

НАУЧНЫЕ
ДИСКУССИИ

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

ЭВОЛЮЦИЯ ТЕРМОБИОЛОГИЧЕСКИХ СТАТУСОВ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ. 1. ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА ВЫМЕРШИХ И СОВРЕМЕННЫХ РЕПТИЛИЙ

© 2021 г. В. А. Черлин*

*Дагестанский государственный университет
ул. Гаджиева, 43-а, Махачкала, Республика Дагестан, 367008 Россия*

*E-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 30.04.2021 г.

После доработки 30.08.2021 г.

Принята к публикации 01.09.2021 г.

В статье приводятся фактические и косвенные данные о температурах тела у многих групп вымерших и современных позвоночных животных. С начала развития синапсид уже у базовых “пеликозавров”¹ проявилась направленность на повышение температуры тела. В дальнейшем в кладах, приведших к млекопитающим, на уровне продвинутых терапсид — цинодонтов и дицинодонтов — появились высокая, более или менее постоянная температура тела и высокий уровень метаболизма. У диапсид, с появления и начала развития архозавров, уже была зафиксирована высокая температура тела, связанная иногда с эктотермией, а иногда с повышенным уровнем метаболизма. При этом у титанозавров, морских ящеров (ихтиозавров, плезиозавров и мозазавров) и других групп повышение температуры тела было очевидно связано прежде всего с повышенным уровнем метаболизма. В процессе дальнейшего эволюционного развития практически во всех кладах динозавров были выявлены в большей или меньшей степени повышенные температуры тела от примерно 30 до 44°C у разных групп. Тенденция к повышению температуры тела также явно проявляется практически у всех современных рептилий.

DOI: 10.31857/S0044459621060038

Общий термобиологический статус какой-либо систематической или филетической группы животных — это ведущий тип отношений всех систем организма животных этой группы с температурой: получение тепла (термогенный статус), регуляция температуры тела (терморегуляционный статус), реакции на термальный фактор и адаптации к условиям внешней среды (поведение, термифизиология и термоэкология), морфофизиологическая организация, связанная с температурой. Этот общий тип термобиологической организации во многом определяет и координирует оперативные реакции и эволюционные направления развития.

¹ Пеликозавры сейчас считаются сборной группой и, строго говоря, не представляют собой целого таксона. Поэтому в специальной научной литературе это обозначение если и используется, заключается в кавычки. В нашем случае, поскольку мы не обсуждаем таксономическую принадлежность разных групп, этот термин удобен для применения и является вполне корректным. Но мы заключаем его в кавычки.

В настоящее время существует несколько вариантов оценки и описания термобиологического статуса разных групп животных: холоднокровные—теплокровные (Аристотель — IV в. до н. э.; Аристотель, 1937); эктотермные—эндотермные (Cowles, 1962); пойкилотермные—гомойотермные (Bligh, Johnson, 1973); брадиметаболические—тахиметаболические (Слоним, 1984). Но в свете последних исследований становится очевидным, что в попытках систематизировать знания по этой проблеме исследователи до сих пор не учитывают важнейших обстоятельств, свойств и характеристик, без осмысления которых описание и изучение этой сложнейшей проблемы становится неполным, далеким от реальности.

В задачи настоящего аналитического обзора входит выявление основных факторов и характеристик, позволяющих объективно отобразить суть термобиологических статусов у позвоночных животных, их классификация и описание их эволюционного развития.

1. ПРЕДПОСЫЛКИ ПРЕДПРИНЯТОГО АНАЛИЗА

1.1. Собственные исследования

За последние годы нам удалось описать несколько важных закономерностей и особенностей термобиологии рептилий:

а) описана закономерность, в соответствие с которой некоторые амфибии и практически все рептилии стремятся в течение части суток повысить и удерживать температуру тела выше 28–30°C (Черлин, 2014, и др.);

б) описан принцип стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных (Черлин, 1990, 2012, 2017, и др.); мы считаем этот принцип наиболее важным с точки зрения приспособления позвоночных животных к условиям жизни, он становится одной из важнейших движущих сил морфофизиологической эволюции у позвоночных (Черлин, 2012, 2017, 2021a, б); здесь важно отметить, что принцип стабилизации наиболее ярко проявляется при сравнении не видов и родов, и тем более не представителей одного вида, а в ряду основных морфофизиологических типов: рыбы → амфибии → → рептилии → эндотермы (т.е. птицы и млекопитающие), когда при переходе от одного морфофизиологического типа организации к другому в эволюции происходят серьезные ароморфные перестройки (Черлин, 2017);

в) описаны пути и механизмы адаптации рептилий к термальным условиям внешней среды; основная закономерность этого процесса заключается в том, что одними из важнейших его констант являются характеристики термального гомеостаза, а переменными, подстраивающими жизнедеятельность рептилий к внешним условиям и сохраняющими характеристики гомеостаза, являются в основном поведенческие терморегуляционные реакции и модификации пространственно-временной структуры активности (Черлин, 2015); это дало возможность оценить значение внутренних стабильных характеристик термального гомеостаза рептилий и других групп животных в процессе их взаимодействия с термальным фактором;

г) представлены схемы организации регуляции температуры тела в центральной нервной системе у рептилий и у других групп позвоночных животных (Черлин, 2014, и др.);

д) сформированы представления об организации общей системы связи жизнедеятельности и температурного фактора у разных животных (Черлин, 2014; Cherlin, 2015a, и др.).

1.2. Результаты изучения палеотемпературы тела у разных групп вымерших позвоночных животных

Существуют методики оценки уровня температур, определяемых по окаменелым останкам животных. Главный вариант такого анализа основан на том, что в карбонате (CaCO_3), образующемся при окаменении тканей, частота связей между тяжелыми изотопами углерода ^{13}C и кислорода ^{18}O (и другими парами изотопов) зависит от температуры. Эта методика позволяет с достаточной степенью точности определять температуру тканей в момент их формирования (Urey, Greiff, 1935; Urey, 1948; Тейс, 1955; Тейс, Найдин, 1973; Ghosh et al., 2006, и др.). Основными тканями, исследованными в рамках интересующей нас проблемы, стали, например, окаменелости хорошо сохраняющейся эмали зубов динозавров. Изучив изотопный состав карбоната, входящего в состав биоапатита зубной эмали, можно определить температуру тех тканей динозавра, где шло формирование зубов (Eagle et al., 2010, и др.). По такому же принципу определяют и температуру других костных окаменелостей, окаменелой скорлупы яиц и т.п.

Конкретные данные о температурах тела разных групп вымерших животных приведены в статье далее.

1.3. Косвенные данные, связанные с термобиологическим статусом позвоночных животных

1.3.1. Структура компактных костей. Беннетт и Рубен (Bennett, Ruben, 1986) показали, что у эктотермов компактные кости в основном ламеллярно-зонального типа (lamellar-zonal), при котором компактная кость формируется в основном за счет отложения надкостницы; она многослойная, неплохо видны линии роста, в ней мало первичных остеонов и кровеносных сосудов, т.е. она плохо васкуляризирована (присутствует в основном у современных амфибий и рептилий). У эндотермов компактные кости в основном фиброламеллярного типа (fibro-lamellar), при котором в ткани много остеонов, формирующих вид тканевых волокон, и она хорошо васкуляризирована (присутствует в основном у птиц и млекопитающих; Ricqlès, 1969a, 1972a, b; Bennett, Ruben, 1986). Превалирующий тип кости у животных, скорее всего, не прямо связан с уровнями метаболизма и внутренней теплопродукции, но является отражением ускоренного эмбрионального и ювенильного роста у эндотермов (Bennett, Ruben, 1986), т.е. может с определенной долей вероятности быть сопутствующей, “сигнальной” характере

ристикой высокого уровня метаболизма и внутренней теплопродукции.

