

ЭВОЛЮЦИЯ ТЕРМОБИОЛОГИЧЕСКИХ СТАТУСОВ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ. 2. РАЗВИТИЕ ОТНОШЕНИЙ С ТЕМПЕРАТУРОЙ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

© 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.

Вторая часть аналитического обзора, посвященная происхождению и эволюционному развитию отношений позвоночных животных с температурным, тепловым фактором. Предложен новый вариант видения и описания термобиологических статусов позвоночных животных. Основной признак, лежащий в основе классификации термобиологических статусов – физиологическая необходимость повышать и поддерживать температуру тела выше 28–30°C. При этом способ реализации этого свойства (гомойо- или пойкилотермия, экто- или эндотермия, бради- или тахиметаболизм) имеет лишь второстепенное значение. Хамилотермия – термобиологический статус животных, при котором температура тела близка к температурам окружающей среды, а ее уровень направленно не поднимается и не поддерживается животными выше 28–30°C (рыбы, амфибии). Псилотермия – термобиологический статус животных, при котором температура тела обычно выше температур окружающей среды, и который предусматривает физиологическую необходимость периодического или постоянного повышения и поддержания температуры тела выше 28–30°C. Один из важнейших признаков первых появившихся в эволюции рептилий – псилотермия. Все животные, развившиеся в ходе дальнейшей эволюции на их базе, были уже псилотермами. Брадиметаболические псилотермы – “пеликозавры” и все современные рептилии. Мезометаболические псилотермы – многие териодонты, архозавроморфы, динозавры, птерозавры. Тахиметаболические псилотермы – некоторые эволюционно продвинутые териодонты (цинодонты, дицинодонты) и птицеподобные динозавры (овирапторы, троодоны, археоптериксы и др.), крупные морские рептилии (мозазавры, ихтиозавры и плезиозавры), а также настоящие птицы и млекопитающие. Описаны некоторые важнейшие биохимические различия в обеспечении эндотермии у птиц и млекопитающих.

DOI: 10.31857/S004445962106004X

ТЕРМОБИОЛОГИЧЕСКИЕ СТАТУСЫ

Термобиологический статус – тип отношений морфофизиологической системы организма с температурным фактором, благодаря которому температура тела животного может отличаться от температуры окружающей среды, функциональное значение низкой (<25–28°C) и высокой (>28–30°C) температур в активности, экологии и физиологии животных.

Термобиологический статус учитывает и включает в себя типы термогенного и терморегуляционного статусов.

Термогенный статус – тип организации термогенных систем организма животных, определяющий возможности проявить эндогенный термогенез, способный существенно повысить и поддер-

живать высокий уровень локальной или общей температуры тела.

Терморегуляционный статус – тип организации терморегуляционных систем организма, определяющий возможности поддерживать тот или иной режим температуры тела, используя различные источники тепла.

“**Теплокровность** – тепловое состояние животного, при котором его внутренняя температура поддерживается на значительно более высоком уровне, чем температура окружающей среды, когда оно подвергается воздействию низкой температуры окружающей среды” (Glossary..., 2003, p. 103).

“**Холоднокровность** – тепловое состояние животного, при котором внутренняя температура остается близкой к температуре окружающей сре-

ды при воздействии низкой температуры окружающей среды” (Glossary..., 2003, p. 79).

Кроме того, для описания термобиологического статуса разных групп позвоночных животных используются и другие пары терминов: эктотермные—эндотермные, пойкилотермные—гомойотермные, брадиметаболические—тахиметаболические. Однако все используемые варианты терминов, определяющие и классифицирующие явления в области термобиологической сферы в эволюции позвоночных, оказываются достаточно условными и, к сожалению, не отражают важнейших сторон термобиологии разных групп животных.

Для того чтобы система описания и классификации данных биологических явлений стала объективной, нужно обосновывать главные принципы, на которых происходит разделение и классификация явлений в области термобиологии, важнейшие признаки, лежащие в основе организации термобиологической сферы у позвоночных. Анализ показывает, что такой главный признак есть, и это — физиологическая направленность позвоночных животных на повышение и стабилизацию температуры тела на высоком уровне (выше 28–30°C), что проиллюстрировано в первой статье (Черлин, 2021в). Именно это свойство должно лежать в основе классификации, а принципы его реализации будут являться вариантами более подробного подразделения.

Таким образом, мы предлагаем ввести новую этимологически и научно выверенную и обоснованную пару терминов — “хамилотермия” и “псилотермия”, — основанную на реально действующих в природе биологических закономерностях.

Хамилотермия (chamilohermia) (греч. χαμηλός — низкий, θερμή — тепло) — тип термобиологического статуса, при котором животные имеют температуру тела, мало отличающуюся от температур внешней среды, чаще всего ниже 28–30°C, и не стремятся направленно ее повышать. Хамилотермическими животными (chamilohermic animals) являются рыбы и подавляющая часть амфибий. У хамилотермических рыб, например, в специальных экспериментальных условиях при фоновых температурах воды 15–20°C периодически может проявляться избирательность участков с температурой воды около 25–28°C (Голованов, 2013). Но такое избирательное, периодическое повышение температуры тела наблюдается у них именно в экспериментальных условиях и не является обязательным для их существования.

