in Sri Lanka // *Herpetol. Conserv. Biol.* V. 14. № 1. P. 261–268.
- Seymour R.S., Smith S.L., White C.R., Henderson D.M., Schwarz-Wings D., 2012. Blood flow to long bones indicates activity metabolism in mammals, reptiles and dinosaurs // *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.* V. 279. P. 451–456.
- Tattersall G., Leite C., Sanders C. et al., 2016. Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards // *Sci. Adv.* V. 2. Art. e1500951.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.1500951>
- Tigerstedt R., 1910. Die Production von Wärme und der Wärmehaushalt // *Handbuch der Vergleichenden Physiologie* / Ed. Winterstein H. Jena: Springer. S. 1–104.
- Vernon H.M., 1897. The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature // *Ebenda*. V. 21. P. 443–496.
- Whitney M.R., Otoo B.K.A., Angielczyk K.D., Pierce S.E., 2022. Fossil bone histology reveals ancient origins for rapid juvenile growth in tetrapods // *Commun. Biol.* V. 5. Art. 1280
<https://doi.org/10.1038/s42003-022-04079-0>
- Wiemann J., Menéndez I., Crawford J.M., Fabbri M., Gauthier J.A., et al., 2022. Fossil biomolecules reveal an avian metabolism in the ancestral dinosaur // *Nature*. V. 606. P. 522–526.
- Xing L., Niu K., Ma W., Zelenitsky D.K., Tzu-Ruei Y., Brusatte S.L., 2021. An exquisitely preserved *in-ovo* theropod dinosaur embryo sheds light on avian-like pre-hatching postures // *iScience*. V. 25. № 1. Art. 103516.
<https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.103516>

The relationship between ectothermy and endothermy in evolution of vertebrates

V. A. Cherlin

*Dagestan State University
Batyraa str., 4-a, Makhachkala, Republic of Dagestan, 367008 Russia
E-mail: cherlin51@mail.ru*

A new version of the description of thermobiological statuses in vertebrates is proposed: primary and secondary ectotherms, primary and secondary endotherms. Primary ectothermal animals are the first amphibian-like tetrapods (among modern animals – fish and amphibians). They had a low level of metabolism, and most of the body temperature for a number of physiological reasons could not rise above 30°C and almost did not differ from the ambient temperatures. Then they developed a complex of biochemical and physiological aromorphoses, which increased their levels of mitochondrial oxidation and basal metabolism, and began to force them to raise their body temperature. This significantly improved the quality of their activity and other functional characteristics, allowed them to go on land and begin to master it. Already the first terrestrial tetrapods (stegocephalians, seymourians) had an increased metabolism about 330 million years ago. These were basic primary endotherms – mesometabolic animals whose body temperature could hardly rise noticeably more than 30°C; they still had insufficiently developed mechanisms of regulation and control over the levels of metabolism and heat production. In the synapsid line, metabolism gradually increased along with body temperature, and through theriodonts led to the appearance of secondary endothermic animals with constantly high, controlled and regulated tachymetabolism and thermometabolism – mammals. Sauropsids also had an increase in metabolism, and in some archosaurs (dinosaurs, etc.) it sometimes rose to the level of modern birds, and body temperature reached 39–44°C. Some of them developed into secondary endothermic tachymetabolic birds, and some other – into secondary ectothermic bradymetabolic modern reptiles with a periodic increase in body temperature to 30–45°C due to external heat. But secondary ectotherms (mainly modern reptiles) are not a “return” to the state of primary ectothermy, but a powerful evolutionary step forward. Having passed through the mesothermic stage of ancient reptiles in their evolution, they acquired the ability, unlike primary ectotherms, to withstand and use high body temperature (>30°C) for their functional and evolutionary benefit. It was by raising their body temperature that vertebrates increased the level of basal metabolism, improved the quality of activity, etc. Thus, the evolutionary function of reptiles is to “teach” primary ectothermic vertebrates to use high body temperature and in this regard become an “elevator” for further evolution of vertebrates. The vast majority of reptiles during their existence were meso- and tachymetabolic endothermic animals, i.e. warm-blooded to varying degrees, and bradymetabolic ectotherms, i.e., classical cold-blooded, turned out to be evolutionarily advanced modern reptiles. In general, ectothermal animals tend in their evolution to “align” with the temperature conditions of the external environment, “fit in” with them, use them. They periodically raise their body temperature due to external heat during periods when it is naturally available, thereby increasing the level of metabolism, the quality of activity and vital activity in the most energetically cheap way. Endothermic animals, on the contrary, try to reliably autonomize themselves from external conditions, raising body temperature mainly due to the endogenous thermogenesis, as a result of which their metabolism reliably and constantly increases, the quality of activity and vital activity improves. This approach is much more energy-intensive, but more reliable, and significantly less dependent on changeable environmental conditions, improving environmental valence and competitiveness. Thus, ectothermy and endothermy are two independent directions of the evolutionary development of vertebrates, each with its own strategy and ways of its implementation. At the same time, ectothermy is not a stage in the development of endothermy, but an independent evolutionary direction of the development of vertebrates, parallel to endothermy.