1.3.2. Наличие на туловище теплообменных радиаторов. Расчеты показывают, что нагревание туловища исключительно с помощью больших теплообменных радиаторов различной структуры на спинах позвоночных для некрупных и средне-размерных животных вполне эффективно и допустимо (Bramwell, Fellgett, 1973), а для крупноразмерных животных — неэффективно и почти бессмысленно (Gould, 1998). Поэтому наличие на спинах у некрупных и среднеразмерных вымерших животных специальных по-разному морфологически организованных теплообменных парусов (например, у “пеликозавров”) говорит о том, что, скорее всего, им необходимо было ускорение нагревания тела и поддержание его высокой температуры. Наличие подобных образований у средне- и особенно у крупноразмерных животных (спинозавров, стегозавров, трицератопсов) говорит, видимо, об их достаточно высоком уровне метаболизма и теплопродукции, и эти паруса предназначены для рассеивания избытков произведенного организмом тепла во избежание перегрева тела (Barrick et al., 1998).

Однако терморегуляционное назначение таких парусов у “пеликозавров” неоднократно обсуждалось и подвергалось сомнениям. Изучая на палеонтологическом материале форму, внутреннюю анатомическую структуру костей позвоночника, предполагаемые скорости роста отдельных их частей, возможное расположение в них и на них нервов и кровеносных сосудов, некоторые авторы делают вывод, в частности, о том, что система кровоснабжения этих парусов у “пеликозавров” недостаточно развита, чтобы они выполняли терморегуляционную функцию (Huttenlocker et al., 2011; Shelton, 2015; Shelton, Sander, 2017; Agliano et al., 2020, и др.). Предполагается, что основная функция этих образований — демонстративная, имеющая значение в социальных, сексуальных, внутривидовых и межвидовых контактах.

С этими возражениями можно было бы согласиться, если бы не ряд обстоятельств.

Трудно (да и просто бесполезно) спорить с результатами палеоанатомических исследований. Но, как отмечают и сами авторы этих исследований, в части оценки наличия мощных кровеносных сосудов в отдельных частях позвоночника их выводы пока не могут быть однозначно подтверждены и интерпретированы. Кроме того, ламеллярно-зональный и фибро-ламеллярный типы костей далеко не всегда четко соответствуют холодно- и теплокровным животным. Так что де-

лать категоричные выводы, опираясь на эти исследования, опасно.

Но самое главное, на наш взгляд, заключается в том, что при рассмотрении вопроса о возможном значении парусов в терморегуляции необходимо учитывать несколько важных дополнительных обстоятельств.

Значение кожи в терморегуляции не просто механическое, статическое. У современных рептилий известно свойство накопления крови в участках кожи, подвергающихся нагреванию солнцем, после чего этот объем нагретой крови шунтируется внутрь организма, а его место занимает более холодная кровь изнутри организма. Это многократно повторяется и значительно ускоряет нагревание тела в целом. Эти динамические физиологические реакции очень эффективны (Heath, 1964; Morgareidge, White, 1969; Georges, 1979; Hochscheid et al., 2002).

Такие динамические реакции не требуют дополнительных анатомических изменений в кровеносной системе кожи или других органов, но значительно усиливают их терморегуляционную функцию. В случае же, когда динамические реакции невозможны (например, костные пластины на спинах у стегозавров), сама кость оказывается рыхлой и сильно васкуляризированной (Farlow et al., 2010; Hayashi et al., 2012, и др.).

Демонстративные функции различных образований на туловище животных чаще всего связаны с цветовыми знаками или с их подвижностью — птицы и рептилии обычно используют их в поведенческих актах: трясут, раскрывают и сворачивают, растягивают и сжимают и т.п. Все паруса и костные выросты у древних рептилий были совершенно неподвижными.

Большие парусные выросты сами по себе ограничивают подвижность животных, делают их более заметными и уязвимыми для огромного количества хищников, мешают им скрываться от них в зарослях и пользоваться любыми убежищами и т.п. То есть они создают для этих животных множество неудобств и опасностей. Это значит, что эти образования должны были иметь для них такое огромное значение, которое должно было перекрывать все эти неудобства. Думается, необходимость повышения температуры тела — одна из тех ключевых причин, которая в своем значении перевесит все опасности.

Эти и другие обстоятельства все-таки возвращают нас к большой вероятности именно терморегуляционного значения парусов у “пеликозавров” и других древних рептилий. Тем более что ни

один из приведенных доводов против не отвергает категорически эту возможность.

1.3.3. Размеры тела. Гигантизм (титанозавры и др.) больше всего подходит для динозавров со средним уровнем метаболизма. В данной статье нам придется неоднократно говорить о рептилиях (современных и, главное, древних) с низким, средним и высоким уровнем метаболизма (в частности, термометаболизма, повышающего эндогенным путем температуру тела). Но о конкретных уровнях метаболизма, характерных для вымерших групп рептилий разных размеров, можно судить только по косвенным данным, отталкиваясь от данных по современным рептилиям и теплокровным животным. При недостаточной развитости систем физиологической терморегуляции, т.е. при невозможности оперативно и четко регулировать уровень метаболизма (особенно термометаболизма), что явно было присуще древним рептилиям, у животных с разными размерами складываются весьма различные ситуации. При низком уровне метаболизма, т.е. в случае, когда для нагревания тела им приходится пользоваться внешними источниками тепла, более всего подходят мелкие и средне-мелкие размеры тела, чтобы тепловая инерция была низкой и можно было оперативно использовать солнечное излучение для изменения и регулирования температуры тела. При высоком уровне метаболизма и термометаболизма большие размеры животных (и, соответственно, большая термальная инерция и меньшая относительная поверхность тела) могут привести к опасному для жизни перегреву, или им потребуются специальные механизмы для рассеивания избытков тепла (например, теплообменные радиаторы на спине). Мелкие и средне-мелкие размеры для таких животных подходят более всего. При среднем уровне метаболизма и термометаболизма опасность перегрева уменьшается, а стремление сократить теплопотери, чтобы более экономно расходовать энергетически дорого достаемое тепло, может способствовать увеличению размеров тела.

В дальнейшем тексте о возможных конкретных уровнях метаболизма будет сказано отдельно.

1.3.4. Инсуляция. Инсуляция — мех и перья, толстый слой подкожного жира — говорят, скорее всего, о высоком уровне метаболизма и термогенеза у мелких и некрупных животных (птицеподобных динозавров, териодонтов и др.), приближающихся к настоящим теплокровным птицам и млекопитающим. Функциональное значение этих признаков — недопущение или уменьшение потери тяжело достаемого тепла.

Скорее всего, в дальнейших исследованиях данной проблемы появятся и новые сведения, позволяющие усовершенствовать наши представления о термобиологическом статусе современных и вымерших позвоночных животных.

2. ПРЯМЫЕ И КОСВЕННЫЕ ДАННЫЕ О ТЕМПЕРАТУРАХ ТЕЛА У ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП ВЫМЕРШИХ И СОВРЕМЕННЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

2.1. Синапсиды

“Пеликозавры” обладали типичной ламеллярно-зональной костью (Enlow, Brown, 1956, 1957, 1958; Peabody, 1961; Enlow, 1969; Ricqlès, 1974, 1978a). В диафизах их длинных костей видны кольца роста, и они плохо васкуляризированы. Это с большой долей вероятности говорит об их холоднокровном статусе.

Но параллельно с “пеликозаврами”, обладавшими большими спинными парусами, в это же время (примерно 270 млн лет назад) на Земле жили и другие представители “пеликозавров” — котилоринхи (*Cotylorhynchus*). Они не имели спинных парусов, были длиной 1–6 м и весом самых крупных видов до 2 т, обладали немного уплощенным бочкообразным телом, длинным хвостом, короткими сильными ногами с большими когтями. Об их термобиологическом статусе доподлинно ничего не известно. Но предположения на этот счет можно высказать.

Если допустить, что котилоринхи были типичными эктотермами, то их массивное тело, его термальная инерционность вряд ли могли способствовать эффективной регуляции температуры тела поведенческими приемами: нагревать этот двухтонный “бочонок” явно малоподвижного животного с помощью солнечного излучения, поддерживать поведенческими способами его температуру и т.п.