Хамилотермия с региональной эндотермией. Хотя у рыб наблюдается региональная эндотермия, т.е. местное повышение температуры тела в основном благодаря двигательной активности красных

аэробных мышц вокруг позвоночника у активно плавающих пелагических рыб, или даже за счет специфического несократительного термогенеза глазодвигательных мышц (Legendre, Davesne, 2020; Черлин, 2021а), тем не менее специальных действий по существенному повышению температуры тела у рыб и большинства амфибий не отмечено. И даже региональная эндотермия рыб позволяет поднять температуру тела всего на несколько градусов выше температуры внешней среды. Так, например, у опавов (*Lampris guttatus*) — от 11°C (температура воды) до максимально 13–15°C в основной части туловища и 17°C в небольшом участке головы вокруг глазодвигательных мышц (Wegner et al., 2015). Уровни метаболизма у хамилотермов находятся в границах примерно 0.05–0.08 мг O₂/(г · ч) (табл. 1). То есть стабилизация температуры тела (определенная степень гомойотермии) у них есть, а вот о ее подъеме и стабилизации в области 28–30°C и выше здесь нет и речи. Хамилотермия с региональной эндотермией отмечается у акул, скумбриевых, тунцов, сарганов, опавовых рыб.

Псилотермия (psilohermia) (от греч. ψηλός — высокий, θερμή — тепло) — тип термобиологического статуса, при котором животные периодически или постоянно поднимают и удерживают температуру тела в пределах 28–45°C (чаще всего в разных более узких диапазонах: ~28–35, 35–39, 36–42, 38–45°C в зависимости от вида животного; иногда у редких групп этот диапазон составляет 24–26°C, как, например, у гаттерии *Sphenodon punctatus* (Werner, Whitaker, 1978)). Температура тела оказывается хотя бы на несколько градусов выше основного фона температуры окружающей среды. Причем животные могут поднимать и удерживать температуру тела на высоком уровне разными способами: 1) в основном за счет перераспределения в тепловом балансе тела идущих извне тепловых потоков благодаря поведенческим реакциям, или же 2) за счет изменения интенсивностей метаболизма и внутреннего термогенеза (сократительного или несократительного) и теплоотдачи, и т.п. Главное для псилотермических животных (psilohermic animals) — постоянный или временный подъем и удержание температуры тела на высоком уровне (более 28–30°C, в общем диапазоне ~28–45°C в зависимости от вида).

Чтобы избежать непонимания и разночтений, следует определить для данного текста понятие “направленность”. Итак, *направленность на повышение температуры тела* — комплекс регуляторных реакций, сконцентрированный на периодический или постоянный подъем и поддержание температуры тела до уровня примерно 28–30°C и

Таблица 1. Стандартный обмен у разных групп позвоночных животных

Животные	Вес тела (г)	Потребление O ₂ мг/(г · ч)	Температура окружающей среды и тела (°C)	Источник
Рыбы				
Карась, <i>Carassius</i>	33	0.077	15	Beamish, Mookherjee, 1964
Солнечник, <i>Lepomis</i>	30	0.06	20	Проссер, 1977
Карп, <i>Cyprinus</i>	146	0.067	20	Проссер, 1977
Нототения, <i>Notothenia</i>	200	0.056	0	Ralph, Everson, 1968
Амфибии				
Амбистома, <i>Amphystoma</i>	13.4	0.075	14	Проссер, 1977
Лягушка, <i>Rana</i>	32	0.055	15	Проссер, 1977
Жаба, <i>Bufo</i>	61	0.052	15	Проссер, 1977
Рептилии				
Ящерицы				
Сцинк, <i>Lygosoma</i>	1.5	0.295	30	Hudson, Bertram, 1966
Ошейниковая игуана, <i>Crotaphytus</i>	30	0.2	30	Dawson, Templeton, 1966
Бородатая агама, <i>Amphibolurus</i>	373	0.14	28	Проссер, 1977
Степная агама, <i>Trapelus sanguinolentus</i>	40	0.38	40	Четанов и др., 2014
Такырная круглоголовка, <i>Phrynoscephalus helioscopus</i>	6–7	0.42	30	Четанов и др., 2014
		0.54	40	
Змеи				
Южноамериканский удав, <i>Epicrates cenchria</i>	3270	0.018	20	Galvao et al., 1965
Обыкновенный уж, <i>Natrix natrix</i>	84	0.07	16	Проссер, 1977
Крокодилы				
Аллигатор, <i>Alligator</i>	49000	0.079	28	Проссер, 1977
Черепахи				
Расписная черепаха, <i>Chrysemys picta</i>	100–300	0.031	18	Проссер, 1977
Украшенная черепаха, <i>Pseudemys</i>	150–350	0.08	24	Проссер, 1977
Птицы				
Колибри				
Колибри-селасфорус, <i>Selasphorus</i>	3.0	4.0	–	Lasiewski, 1963
Воробьинообразные				
Зебровая амадина, <i>Taeniopygia guttata</i>	11.7	3.28	–	Проссер, 1977
Воробей домовый, <i>Passer domesticus</i>	25.0	3.53	–	Hudson, Kimzey, 1966
Воробей Харриса, <i>Passer melanurus</i>	33	4.1	–	Dawson, Tordoff, 1959

Таблица 1. Окончание

Животные	Вес тела (г)	Потребление O ₂ мг/(г · ч)	Температура окружающей среды и тела (°С)	Источник
<i>Другие птицы</i>				
Волнистый попугайчик, <i>Melopsittacus undulatus</i> (в покое)	30–40	4.5	—	Tucker, 1973
(в активности)		21.9	—	
Перепел, <i>Coturnix</i>	97	2.06	—	Проссер, 1977
Курица, <i>Gallus</i>	2000	0.43	—	Проссер, 1977
Эму, <i>Dromaius novaehollandiae</i>	38300	0.023	—	Campbell, 1970
Млекопитающие				
<i>Мелкие млекопитающие</i>				
Землеройка, <i>Sorex</i>	4.8	7.40	—	Hawkins et al., 1960
Домовая мышь, <i>Mus musculus</i>	25	1.65	—	Brody, 1945
Рыжая полевка, <i>Myodes glareolus</i>	21.7	2.27	—	Проссер, 1977
Обыкновенная полевка, <i>Microtus arvalis</i>	31	2.65	—	Проссер, 1977
<i>Млекопитающие средних размеров</i>				
Кролик	2700–3700	0.55	—	Проссер, 1977
Кошка	3000	0.45	—	Benedict, 1938
Собака	10000	0.36	—	Проссер, 1977
Бабуин, <i>Papio cynocephalus</i>	17000	0.49–0.6	—	Проссер, 1977
Тюлень	26000	0.59	—	Andersen, 1966
<i>Крупные млекопитающие</i>				
Овца	46800	0.25	—	Проссер, 1977
Свинья	48000	0.35	—	Проссер, 1977
Человек	70000	0.21	—	Brody, 1945
Дельфин	170000	0.22–0.34	—	Andersen, 1966
Слон	3833000	0.07	—	Brody, 1945
<i>Летучие мыши</i>				
Трубноносая летучая мышь, <i>Myotis</i>	28.2	1.43	—	Bartholomew et al., 1970
<i>Однопроходные, сумчатые млекопитающие</i>				
Ехидна, <i>Tachyglossus</i>	3800	0.22	—	Проссер, 1977
Малый мешотчатый прыгун, <i>Perognathus longimembris</i>	15.2	1.8	—	Bartholomew, McMillen, 1961
Гребнехвостая сумчатая мышь, <i>Dasyurus</i>	22.1	1.53	—	Lord et al., 1962

выше. Эффекторами этого регуляторного механизма могут выступать произвольные поведенческие реакции, а также реакции, изменяющие уровень термометаболизма. Кроме того, эта направленность должна иметь под собой вполне

определенный, специальный регуляторный механизм в центральной нервной системе. Проявления его действия вполне очевидны, но сам он, к сожалению, пока не описан. Тем не менее именно возникновение в эволюции (на этапе появле-

ния рептилий) этого регуляторного механизма, действие которого направлено на повышение температуры тела до 28–30°C и выше, как раз и является, на наш взгляд, тем самым ключевым ароморфозом, превратившим рептилий и их потомков в псилотермов. Именно поэтому имеет смысл говорить о том, что псилотермия – это **направленность** на повышение температуры тела (именно в этом заключается ароморфоз), а не сам факт повышения температуры, который является лишь следствием, проявлением действия указанного ароморфного механизма.

В свое время мы описывали предполагаемую организацию терморегуляционных реакций у рыб, амфибий и рептилий (рис. 1; Черлин, 2014). В связи с рассматриваемой проблемой обращает на себя внимание № 2 на рис. 1 – проявление реакции на максимизацию температуры тела. Создается впечатление, что тогда мы обратили внимание на реакцию, которая как раз и может оказаться проявлением сути псилотермии. Кроме того, с появлением новых материалов и с новым их осмыслением нам кажется, что эта реакция была нами ошибочно указана для рыб и амфибий (во всяком случае, для большинства амфибий). Более подробный разбор того, в чем состоит и как проявляется избирание температуры у рыб (Голованов, 2013, и др.) и земноводных (кроме некоторых пустынных жаб), привел к мысли о том, что у них, в отличие от рептилий, реакция максимизации температуры тела практически не проявляется, и эта часть рисунка (рис. 1а) к ним не относится.

Высокая и относительно постоянная температура внутренней среды тела дает животным много преимуществ. В частности, это связано с тем, что при высокой температуре подавляющее большинство химических реакций происходит быстрее и с меньшими затратами энергии; быстрее протекают в этих условиях и физиологические процессы, и процессы в нервной системе, и т.п. Особенно это важно для огромных по размерам и массе ящеротазовых динозавров, титанозавров (бронтозавров, диплодоксов, брахиозавров и др.) длиной до 30–35 м и весом до 50–80 т и даже более, огромных спинозавров и т.п. При низких температурах тела (даже около 25°C) их движения, реакции на внешние раздражители (даже на опасности), требующие порой быстрых, стремительных, оперативных ответов, были бы намного более медленными, плавными. Такие животные не способны были бы ни добывать большое количество необходимых для них кормов, ни их переваривать и усваивать, ни избегать хищников и других внешних опасностей. Они просто в реальной природной обстановке были бы не способны выжить! Так что иметь высокую температуру тела,