Если же предположить, что эти животные были в основном эндотермными, т.е. что у них был высокий уровень аэробного метаболизма и теплопродукции, то ситуация выглядит более логичной. Увеличение размеров (не до гигантской, но до средне-крупной размерной категории) помогало за счет большой массы и тепловой инерции сохранять температуру тела на достаточно высоком и более или менее постоянном уровне. Кроме того, для энергетического обеспечения эндотермности котилоринхи должны были потреблять, переваривать и усваивать много пищи. Этому, видимо, способствовали хорошо развитые, объемные органы пищеварения, заполнившие их туловище и придавшие ему бочкообразную форму, как, на-

пример, у жвачных парнокопытных млекопитающих.

У котилоринхов отмечено наличие диафрагмы. Правда, она слабее, чем у развитых млекопитающих, и для нормальной работы ей нужна была поддержка других групп мышц (Lambertz et al., 2016). Однако наличие диафрагмы помогает значительно улучшить вентиляцию легких, а это — эволюционный шаг в сторону млекопитающих.

Так что, скорее всего, котилоринхи были теплокровными и имели высокую температуру тела.

Многие ученые изучали строение костей у терапсид и ранних синапсид, не связанных с терапсидами (Enlow, Brown, 1956, 1957, 1958; Ricqlès, 1969b, 1972c, 1974, 1976, 1978a, b, 1979; Bennett, Ruben, 1986; Botha, Chinsamy, 2001, 2004; Botha, 2003; Ray et al., 2004; Huttenlocker et al., 2010; Shelton et al., 2012; Olivier et al., 2017; Shelton, Sander, 2017, и др.). Исследования показали, что у некоторых групп терапсид имеются фибро-ламеллярные, хорошо васкуляризированные кости, что говорит о наличии у них повышенной метаболической активности.

Возраст появления меха и волос в результате последних находок сдвинулся с ~165 млн лет у *Castorocauda* и *Megaconus* (Ji et al., 2006; Zhou et al., 2013) до ~462–240 млн лет назад у *Prozostrodon* (Benoit et al., 2016).

Кроме того, в черепе цинодонтов *Dvinia* носовая полость делилась на этмоидную и максиллярную турбиналии, что наблюдается только у теплокровных птиц и млекопитающих, поскольку связано это с нагреванием вдыхаемого воздуха. Таким образом, имеются серьезные основания полагать, что теплокровность появилась уже на уровне пермских цинодонтов (Важнейшие результаты..., 2013).

Рей с соавторами (Rey et al., 2017) посредством химического изотопного анализа определяли палеотемпературу в окаменелых костях и зубах. Анализ показал, что 1) некоторые роды терапсид могут считаться экзотермическими, но представители двух триасовых клад терапсид (*Lystrosauridae* + *Kannemeyeriiformes* и *Eucynodontia*) имели эндотермоподобную терморегуляцию; 2) по крайней мере продвинутые териодонты — цинодонты и дицинодонты (из известных и исследованных групп терапсид) — могли обладать высокой скоростью метаболизма и быть эндотермными (Rey et al., 2017).

Однако если эти терапсиды были эндотермными, то температура их тела могла быть относительно низкой, как у однопроходных млекопитающих — около 30–32°C (Dawson, 1973; Crompton

et al., 1978; Dawson, Grant, 1980; Eisenberg, 1980), но могла и подниматься до уровня плацентарных млекопитающих. Венцом этого направления развития стали истинно эндотермные плацентарные млекопитающие со всеми характерными для них свойствами.

Приведенные данные об эволюции синапсид дают возможность предполагать, что важнейшее физиологическое свойство всех этих животных, видимо, заключалось в необходимости по крайней мере периодически повышать температуру тела примерно до 30°C или выше.

2.2. Диансиды

2.2.1. Базовые архозавры и архозавроморфы.

Одними из ранних базовых архозавров были сухопутные ктенозаурисциды с теплообменными парусами на спине. Эти паруса существенно меньше, чем у “пеликозавров”. Они явно недостаточны по размеру, чтобы нагревать их тело с помощью солнечной радиации, но вполне успешно могли выполнять другую функцию — помогать рассеиванию избытков тепла, произведенного организмами с признаками эндотермии.

У юрских водных крокодилморфов (архозавроморфов) были повышенные температуры тела. Так, у телеозаврид (*Teleosauridae*), похожих на современных гавиалов, температуры тела были 27–31°C, а у водных метриоринхов (*Metriorhynchidae*), напоминавших крокодилов без остеодерм и лап, вместо которых имелись ласты, а на конце хвоста — плавник, температуры тела были 29–37°C (Séon et al., 2020).

У примитивного архозавра азендозавра *Azendohsaurus laaroussii*, имевшего длину 2–3 м, была высокая скорость метаболизма в покое. Это свойство было первичным состоянием для клады *Pro-lacerta*–*Archosauriformes*, и оно было приобретено последним общим предком клады *Azendohsaurus*–*Archosauriformes*, а *Crocodylia* стали вторично экзотермными животными (Cubo, Jalil, 2019).

Все эти данные, касающиеся базовых архозавров и архозавроморфов, свидетельствуют о том, что уже в самом начале своего эволюционного развития архозавры имели отчетливые признаки эндотермной физиологии, и у них присутствовали повышенный аэробный метаболизм и эндогенный термогенез.

2.2.2. Ящеротазовые динозавры. Изучение изотопного состава яичной скорлупы троодона *Troodon* — небольшого, стройного, двуногого ящеротазового динозавра 2–2.4 м в длину, около 1 м в высоту, весом до 50 кг — показало, что яйца

формировались у них при температуре тела примерно 38°C (Vi et al., 2020). Это высокая температура тела, сходная с температурами многих современных птиц. У овирапторид, которые достигали 2 м в длину и весили около 40–50 кг, температура тела была около 32°C (Eagle et al., 2015).

У многих ящеротазовых титанозавров температуры тела также оказались достаточно высокими. Так, у брахиозавра *Brachiosaurus brancai*, длиной 18–21 м и весом 30–38 т, зафиксирована температура тела 38.2°C, у диплодока *Diplodocinae*, длиной 30–35 м и весом от 20–50 до 80 т, температура тела оказалась 33.6°C, а у камаразавра *Camarasaurus* до 23 м длины и 47 т веса – 32.4–36.9°C по разным особям (Eagle et al., 2011).

Температура тела тираннозавров *Tyrannosaurus rex*, длиной до 13 м и весом до 9.5 т, также оказалась немного больше 30°C (Barrick, Showers, 1994, 1999). При этом температуры позвоночника и берцовой кости у них отличались не более чем на 4–5°C. По мнению исследователей, небольшая разница в температуре туловища и конечностей говорит о том, что тираннозавр поддерживал постоянную внутреннюю температуру тела, т.е. был гомойотермным, и что его уровень метаболизма был средним между метаболизмами холоднокровных рептилий и теплокровных млекопитающих (Barrick, Showers, 1994, 1999). Тем не менее некоторые исследователи считают, что тираннозавр был пойкилотермным, хотя и с высокой температурой тела (Millard, 1995).

2.2.3. Птицетазовые динозавры. Яичная скорлупа птицетазовых утконосых динозавров майазавров *Maiasaura* из разных географических точек имела температуру 36–44°C (Vi et al., 2020). Майазавр – птицетазовый динозавр длиной около 9 м, высотой 2–3 м и весом около 4 т. Уровень его температуры еще ближе к температурам эндотермных животных, чем у овирапторов.

Стоит также упомянуть об имеющихся данных о том, что у одного из птицетазовых динозавров в грудной клетке обнаружилось окаменевшее образование, в котором некоторые авторы опознали четырехкамерное сердце, характерное для эндотермных птиц и млекопитающих, но не все ученые этот вывод признают (Fisher et al., 2000; Rowe, McBride, 2001, и др.).

Динозавры часто имели средние и крупные размеры, порой – очень крупные. В связи с этим, как мы указывали ранее, повышать температуру тела посредством дополнительных теплообменных радиаторов на теле с помощью солнечной радиации для них было неэффективно и нецелесообразно (Gould, 1998). По всей видимости, прин-

ципы организации термобиологической сферы у динозавров сводились к тому, чтобы в большей степени эндогенным путем поднимать и поддерживать высокую температуру тела.

2.2.4. Птерозавры. Летающие ящеры птерозавры имели размах крыльев от 25 см до иногда 13 м. Они обладали машущим и парящим полетом, благодаря очень сильным мышцам крыльев, которые использовались ими и для полета, и для передвижения на четырех конечностях по земле (Witton, 2013).

У птерозавров на коже были волосоподобные нити – пикнофибры, похожие либо на шерсть млекопитающих (Kellner et al., 2009), либо, и даже более, на пуховые перья птиц (Witton, 2013). Это обстоятельство наталкивает на мысль о том, что у них, скорее всего, была относительно высокая и постоянная температура тела, которую им нужно было поддерживать, т.е. внутренний контроль интенсивности обменных процессов, как у современных птиц и млекопитающих. Похоже, что они действительно могли быть теплокровными животными. На возможную теплокровность указывает и обильное кровоснабжение костей, подобное тому, что наблюдается у теплокровных птиц и млекопитающих (Bouver, 1977; Steel, 2008, и др.).

2.2.5. Морские ящеры. Ихтиозавры и плезиозавры имели температуры тела ~33–40°C (Billon-Bruyat et al., 2005; Motani, 2010, и др.), а морские лепидозавры мозазавры – ~35–39°C (Bernard et al., 2010; Harrell et al., 2016, и др.).

2.3. Анапсиды

Об эволюционной термобиологии анапсид, к которым из современных групп рептилий относятся только черепахи, практически ничего не известно. Термобиология черепах тоже изучена крайне недостаточно. На наш взгляд, проблема заключается в том, что исследователи изучают и описывают их термобиологию в рамках той же схемы, что и термобиологию современных чешуйчатых – ящериц и змей. Но по имеющимся немногочисленным данным создается впечатление, что организация термобиологической сферы у лепидозавров и анапсид может быть различна, причем различаться они могут достаточно сильно (Черлин, 2014). Для получения дополнительной информации требуется большой объем научных исследований.

2.4. Некоторые дополнительные рассуждения

Некоторые древние рептилиеподобные ящеры из синапсид и диапсидные рептилии имели на ту-

ловищах образования в виде парусов, представляющих собой ряд сильно удлиненных остистых отростков спинных позвонков с натянутой на них кожей, и другие увеличивающие площадь поверхности тела “конструкции”. Среди синапсид такими парусами обладали, например, “пеликозавры” – эдафозавры, диметродоны, ктеноспондилы и др. Среди диапсид паруса имелись у ктенозаурицид и спинозавров, а на спинах стегозавров располагались выросты из обильно снабженной большим количеством тонких сосудов костной ткани (Hayashi et al., 2012). Были динозавры и с другими увеличивающими площадь поверхности тела образованиями – например, большой костный воротник и “рога” у трицератопсов.

Ромер (Romer, 1948) первым предположил, что паруса на спинах у “пеликозавров” могли быть предназначены именно для терморегуляции. Брамвелл и Феллгетт (Bramwell, Fellgett, 1973) определили, что если 250-килограммовый диметродон *Dimetrodon grandis*, имеющий, по их расчетам, примерную площадь боковой проекции тела 1.88 м², из которых 1.15 м² приходится на парус, расположится перпендикулярно солнечным лучам, то он разогревался бы с 26 до 32°C без паруса за 205 мин, а с парусом за 80 мин.

Все “пеликозавры” были относительно некрупными животными, длиной от 1 до 6.5 м. Нагревание на солнце их тел действительно могло ускоряться за счет увеличения площади нагрева. Таким приемом пользуются и современные мелкие пресмыкающиеся – гадюковые змеи и агамовые ящерицы “расплющивают” тело в дорсо-вентральном направлении и располагают его перпендикулярно солнечным лучам (Черлин, 2014).

Многие крупные по современным меркам ящерицы (например, вараны, вплоть до самых больших из современных – *Varanus komodoensis*, размеры которых сходны с “пеликозаврами”, и более мелких видов – *V. griseus*) имеют температуру тела в природе примерно в диапазоне 34–38°C (Целлариус и др., 1991; Harlow et al., 2010, и др.) и вполне благополучно живут и процветают без каких-либо дополнительных морфологических структур, ускоряющих нагревание. По нашему мнению, однозначная “нагревательная” причина появления и развития “теплообменных радиаторов” у “пеликозавров” и древних рептилий (пока мы говорим только о животных мелких и средних размеров) может вызывать некоторые сомнения и, по крайней мере, не исчерпывает их возможных функций. Не исключено, что в определенных ситуациях их функции могли быть различными: в прохладных условиях эти радиаторы

могли использоваться в качестве дополнительных источников внешнего тепла, а в жарких – служить инструментом отдачи избыточного тепла, полученного при слабо контролируемом высоком уровне термогенеза.

Итак, теоретически возможно использование теплообменных спинных парусов для нагревания тела от солнечных лучей у таких относительно некрупных эктотермных животных, как “пеликозавры”. А как могут обстоять дела у крупных животных?

По расчетам ряда исследователей (Gould, 1998, и др.), у динозавров весом около 10 т для повышения температуры тела всего на 1°C (!) при нагревании преимущественно за счет инсоляции с помощью парусных образований на спине потребовалось бы 86 ч непрерывного пребывания на солнцепеке. А некоторые спинозавры, например, достигали 17 м в длину и веса около 13.5 т. Поэтому регулярно нагреваться с помощью паруса до температуры, на 10–15°C превышающей температуру воздуха, такому крупному животному в реальной климатической обстановке, при 24-часовой продолжительности суток и капризах погоды, было бы практически невозможно.

Следовательно, использование паруса на спине в качестве дополнительного источника нагрева с помощью инсоляции у эктотермных животных средне-крупных и крупных размеров на деле недостаточно эффективно и маловероятно, а у животных средне-мелких и мелких размеров – функционально оправдано и теоретически возможно.

На наш взгляд, очень эффективно спинные паруса могут выполнять функцию отдачи, рассеивания избытков тепла, произведенного животным внутри организма (Черлин, 2017, 2021a, и др.). Это не уникальная ситуация – таким приемом, т.е. увеличением площади тела, способной эффективно отдавать тепло, пользуются многие животные: псовые высовывают язык; у казуара на голове имеется гребень, который при повышении окружающей температуры сильно нагревается и рассеивает тепло (Eastick et al., 2019); такую же функцию несет и большой клюв тукана (Ven et al., 2016), и т.п. (Черлин, 2021a). Есть данные о том, что костные выросты у растительноядного трицератопса (*Triceratops*, из птицетазовых динозавров) играли существенную роль в терморегуляции, особенно в регуляции температуры мозга, а через костяной “воротник” шел очень существенный тепловой поток (Barrick et al., 1998).

Анализ имеющихся в литературе материалов приводит к заключению, что многие древние

крупные рептилиеподобные ящеры и динозавры, на туловищах которых имелись специальные образования, увеличивающие площадь поверхности (спинные паруса у ящеротазовых спинозавров, костные выросты из губчатой, сильно васкуляризированной кости на спинах птицетазовых стегозавров и др.), могли обладать повышенным метаболизмом, интенсивной эндогенной, несократительной теплопродукцией и высокой температурой тела. Однако в случае некрупных “пеликозавров” можно предполагать также и то, что они использовали паруса двояко: при необходимости или нагревать с их помощью тело, или рассеивать избытки произведенного внутри тела тепла (Черлин, 2021а).