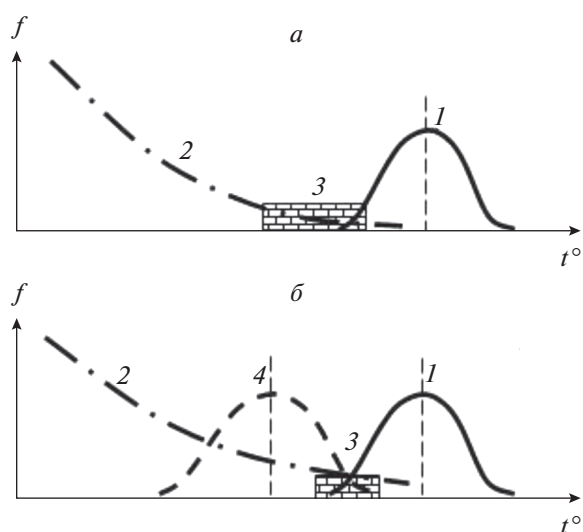


Рис. 1. Схема регуляции температуры тела в период полной активности (по: Черлин, 2014): 1 – проявление реакций избегания высокой температуры, 2 – проявление реакции на максимизацию температуры тела, 3 – зона температурного предпочтения (диапазон термостабилизации), 4 – проявление реакций избегания низких температур. t° – температуры тела, f – относительная интенсивность терморегуляционных реакций. Регуляция температуры тела в период активности у: а – рыб (Pisces), амфибий (Amphibia), змей (Serpentes), гекконообразных ящериц (Gekkota), черепах (Chelonia) и крокодилов (Crocodylia); б – игуановых (Iguanomorpha), сцинковых (Scincomorpha) и безногих ящериц (Diploglossa), игуановых ящериц (Agamidae, Iguanidae), сцинцид (Scincidae).

и к тому же желательно независимую от климатических условий, для таких животных не абстрактное, отвлеченное, желательное условие, а насущная необходимость. На это же обстоятельство указывает и В.М. Гаврилов (Гаврилов, 2012; Gavrilov, 2020).

Но первым на это важное обстоятельство обратил внимание А.В. Рюмин (1939, 1940), который констатировал, что при повышении уровня эволюционного развития у позвоночных животных разных классов температура тела повышается и стабилизируется на высоком уровне. Вслед за ним И.Д. Стрельников (1948) показал, что все животные при активности стремятся повысить и удерживать температуру тела на высоком уровне. Причем касается это и беспозвоночных и позвоночных, и холодно- и теплокровных. Мало того, для всех них диапазон температур, к которому они стремятся, одинаковый: ~30–40°C.

И здесь возникает очень важная проблема, решения которой мы в ясной форме до сих пор не находим в литературе. Почему уровень температуры тела ~28–30°C является настолько важным, что становится неким “водоразделом” в эволю-

ции позвоночных животных? Каково физиологическое значение этого температурного уровня? Определенные ответы на эти вопросы еще предстоит дать будущим поколениям ученых. А пока мы можем только констатировать эмпирически выявленные факты, что тем не менее уже немало.

Одной из биологических основ псилотермии является, видимо, определенный уровень клеточного митохондриального дыхания, который примерно в 2 раза повысился по сравнению с исходным, амфибийным состоянием, став для дальнейшей эволюции позвоночных своеобразным ключевым ароморфозом и триггером (Черлин, 2017). Другой биологической основой псилотермии является механизм регуляции температуры тела, который на каком-то эволюционном этапе стал обеспечивать ее направленность на повышение по крайней мере до 28–30°C или выше. Что так повлияло на стабилизацию регулирующего параметра на этом уровне – также вопрос пока открытый. Но он явно требует решения.

Псилотермическими являются все рептилии с низким (большинство “пеликозавров”, современные рептилии), повышенным (например, ящеротазовые титанозавры) или высоким (многие эволюционно продвинутые териодонты и разные птицеподобные и морские динозавры) уровнем термометаболизма, а также настоящие эндотермные животные (птицы и млекопитающие).

Статус псилотермии важно ввести потому, что он акцентирует внимание на основной характеристике всех отмеченных выше животных, которая оказывается важнейшей и одинаковой даже у кажущихся различными групп животных – физиологическая необходимость периодического или постоянного повышения и поддержания высокой температуры тела выше 28–30°C (Черлин, 2014). Эта направленность практически отсутствует у рыб и подавляющей части амфибий. Термины “гомойо-” и “пойкилотермия” акцентируют внимание на степени стабилизации температуры тела, “эндо-” и “эктотермия” – на преимущественных путях поступления тепла в организм, “бради-” и “тахиметаболизм” – на уровне метаболизма (и в частности термометаболизма), который обеспечивает животных необходимым уровнем эндогенной теплопродукции. Термин же “псилотермия” обращает первостепенное внимание на сам факт того, что определенная часть позвоночных животных, вне зависимости от способа получения тепла, степени стабилизации температуры тела и интенсивности термометаболизма, направлена на поддержание высокой температуры тела любыми доступными способами.

Брадиметаболическая псилотермия – тип термобиологического статуса, при котором животные, обычно размером не более 1–4 м, постоянно или часть времени суток (периодически) поднимают и удерживают температуру тела на достаточно высоком уровне (выше 28–30°C) в основном за счет внешних источников тепла при низком уровне термометаболизма, преимущественно посредством эктотермного, пойкилотермного типов терморегуляции.

Специфическая форма кривых суточной динамики температуры тела (рис. 2) у всех рептилий, принадлежащих к разным таксономическим и филетическим группам, из различных географических регионов с очень непохожими климатическими условиями, с очевидностью показывает, что температура их тела отражает не пассивное следование за температурными условиями внешней среды (что в значительной степени характерно для хамилотермов – рыб и подавляющего большинства амфибий), а является результатом произвольного, регулируемого действия, направленного на повышение и поддержание ее на определенном высоком уровне. Это, собственно, и является характерной особенностью псилотермов. Брадиметаболическое псилотермическое состояние характеризуется относительно низким уровнем термометаболизма и реализуется в основном эктотермным, пойкилотермным типом терморегуляции прежде всего у мелких, некрупных и среднеразмерных животных (примерно до 1–4 м). В этом названии подчеркивается то важнейшее обстоятельство, что брадиметаболическое состояние связано с псилотермией, и что оно не позволяет поддерживать псилотермию чисто эндогенными способами. Специальная задача для них – хотя бы периодически поддерживать высокую температуру тела благодаря внешним источникам и поведенческим приемам регулирования. Такой термобиологический тип характерен для всех современных рептилий, а также, скорее всего, для многих “пеликозавров” и, возможно, для некоторых других групп вымерших лепидозавров и ранних синапсид, о чем свидетельствует множество палеонтологических данных об их анатомии, экологии и т.п.

С одной стороны, энергетические затраты на получение тепла организмом в таком варианте невелики (уровни метаболизма у брадиметаболических псилотермов находятся в границах примерно 0.07–0.6 мг O₂/(г · ч), в зависимости, в частности, от размеров – табл. 1), но с другой стороны, наличие тепла, как энергетического ресурса, во внешней среде ограничено флуктуациями погоды, сменой дня и ночи, сезонов года, биоти-

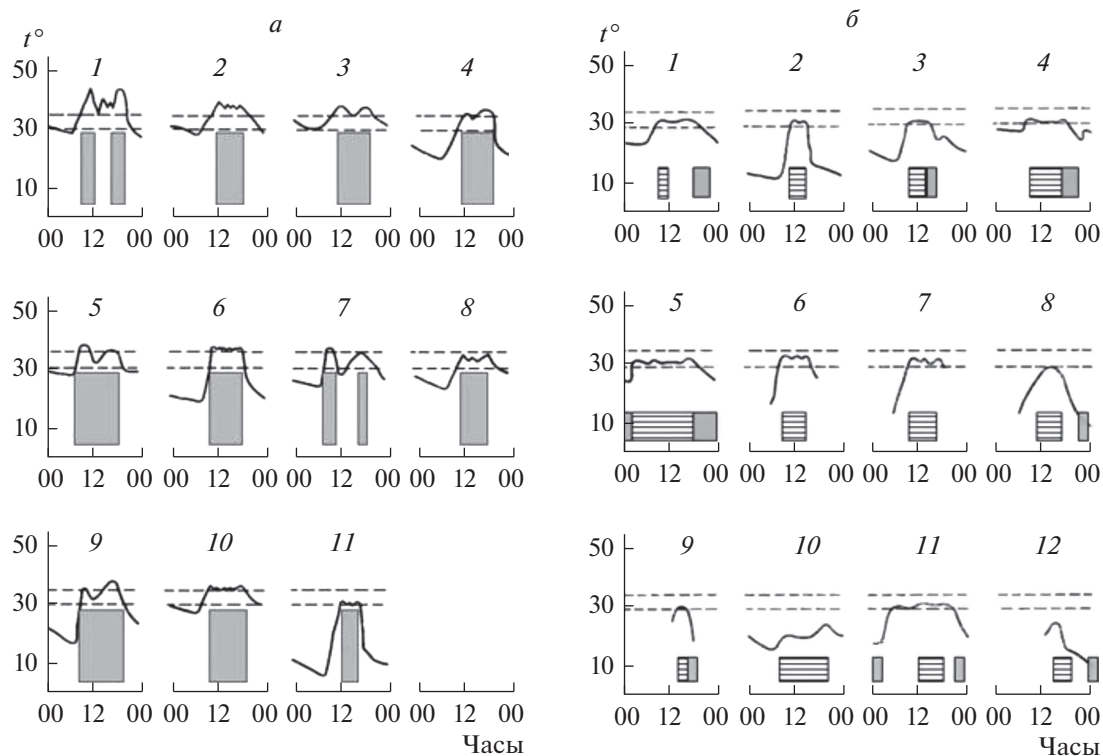


Рис. 2. Примеры суточной динамики температуры тела у современных рептилий (по: Черлин, 2014). Пунктиром обозначена область температур 30–33°C, в которой лежат диапазоны термостабилизации большей части видов рептилий. *a* – термостабильно активные виды (Черлин, 2014): 1 – *Dipsosaurus dorsalis* (McGinnis, Dickson, 1967); 2 – *Dipsosaurus dorsalis* (McGinnis, Falkenstein, 1971); 3 – *Sauromalus obesus* (Case, 1976); 4 – *Sauromalus obesus* (McGinnis, Falkenstein, 1971); 5 – *Sceloporus magister* (McGinnis, Falkenstein, 1971); 6 – *Ctenosaura pectinata* (Mackay, 1968); 7 – *Anolis sagrei* (Lee, 1980); 8 – *Varanus gouldii* (King, 1980); 9 – *Varanus varius* (Stebbins, Barwick, 1968); 10 – *Varanus griseus* (Соколов и др., 1975); 11 – *Liolemus multififormis* (Pearson, Bradford, 1976). *б* – термонеутрально активные виды (Черлин, 2014): 1 – *Boa constrictor* (McGinnis, Moore, 1969); 2–5 – *Echis multisquamatus* в разные сезоны: 2 – ранняя весна, 3 – середина весны, 4 – конец весны, 5 – лето (Черлин, Целлариус, 1981); 6 – *Vipera berus* и 7 – *V. aspis* (Saint-Girons, 1975); 8 – *Hoplodactylus maculatus* и 9 – *Heteropholis manucanus* (Werner, Whitaker, 1978); 10 – *Natrix fasciata* (Osgood, 1970); 11 – *Teratoscincus scincus* (Черлин и др., 1983; Черлин, 2013); 12 – *Sphenodon punctatus* (Werner, Whitaker, 1978). Серые прямоугольники обозначают время протекания активности; прямоугольники с горизонтальной штриховкой обозначают время протекания терминга, т.е. периода времени, когда рептилии заняты только тем, что греются и поддерживают температуру тела на высоком уровне.