Наличие теплообменных парусов у “пеликозавров” может говорить и еще об одном важном обстоятельстве. Вне зависимости от того, было ли основной функцией их парусов нагревание тела посредством теплового солнечного излучения или рассеивание избыточного внутреннего тепла, само наличие таких парусов автоматически означает, что данным животным (т.е. уже “пеликозаврам”) было необходимо тем или иным способом повышать температуру своего тела до достаточно высокого уровня и поддерживать ее на этом уровне. Другими словами, в базисных свойствах группы, эволюционное развитие которой привело в дальнейшем к появлению высших эндотермных животных — млекопитающих, лежала необходимость иметь постоянно высокую температуру тела. И именно это явилось канализирующей силой в развитии всей клады (Черлин, 2021а, б).

2.5. Современные рептилии

У современных рептилий отмечаются оба вида эндогенного термогенеза — сократительный и несократительный.

Способность повышать температуру тела за счет **сократительного** термогенеза отмечена в разных ситуациях у рептилий в основном средних и крупных размеров — игуан, варанов, черепах и крокодилов (Benedict, 1932; Galvao et al., 1965; Hutchison et al., 1966; Brattstrom, Collins, 1972; Fair et al., 1972; Cloudsley-Thompson, 1974; Johnson, 1974; Dutton, Fitzpatrick, 1975; Smith, 1975; Sapsford, Hughes, 1978; Bartholomew, 1982; Standora et al., 1982; Орлов, 1986; Seebacher et al., 1999; Burness et al., 2001; Legendre, Davesne, 2020). Так, у кожистой морской черепахи *Dermochelys coriacea*, самой большой из современных видов черепах, весом до 700 кг (Paladino et al., 1990), была описана гомеотермия: она способна поддерживать температуру тела на относительно постоянном уровне — около 25°C

(Greer et al., 1973), что на 18°C выше, чем температура окружающей холодной воды, — даже во время глубоких погружений и активного плавания в холодной воде или в приполярных водах при температуре воды меньше 5°C (Bostrom et al., 2010; Kohler et al., 2012). Эта терморегуляция обеспечивается очень толстым изолирующим слоем субэпидермально васкуляризированной жировой ткани, аналогичной жировой ткани китообразных и ластоногих (Davenport et al., 2009). Кроме того, в переднем и заднем плавниках имеются противоточные теплообменники (Greer et al., 1973), которые обеспечивают активную терморегуляцию через контролируемое рассеивание тепла в зависимости от температуры окружающей воды (Bostrom et al., 2010) и функционируют как локальный способ возвращать тепло, выделяемое при мышечном термогенезе внутри конечности, и предотвращать гипертермию в остальной части тела (Davenport et al., 2015).

Наличие эндогенной теплопродукции, большого размера туловища и высокой инсуляции у кожистой морской черепахи объясняют причины своеобразного типа гомеотермии кожистых черепах (гигантотермии), которая делает возможным сохранение тепла в организме, не требуя высокой скорости метаболизма (Paladino et al., 1990). Гигантотермия впоследствии была описана как терморегуляторный механизм у крупных динозавров (Benton, 1979; Sup, Shine, 1988; Paladino et al., 1990; Chinsamy-Turan, 2005; Snow et al., 2010; Burton et al., 2011; Sander et al., 2011; Brashears, DeNardo, 2013; Seymour, 2013).

В разных ситуациях описаны также и случаи отчетливо проявляющегося, хотя не слишком эффективного, но тем не менее **несократительного** термогенеза у разных видов ящериц, змей и черепах (Engbretson, Livezey, 1972; Tattersall et al., 2004, 2016; Tattersall, 2016, и др.).

Широко известны проявления у рептилий *поведенческой терморегуляции* (Черлин, 2014, и др.). Суть ее заключается в том, чтобы с помощью внешних источников тепла реализовывать физиологически необходимый суточный режим температуры тела и в течение некоторого времени поддерживать достаточно высокую температуру.

Таким образом, с одной стороны, температура тела современных рептилий очень сильно зависит от температурных условий внешней среды, и у них нет возможностей эффективно менять ее с помощью эндогенных механизмов. С другой стороны, рептилии с помощью поведенческих реакций, благодаря внешним источникам тепла, поддерживают в течение некоторого времени необ-

ходимый уровень высокой температуры тела и ее суточную динамику.

А что касается крокодилов, существует вполне обоснованное предположение о том, что современные крокодилы – вторично эктотермные животные, которые произошли от эндотермных предков (Seymour et al., 2004; Cubo, Jalil, 2019, и др.).

Мы согласны с выводами ряда исследователей, которые на основе экспериментальных и других данных утверждают, что развитие эндотермии птиц и млекопитающих начиналось с усиления метаболизма покоя (Bennett et al., 2000, и др.), и что теплокровность птиц зародилась у ящеротазовых динозавров (Seebacher, 2003; Amiot et al., 2006; Grady et al., 2014) или даже раньше – у первоначальных архозавров (Farmer, Carrier, 2000; Ricqlès et al., 2003; Seymour et al., 2004; Summers, 2005; Gower et al., 2014; Legendre et al., 2016). Мы считаем, что возрастание температуры тела не было безусловно связано с усилением интенсивности метаболизма покоя, но, скорее всего, было одной из важнейших причин этого усиления (Черлин, 2012, 2017, 2021а, и др.).

В результате все материалы, приведенные в данной статье, свидетельствуют в пользу нашей гипотезы о том, что двумя ключевыми ароморфозами при развитии основных ветвей в эволюции синапсидных и диапсидных позвоночных животных явились: а) необходимость и направленность периодического или постоянного повышения и стабилизации температуры тела до примерно 30°C и выше, организованные системой регуляции температуры тела; б) а вслед и в связи с этим – реальное повышение температуры тела, уровня базального метаболизма и эндогенной теплопродукции. Мы считаем, что именно это повлекло за собой все дальнейшее их канализированное морфофизиологическое эволюционное развитие, приведшее к появлению современных “потенциально теплокровных” рептилий (Рюмин, 1939, 1940), эндотермных птиц и млекопитающих (Черлин, 2012, 2017, 2021а; Cherlin, 2015b).

По нашему представлению, важнейшая характеристическая черта термобиологии у всех архозавроморфов вместе с последовавшими за ними птицами, как и у базовых “пеликозавров” и последовавших за ними териоморфов и млекопитающих, – стремление повысить и поддерживать высокую температуру тела.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе результатов анализа современных данных о температурах тела и ее регуляции у разных групп вымерших и современных животных можно сделать ряд важных выводов.

С начала развития синапсид уже у базовых “пеликозавров” проявилась направленность на повышение температуры тела. В дальнейшем в кладах, приведших к млекопитающим, на уровне продвинутых терапсид – цинодонтов и дицинодонтов – появились высокая, более или менее постоянная температура тела и высокий уровень метаболизма.

У диапсид, с появления и начала развития архозавров, уже была зафиксирована высокая температура тела, связанная иногда с эктотермией, а иногда с повышенным уровнем метаболизма. В процессе дальнейшего эволюционного развития практически во всех кладах динозавров, и птицетазовых, и ящеротазовых, были выявлены в большей или меньшей степени повышенные температуры тела от примерно 30 до 44°C. При этом у титанозавров, морских ящеров (ихтиозавров, плезиозавров и мозазавров) и других групп повышение температуры тела было очевидно связано с повышенным уровнем метаболизма.

Также стремление к повышению температуры тела ясно проявляется практически у всех современных рептилий. При этом крокодилы – вторично эктотермные животные, которые, видимо, произошли от эндотермных предков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристотель*, 1937. О частях животных. М.: Гос. изд-во биол. и мед. лит. 220 с.
- Важнейшие результаты исследований, завершённые в 2013 г. // ФГБУН Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН. Отчет за 2013 г. М.: ПИН. 49 с.
- Орлов Н.Л.*, 1986. Факультативная эндогенная терморегуляция питонов (Boidae, Pythoninae) и корреляция между эндотермными реакциями и поведенческой терморегуляцией // Зоол. журн. Т. 65. № 4. С. 551–559.
- Рюмин А.В.*, 1939. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм // Сб. студ. науч. работ МГУ. Вып. 6. С. 55–84.
- Рюмин А.В.*, 1940. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи соврем. биологии. Т. 12. № 3. С. 504–515.
- Слоним А.Д.*, 1984. Физиология терморегуляции. Л.: Наука. 378 с.
- Тейс Р.В.*, 1955. Метод изотопной палеотермометрии // Успехи химии. Т. 24. № 2. С. 163–180.

- Тейс Р.В., Найдин Д.П., 1973. Палеотермометрия и изотопный состав кислорода органогенных карбонатов. М.: Наука. 255 с.
- Целлариус А.Ю., Черлин В.А., Меньшиков Ю.Г., 1991. Предварительное сообщение о работах по изучению биологии *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) в Средней Азии // Герпетологические исследования. Вып. 1. Л.: ЛИСС. С. 61–103.
- 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.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”. 124 с.
- Черлин В.А., 2014. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. 442 с.
- Черлин В.А., 2015. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. Т. 4. № 1. С. 17–76.
- Черлин В.А., 2017. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биологии. 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.
- Agliano A., Sander P.M., Wintrich T., 2020. Bone histology and microanatomy of *Edaphosaurus* and *Dimetrodon* (Amniota, Synapsida) vertebrae from the Lower Permian of Texas // Anat. Rec. V. 304. № 3. P. 570–583.
- Amiot R., Lecuyer C., Buffetaut E., Escarguel G., Fluteau F., Martineau F., 2006. Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in cretaceous dinosaurs // Earth Planet. Sci. Lett. V. 246. P. 41–54.
- Barrick R.E., Showers W.J., 1994. Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex*: evidence from oxygen isotopes // Science. V. 265. P. 222–224.
- Barrick R.E., Showers W.J., 1999. Thermophysiology and biology of *Giganotosaurus*: comparison with *Tyrannosaurus* // Palaeontol. Electron. V. 2. № 2. P. 1–22.
- Barrick R.E., Stoskopf M.K., Marcot J.D., Russell D.A., Showers W.J., 1998. The thermoregulatory functions of the *Triceratops* frill and horns: Heat flow measured with oxygen isotopes // J. Vertebr. Paleontol. V. 18. P. 746–750.
- Bartholomew G.A., 1982. Physiological control of body temperature // Biology of the Reptilia. V. 12. Physiology C. Physiological Ecology / Eds Gans C., Pough F.H. N.Y.: Academic Press. P. 167–211.
- Benedict F.G., 1932. The Physiology of Large Reptiles with Special Reference to the Heat Production of Snakes, Tortoises, Lizards and Alligators. Washington: Carnegie Institution. 539 p.
- Bennett A.F., Ruben J.A., 1986. The metabolic and thermoregulatory status of therapsids // The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles / Eds Hotton N. III, MacLean P.D., Roth J.J., Roth E.C. Washington: Smithsonian Institution. P. 207–218.
- Bennett A.F., Hicks J.W., Cullum A.J., 2000. An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy // Evolution. V. 54. № 5. P. 1768–1773.
- Benoit J., Manger P.R., Rubidge B.S., 2016. Palaeoneurological clues to the evolution of defining mammalian soft tissue traits // Sci. Rep. V. 6. Art. 25604.
- Benton M.J., 1979. Ectothermy and the success of dinosaurs // Evolution. V. 33. P. 983–997.
- 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., Lamanna 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.
- Billon-Bruyat J.-P., Lecuyer C., Martineau F., Mazin J.M., 2005. Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of western Europe: Implications for the ecology of fish, turtles, and crocodylians // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. V. 216. P. 359–375.
- Bligh J., Johnson K.G., 1973. Glossary of terms for thermal physiology // J. Appl. Physiol. V. 35. P. 941–961.
- Bostrom B.L., Jones T.T., Hastings M., Jones D.R., 2010. Behaviour and physiology: The thermal strategy of leatherback turtles // PLoS One. V. 5. Art. e13925.
- Botha J., 2003. Biological aspects of the Permian dicynodont *Oudenodon* (Therapsida: Dicynodontia) deduced from bone histology and cross-sectional geometry // Palaeontol. Afr. V. 39. P. 37–44.
- Botha J., Chinsamy A., 2001. Growth patterns deduced from the bone histology of the cynodonts *Diademodon* and *Cynognathus* // J. Vertebr. Paleontol. V. 20. P. 705–711.
- Botha J., Chinsamy A., 2004. Growth and life habits of the Triassic cynodont *Trirachodon*, inferred from bone histology // Acta Palaeontol. Pol. V. 49. P. 619–627.
- Bouver M., 1977. Dinosaur haversian bone and endothermy // Evolution. V. 31. № 2. P. 449–450.
- Bramwell C.D., Fellgett P.P., 1973. Thermal regulation in sail lizards // Nature. V. 242. P. 203–205.
- Brashears J.A., DeNardo D.F., 2013. Revisiting python thermogenesis: Brooding Burmese pythons (*Python bivittatus*) cue on body, not clutch, temperature // J. Herpetol. V. 47. P. 440–444.

- Brattstrom B.H., Collins R.*, 1972. Thermoregulation // Int. Turtle Tortoise Soc. J. V. 16. № 5. P. 15–19.
- Burness G., Diamond J., Flannery T.*, 2001. Dinosaurs, dragons, and dwarfs: The evolution of maximal body size // PNAS USA. V. 98. № 25. P. 14518–14523.
- Burton T., Killen S.S., Armstrong J.D., Metcalfe N.B.*, 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? // Proc. Biol. Sci. V. 278. P. 3465–3473.
- Cherlin V.A.*, 2015a. Some Important Aspects of Thermal Biology of Reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. 302 p.
- Cherlin V.A.*, 2015b. The biochemical basis of staging in evolution of vertebrates // Some Important Aspects of Thermal Biology of Reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. P. 140–192.
- Chinsamy-Turan A.*, 2005. The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 195 p.
- Cloudsley-Thompson J.L.*, 1974. Physiological thermoregulation in the spurred tortoise (*Testudo graeca*) // J. Natur. Hist. V. 8. № 5. P. 577–587.
- Cowles R.B.*, 1962. Semantics in biothermal studies // Science. V. 135. № 3504. P. 670.
- Crompton A.W., Taylor C.R., Jagger J.A.*, 1978. Evolution of homeothermy in mammals // Nature. V. 272. P. 333–336.
- Cubo J., Jalil N.-E.*, 2019. Bone history of *Azendohsaurus laaroussii*: Implication for the evolution of thermometabolism in Arcosauromorpha // Paleobiology. V. 45. № 2. P. 317–330.
- Davenport J., Jones T.T., Work T.M., Balazs G.H.*, 2015. Topsy-turvy: Turning the counter-current heat exchange of leatherback turtles upside down // Biol. Lett. V. 11. Art. e20150592.
- Davenport J., Fraher J., Fitzgerald E., McLaughlin P.D., Doyle T., et al.*, 2009. Fat head: An analysis of head and neck insulation in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) // J. Exp. Biol. V. 212. P. 2753–2759.
- Dawson T.J.*, 1973. “Primitive” mammals // Comparative Physiology of Thermoregulation. V. 3. Special Aspects of Thermoregulation / Ed. Whittow G.C. N.-Y.: Academic Press. P. 1–46.
- Dawson T.J., Grant T.R.*, 1980. Metabolic capabilities of monotremes and the evolution of homeothery // Comparative Physiology: Primitive Mammals / Eds Schmidt-Nielsen K., Bolis L., Taylor C.R. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 140–147.
- Dutton R.H., Fitzpatrick L.C.*, 1975. Metabolic compensation to metabolic temperatures in the rusty lizard, *Sceloporus olivaceus* // Compar. Biochem. Physiol. A. V. 51. № 2. P. 309–318.
- Eagle R.A., Schauble E.A., Tripathi A.K., Tütken T., Hulbert 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.
- 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.
- Eastick D.L., Tattersall G.J., Watson S.J., Lesku J.A., Robert K.A.*, 2019. Cassowary casques act as thermal windows // Sci. Rep. V. 9. Art. e1966.
- Eisenberg J.F.*, 1980. Biological strategies of living conservative mammals // Comparative Physiology: Primitive Mammals / Eds Schmidt-Nielsen K., Bolis L., Taylor C.R. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 13–30.
- Engbretson G.A., Livezey R.L.*, 1972. The effects of aggressive display on body temperature in the fence lizard *Sceloporus occidentalis occidentalis* Baird and Girard // Physiol. Zool. V. 45. P. 247–254.
- Enlow D.H.*, 1969. The bone of reptiles // Biology of the Reptiles. V. 1 (Morphology A) / Eds Gans C., Bellairs A.d’A., Parsons T.S. N.-Y.: Academic Press. P. 45–80.
- Enlow D.H., Brown S.O.*, 1956. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I // Texas J. Sci. V. 8. P. 405–443.
- Enlow D.H., Brown S.O.*, 1957. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues, Part II // Texas J. Sci. V. 9. P. 186–214.
- Enlow D.H., Brown S.O.*, 1958. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues, Part VI // Texas J. Sci. V. 10. P. 187–230.
- Fair W., Ackman R.G., Mrosovsky N.*, 1972. Body temperature of *Dermochelys coriacea*: warm turtle from cold water // Science. V. 177. P. 791–793.
- Farlow J.O., Hayashi S., Tattersall G.J.*, 2010. Internal vascularity of the dermal plates of *Stegosaurus* (Ornithischia, Thyreophora) // Swiss J. Geosci. V. 103. P. 173–185.
- Farmer C.G., Carrier D.R.*, 2000. Ventilation and gas exchange during treadmill locomotion in the American alligator (*Alligator mississippiensis*) // J. Exp. Biol. V. 203. P. 1671–1678.
- Fisher P.E., Russell D.A., Stoskopf M.K., Barrick R.E., Hammer M., Kuzmitz A.A.*, 2000. Cardiovascular evidence for an intermediate or higher metabolic rate in an Ornithischian dinosaur // Science. V. 288. P. 503–505.
- Galvao P.E., Tarasantchi J., Guertzenstein P.*, 1965. Heat production of tropical snakes // Am. J. Physiol. V. 209. № 3. P. 501–506.
- Georges A.*, 1979. Head-body temperature differences in the Australian blue-tongued lizard, *Tiliqua scincoides* during radiant heating // J. Therm. Biol. V. 4. № 3. P. 213–217.