ческими взаимодействиями. Поэтому животные вынуждены экономить полученную тепловую энергию. И решается эта задача в основном поведенческими приемами, физиологическими вазомоторными реакциями перераспределения тепла в теле и др.

Тахиметаболическая псилотермия – тип термобиологического статуса, при котором животные стремятся постоянно поднимать и удерживать температуру тела на достаточно высоком уровне (от 28–30 до примерно 44°C), что реализуется посредством относительно высокого уровня термометаболизма и в основном эндотермным, гомойотермным типом терморегуляции у животных разных размеров, часто связанным с развитием инсуляции (перья, мех, толстый слой подкожного жира). В этом названии подчеркивается то важнейшее обстоятельство, что тахиметаболическое

состояние связано с псилотермией, и что оно в значительной степени позволяет поддерживать псилотермию только эндогенными способами. Возможности для поддержания температуры тела на высоком уровне проявляются у таких животных в очень широком спектре условий внешней среды, даже в холодных климатических зонах.

Тахиметаболическая псилотермия характерна, в частности, для настоящих эндотермных псилотермов, у которых затраты на теплопродукцию оказываются очень значительными. Уровни метаболизма у брадиметаболических псилотермов примерно 0.02–22 мг O₂/(г · ч), в зависимости от размеров: уровни 0.02–0.6 в основном присущи крупным и среднеразмерным животным, 1.4–7.6 – в основном мелким животным в покое, а в состоянии активности потребление кислорода у них может достигать до 22 мг O₂/(г · ч), а возможно

и выше (табл. 1). В этом случае встает серьезная проблема экономного использования полученной тепловой энергии (чтобы полученное дорогой ценой тепло не расходовалось впустую, т.е. просто не рассеивалось), регуляции уровней ее прихода и расхода, а также сохранения внутри тела. Эта проблема решается эндотермами динамически. Так, многие настоящие теплокровные, с одной стороны, повышают температуру тела посредством усиления базального метаболизма и других биохимических свойств и реакций, а с другой – вынуждены обрабатывать специальные механизмы рассеивания избытков тепла (например, через высунутый язык у собак, посредством рассеивания тепла через гребень у казуара и клюв у тукана при повышении температуры внешней среды и многие другие; Черлин, 2021a). И в регулировании прихода и расхода тепла у эндотермов присутствуют, соответственно, два направления: усиление инсуляции (моховой покров) с целью снижения теплопотерь и уменьшение размеров с целью усиления теплопотерь (у мелких животных большая относительная поверхность тела). Именно такими – мелкими и покрытыми волосами – мы видим первых появившихся на Земле млекопитающих. Мало того, если животные, обладающие высоким уровнем базального метаболизма, будут очень крупными, у них будут слишком большие потребности в кормах. На самом деле это направление допустимо, но только не сразу, а когда выработаются соответствующие новым функциональным требованиям морфофизиологические характеристики опорно-двигательной, нервной, дыхательной, пищеварительной, сердечно-сосудистой и других систем.

В этой же связи В.Г. Горшков (1982) показал, что абсолютных энергетических ограничений на максимальные размеры сухопутных животных не существует, но есть некий критический размер, при превышении которого у самых крупных позвоночных возникают проблемы с эффективностью передвижения, и они вынуждены изыскивать различные экзотические способы повышения конкурентоспособности и приобретения приемлемой для существования экологической ниши (Горшков, 1983, 1995).

В целом такой термобиологический тип характерен для некоторых эволюционно продвинутых териодонтов (цинодонтов, дицинодонтов) и птицеподобных динозавров (овирапторов, троодонов, археоптериксов и др.), возможно и скорее всего, для крупных морских рептилий – мозазавров, ихтиозавров и плезиозавров (по нашему мнению, они, скорее всего, именно тахиметаболиче-

ские псилотермы), а также для развитых настоящих птиц и млекопитающих.

Мезометаболическая псилотермия – тип термобиологического статуса, при котором животные постоянно или часть времени суток (периодически) поднимают и удерживают температуру тела на достаточно высоком уровне (выше 28–30°C) посредством среднего уровня термометаболизма эндотермным, гомойотермным или гигантотермным типами терморегуляции. Некоторые авторы еще ранее предполагали, что ряд древних рептилий могли иметь промежуточный по интенсивности уровень метаболизма между холоднокровными и теплокровными животными (Barrick, Showers, 1994, 1999). В названии “мезометаболическое состояние” подчеркивается то важнейшее обстоятельство, что оно связано с псилотермией, и что оно, хоть и в относительно ограниченной степени, все-таки позволяет поддерживать псилотермию эндогенными способами. Уровень метаболизма для мезометаболических животных можно только предполагать, потому что все представители этой группы давно вымерли. Из наиболее крупных современных рептилий уровень метаболизма изучен у аллигатора весом примерно в 50 кг. Его метаболизм оценивается примерно в 0.08 O₂ мг/(г · ч). Можно предположить, что крупные древние рептилии могли иметь средний уровень метаболизма 0.1–0.5 O₂ мг/(г · ч). Мезометаболические псилотермные животные могли за счет эндогенных (хотя и ограниченных) возможностей стабилизировать высокую температуру тела, успешно противостоять быстрым сменам температурных условий внешней среды, закономерным и случайным колебаниям погодных условий, но не серьезным, долговременным климатическим сдвигам. Такой термобиологический тип характерен для многих вымерших рептилий – многих териодонтов, архозавроморфов, динозавров и, возможно, для крупных морских рептилий: мозазавров, ихтиозавров и плезиозавров (“возможно”, поскольку их точный термобиологический статус, т.е. являются ли они мезо- или тахиметаболическими псилотермами, еще предстоит выяснить).

Энергетические затраты на поддержание жизнедеятельности таких животных существенны, но не слишком велики. Конкретные их уровни определить невозможно, поскольку среди современных животных мезометаболических псилотермов нет. Изученные палеонтологами их морфофизиологические характеристики и приспособления могут быть связаны с необходимостью сохранять внутри тела полученное тепло. Эта задача может быть эффективно решена увеличением теплоинерционных свойств тела, благодаря увеличе-

нию его линейных размеров и массы (гигантотермия), и теплоизоляционных свойств усилением инсуляции оболочки тела, т.е. его теплоизолирующих свойств, за счет утолщения внутреннего подкожного жирового слоя или внешнего теплоизоляционного покрытия (мех, перья). Но создается впечатление, что при среднем уровне метаболизма и теплопродукции увеличение размеров является приоритетным, по каким-то причинам более выгодным направлением решения данной проблемы (вплоть до гигантских титанозавров, достигающих в отдельных случаях – *Bruhathkayosaurus* – 40 м в длину и веса 120 т, а также спинозавров, тираннозавров и др.), а развитие по крайней мере внешней инсуляции почему-то в данном направлении не используется. И лишь в некоторых случаях, причины которых следует еще попробовать объяснить, приоритетной становится задача рассеивания избытков тепла, полученного эндогенным путем. Тогда появляются животные с теплообменными парусами (паруса на спинах у ктенозаурицид и спинозавров, костные пластины на спинах у стегозавров), большими костными воротниками (у трицератопсов) и другими специальными морфологическими образованиями, способными эту проблему решать.

Несмотря на трудности, связанные с высокой температурой тела, позвоночные идут по пути ее повышения и стабилизации, по пути псилотермии, потому что необходимость этого направления диктуется, с одной стороны (изнутри организма), реализацией принципа стабилизации высокой температуры тела, а с другой (извне организма) – большими экологическими и конкурентными выгодами.

ОБЩАЯ КОНЦЕПЦИЯ ЭВОЛЮЦИИ ТЕРМОБИОЛОГИЧЕСКИХ СТАТУСОВ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Ранее мы уже неоднократно высказывали предположение, что развитие эндотермии, как проявление общей морфофизиологической эволюции позвоночных животных, основанной и направляемой принципом стабилизации высокой температуры тела, происходило в три этапа. Общая схема этого процесса приведена на рис. 3.

Хамилотермия

В целом хамилотермия, безусловно, была исходным состоянием для позвоночных животных. Но уже у рыб наблюдаются некоторые эндотермические проявления, хотя бы региональные.

Хрящевые и костные рыбы независимо друг от друга развили специфические формы мышечной

эндотермии, позволяющие им поднять температуру тела относительно окружающей воды.

Этих специфических стратегий в основном две:

а) тепло становится побочным продуктом действий медленно сокращающихся аэробных красных мышц во время постоянного плавания (эндотермия красных мышц). Мало того, области вокруг красных мышц анатомически организуются в своеобразный термостат прежде всего за счет развития сети противоточных кровеносных сосудов (чудесная сеть), призванной сохранять тепло внутри тела (Graham et al., 1983; Graham, Dickson, 2000, 2001; Katz, 2002; Dickson, Graham, 2004);

б) глазодвигательные мышцы превращаются в специализированный нагревательный орган, в котором мышечные волокна теряют сократительную активность и выполняют холостые циклы кальция между цитоплазмой и саркоплазматическим ретикулумом, происходящие с выделением тепла (Carey, 1982; Block, 1986, 1994; Morrissette et al., 2003).

Таким образом, можно заключить, что у позвоночных животных с самого начала их появления и эволюции имелись направленность, биохимические и физиологические преадаптации, предпосылки, база для постепенного повышения и стабилизации высокой температуры тела, для постепенного развития у них различных теплокровных, псилотермических состояний.

Однако появление полуводных, амфибийноморфных позвоночных, видимо, было просто естественным стремлением к освоению сходной по свойствам влажной среды, не требующим слишком масштабных перестроек ни в области энергетики, ни в области термобиологии. Во всяком случае, у амфибий признаков эндотермии пока не обнаружено, хотя у немногих современных видов, например жаб, можно отметить развитие в сторону псилотермии. Так, у некоторых высокоспециализированных к обитанию в пустынных условиях жаб отмечено стремление к периодическому повышению температуры тела за счет внешних источников тепла и поведенческих терморегуляционных реакций, подобных таковым у рептилий, порой до 39°C (Pearson, Bradford, 1976), и даже у живущей далеко на севере обыкновенной жабы *Bufo bufo* температура тела при активности в дневное время может достигать до 34°C (Meek, Jolley, 2006).