- Ghosh P., Adkins J., Affek H., Balta B., Guo W. et al., 2006. ^{13}C – ^{18}O bonds in carbonate minerals: A new kind of paleothermometer // *Geochim. Cosmochim. Acta*. V. 70. P. 1439–1456.
- Gould S.J., 1998. Sex, drugs, disasters, and the extinction of dinosaurs // *75 Readings Plus* / Eds Buscemi S., Smith C. N.Y.: McGraw Hill. P. 448–454.
- Gower D.J., Hancox P.J., Botha-Brink J., Sennikov A.G., Butler R.J., 2014. A new species of *Garjainia* Ochev, 1958 (Diapsida: Archosauriformes: Erythrosuchidae) from the Early Triassic of South Africa // *PLoS One*. V. 9. Art. e111154.
- Grady J.M., Enquist B.J., Dettweiler-Robinson E., Wright N.A., Smith F.A., 2014. Evidence for mesothermy in dinosaurs // *Science*. V. 344. P. 1268–1272.
- Greer A.E., Lazell J.D., Wright R.M., 1973. Anatomical evidence for a counter-current heat exchanger in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) // *Nature*. V. 244. P. 181.
- Harlow H.J., Purwandana D., Jessop T.S., Phillips J.A., 2010. Body temperature and thermoregulation of Komodo dragons in the field // *J. Therm. Biol*. V. 35. P. 338–347.
- Harrell T.L., Perez-Huerta A., Suarez C.A., 2016. Endothermic mosasaurs? Possible thermoregulation of Late Cretaceous Mosasaurs (Reptilia, Squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil bioapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds // *Palaeontology*. V. 59. № 3. P. 351–363.
- Hayashi S., Carpenter K., Watabe M., McWhinney L.A., 2012. Ontogenetic histology of *Stegosaurus* plates and spikes // *Palaeontology*. V. 55. № 1. P. 145–161.
- Heath J.E., 1964. Head-body temperature differences in horned lizards // *Physiol. Zool*. V. 37. № 3. P. 273–279.
- Hochscheid S., Bentivegna F., Speakman J.R., 2002. Regional blood flow in sea turtles: Implications for heat exchange in an aquatic ectotherm // *Physiol. Zool*. V. 75. № 1. P. 66–76.
- Hutchison V.H., Dowling H.D., Vinegar A., 1966. Thermoregulation in a brooding female Indian python, *Python molurus bivittatus* // *Science*. V. 151. P. 694–696.
- Huttenlocker A.K., Rega E., Sumida S.S., 2010. Comparative anatomy and osteohistology of hyperelongate neural spines in the sphenacodontids *Sphenacodon* and *Dime-trodon* (Amniota: Synapsida) // *J. Morphol*. V. 271. P. 1407–1421.
- Huttenlocker A.K., Mazierski D., Reisz R.R., 2011. Comparative osteohistology of hyperelongate neural spines in the Edaphosauridae (Amniota: Synapsida) // *Palaeontology*. V. 54. № 3. P. 573–590.
- Ji Q., Luo Z.X., Yuan C.X., Tabrum A.R., 2006. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals // *Science*. V. 311. P. 1123–1127.
- Johnson C.R., 1974. Thermoregulation in crocodylians. I. Headbody temperature control in the Papuan-New Guinean crocodiles, *Crocodylus novoaguineae* and *Crocodylus porosus* // *Comp. Biochem. Physiol. A. Comp. Physiol*. V. 49. № 1. P. 3–28.
- Kellner A.W.A., Wang X., Tischlinger H., Campos D., Hone D.W.E., Meng X., 2009. The soft tissue of *Jeholopterus* (Pterosauria, Anurognathidae, Batrachognathinae) and the structure of the pterosaur wing membrane // *Proc. Roy. Soc. B*. V. 277. № 1679. P. 321–329.
- Kohler M., Marin-Moratalla N., Jordana X., Aanes R., 2012. Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology // *Nature*. V. 487. P. 358–361.
- Lambertz M., Shelton C.D., Spindler F., Perry S.F., 2016. A casein 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., Davesne D., 2020. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy // *Phil. Trans. R. Soc. B*. V. 375. № 1793. Art. e20190136.
- 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.
- Millard A.R., 1995. The body temperature of *Tyrannosaurus rex* // *Science*. V. 267. № 5204. P. 1666–1667.
- Morgareidge K.R., White F.N., 1969. Cutaneous vascular changes during heating and cooling in the Galapagos marine iguana // *Nature*. V. 223. P. 587–591.
- Motani R., 2010. Warm-blooded “sea dragons”? // *Science*. V. 328. № 5984. P. 1361–1362.
- Olivier C., Houssaye A., Jalil N.-E., Cubo J., 2017. First palaeohistological inference of resting metabolic rate in an extinct synapsid, *Moghreberia nmachouensis* (Therapsida: Anomodontia) // *Biol. J. Linn. Soc*. V. 121. P. 409–419.
- Paladino F.V., O'Connor M.P., Spotila J.R., 1990. Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy and thermoregulation of dinosaurs // *Nature*. V. 344. P. 858–860.
- Peabody F.E., 1961. Annual growth zones in living and fossil vertebrates // *J. Morphol*. V. 108. № 1. P. 11–62.
- Ray S., Botha J., Chinsamy A., 2004. Bone histology and growth patterns of some nonmammalian therapsids // *J. Vertebr. Paleontol*. V. 24. № 3. P. 634–648.
- 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.
- Ricqlès A., de, 1969a. L'Histologie osseuse envisagée comme indicateur de la physiologie thermique chez les tétrapodes fossils // *C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D*. V. 268. P. 782–785.
- Ricqlès A., de, 1969b. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. 11. Quelques observations sur la structure des os longs des theriodontes // *Ann. Paleontol*. V. 55. P. 1–52.
- Ricqlès A., de, 1972a. Vers une histoire de la physiologie thermique. Les données histologiques et leur interpré-

- tation fonctionnelle // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D. V. 275. P. 1745–1749.
- Ricqlès A., de, 1972b. Vers une histoire de la physiologie thermique. L'apparition de l'endothermie et le concept de reptile // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D. V. 275. P. 1875–1878.
- Ricqlès A., de, 1972c. Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes. III. Titanosuchiens, Dinocéphales et Dicynodontes // Ann. Paleontol. V. 58. № 1. P. 17–60.
- Ricqlès A., de, 1974. Recherches paleohistologiques sur les os longs des tetrapodes. IV. Eotheriodontes et pelycosaures // Ann. Paleontol. V. 60. P. 1–39.
- Ricqlès A., de, 1976. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance // Morphology and Biology of Reptiles / Eds Bellairs A.d'A., Cox C.B. L.: Academic Press. P. 123–150.
- Ricqlès A., de, 1978a. Recherches paleohistologiques sur les os longs des tetrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tetrapodes // Ann. Paleontol. V. 64. P. 85–111.
- Ricqlès A., de, 1978b. Recherches paleohistologiques sur les os longs des tetrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissue osseux des tetrapodes // Ann. Paleontol. V. 64. P. 153–184.
- Ricqlès A., de, 1979. Quelques remarques sur l'histoire évolutive des tissus squelettiques chez les Vertébrés et plus particulièrement chez les Tétrapodes // Ann. Biol. V. 18. P. 1–35.
- Ricqlès A.J., de, Padian K., Horner J.R., 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa // Ann. Paleontol. V. 89. P. 67–101.
- Romer A.S., 1948. Relative growth in pelycosaurian reptiles // Royal Society of South Africa Special Publications Robert Broom Commemorial. P. 45–55.
- Rowe T., McBride E.F., 2001. Dinosaur with a heart of stone // Science. V. 291. № 5505. P. 783.
- Sander P.M., Christian A., Clauss M., Fechner R., Gee C.T. et al., 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: The evolution of gigantism // Biol. Rev. V. 86. P. 117–155.
- Sapsford C.W., Hughes G.R., 1978. Body temperature of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* and the leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* during nesting // Zool. Afr. V. 18. № 1. P. 63–69.
- Seebacher F., 2003. Dinosaur body temperatures: The occurrence of endothermy and ectothermy // Paleobiology. V. 29. P. 105–122.
- Seebacher F., Grigg G.C., Beard L.A., 1999. Crocodiles as dinosaurs: Behavioural thermoregulation in very large ectotherms leads to high and stable body temperatures // J. Exp. Biol. V. 202. № 1. P. 77–86.
- Séon N., Amiot R., Martin J.E., Young M.T., Middleton H. et al., 2020. Thermophysiology of Jurassic marine crocodylomorphs inferred from the oxygen isotope composition of their tooth apatite // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 375. № 1793. Art. 20190139.
- Seymour R.S., 2013. Maximal aerobic and anaerobic power generation in large crocodiles versus mammals: Implications for dinosaur gigantothermy // PLoS One. V. 8. Art. e69361.
- Seymour R.S., Bennett-Stamper C.L., Johnston S.D., Carrier D.R., Grigg G.C., 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution // Physiol. Biochem. Zool. V. 77. P. 1051–1067.
- Shelton C.D., 2015. Origins of endothermy in the mammalian line-age the evolutionary beginning of fibrolamellar bone in the “mammal-like” reptiles. PhD Diss. Bonn: Univ. of Bonn. 350 p.
- Shelton C.D., Sander P.M., 2017. Long bone histology of *Ophiacodon* reveals the geologically earliest occurrence of fibrolamellar bone in the mammalian stem lineage // Comptes Rendus Palevol. V. 16. P. 397–424.
- Shelton C.D., Sander P.M., Stein K., Winkelhorst H., 2012. Long bone histology indicates sympatric species of *Dime-trodon* (Lower Permian, Sphenacodontidae) // Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb. V. 103. P. 217–236.
- Smith E.N., 1975. Thermoregulation of the American alligator, *Alligator mississippiensis* // Physiol. Zool. V. 48. № 2. P. 177–194.
- Snow R.W., Wolf A.J., Greeves B.W., Cherkiss M.S., Hill R., 2010. Thermoregulation by a brooding Burmese python (*Python molurus bivittatus*) in Florida // Southeast. Nat. V. 9. P. 403–405.
- Standora E.A., Spotila J.R., Foley R.E., 1982. Regional endothermy in the sea turtle, *Chelonia mydas* // J. Therm. Biol. V. 7. № 3. P. 159–165.
- Steel L., 2008. The palaeohistology of pterosaur bone: An overview // Zitteliana. B28. P. 109–125.
- Summers A.P., 2005. Evolution: Warm-hearted crocs // Nature. V. 434. P. 833–834.
- Sup D.J., Shine R., 1988. Reptilian endothermy: A field study of thermoregulation by brooding diamond pythons // J. Zool. V. 216. P. 367–378.
- Tattersall G.J., 2016. Reptile thermogenesis and the origins of endothermy // Zoology. V. 119. P. 403–405.
- Tattersall G.J., Milsom W.K., Abe A.S., Brito S.P., Andrade D.V., 2004. The thermogenesis of digestion in rattlesnakes // J. Exp. Biol. V. 207. P. 579–585.
- Tattersall G., Leite C., Sanders C., Cadena V., Andrade D.V., et al., 2016. Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards // Sci. Adv. V. 2. Art. e1500951.
- Urey H.C., 1948. Oxygen isotopes in nature and in the laboratory // Science. V. 108. № 2810. P. 489–496.
- Urey H.C., Greiff L.J., 1935. Isotopic exchange equilibria // J. Amer. Chem. Soc. V. 57. № 2. P. 321–327.
- Ven T.M.F.N., van de, Martin R.O., Vink T.J.F., McKechnie A.E., Cunningham S., 2016. Regulation of heat exchange across the hornbill beak: Functional similarities with toucans? // PLoS One. V. 11. № 5. Art. e0154768.
- Witton M., 2013. Why pterosaurs weren't so scary after all. <https://www.theguardian.com/science/2013/aug/11/pterosaurs-fossils-research-mark-witton>
- Zhou C.F., Wu S., Martin T., Luo Z.X., 2013. A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations // Nature. V. 500. P. 163–167.

Evolution of thermobiological status in vertebrate animals.**1. Body temperatures of the extinct and recent reptiles****V. A. Cherlin****Dagestan State University**Gadzhieva, 43-a, Makhachkala, Republic of Dagestan, 367008 Russia***e-mail: cherlin51@mail.ru*

This is the first part of the analytical review on the evolution of thermobiological status in vertebrates. The article provides factual and indirect data on body temperatures in many groups of extinct and modern vertebrates. From the beginning of the development of synapsids, already in the basic pelicosaur, a tendency towards an increase in body temperature has been manifested. Later, in the clades that led to mammals, at the level of advanced therapsids – cynodonts and dicynodonts – a high, more or less constant body temperature and a high level of metabolism appeared. In diapsids, starting from the emergence and early development of archosaurs, a high body temperature had already occurred, being associated sometimes with ectothermia and sometimes with an increased metabolism. At the same time, in titanosaurs, ichthyosaurs, plesiosaurs and mosasaurs, and other groups, an increase in body temperature was obviously associated primarily with an increased metabolism level. In the process of further evolutionary development, in almost all clades of dinosaurs, the increased body temperatures (~30 to 44°C) were revealed in different groups. Also, the tendency to increase body temperature is clearly manifested in almost all modern reptiles.