Появление и начало развития псилотермии

Примерно 400 млн лет назад среди амфибиеподобных предков современных наземных позво-

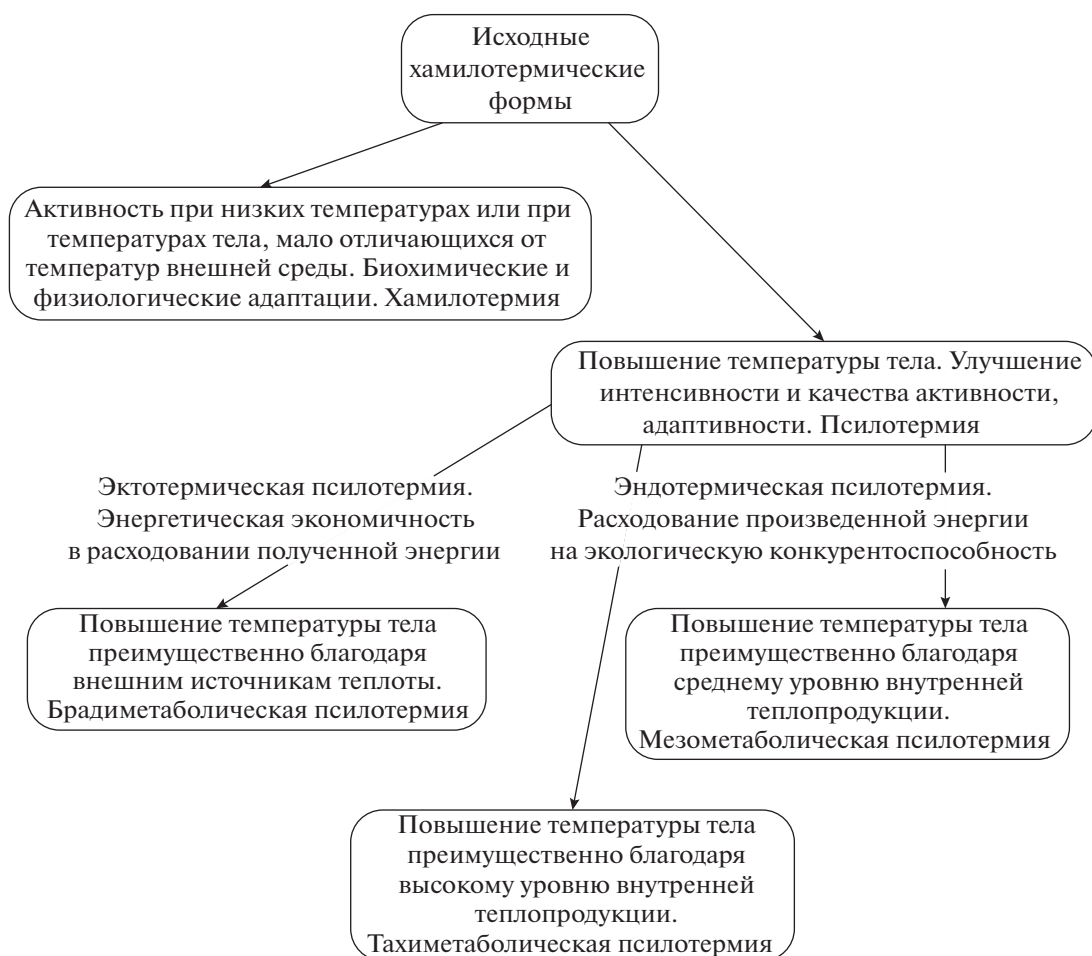


Рис. 3. Общая схема направлений функциональной эволюции позвоночных животных в связи с их отношениями с температурой.

ночных появились животные с двумя ключевыми ароморфозами:

1) первое резкое, скачкообразное возрастание уровня митохондриального метаболизма, сопряженного и несопряженного окисления (это явление мы уже обсуждали в предыдущих работах – Черлин, 2017, 2021a, и др.);

2) псилотермия, т.е. физиологическая необходимость периодического или постоянного повышения температуры тела; кроме прочего, появление и становление псилотермии, скорее всего, должно быть связано с появлением и развитием определенных механизмов регуляции температуры тела в центральной нервной системе, хотя на эту тему пока практически ничего не известно.

Первое резкое повышение уровня клеточного и, как следствие, общего метаболизма привело к освоению суши. А на псилотермию, как на ключевое, важнейшее свойство, “нанизались” и все дальнейшие последовательные события эволюции этих животных. У псилотермов началось бо-

лее детальное, частное развитие, которое в конечном итоге привело к появлению современных рептилий – брадиметаболических псилотермов, что показано на рис. 3. Именно освоение этих новых свойств и качеств, “встройка” их в свою биологию, позволило этим животным, перестроив энергообеспечение, опорно-двигательный аппарат, кровеносную, сердечно-сосудистую, дыхательную, нервную и прочие внутренние системы организма, начать осваивать сушу (Черлин, 2012, 2017, 2021a, б; Cherlin, 2015, и др.). Начался процесс рептилизации. Появилось большое количество рептилиеподобных ящеров, перешедших от полуводного к сухопутному образу жизни.

Эволюционное развитие псилотермии

Второе резкое повышение уровня митохондриального дыхания, а соответственно и базального метаболизма, способствовало дальнейшему развитию псилотермии, значительному улучшению качества активности, адаптивности и конку-

рентоспособности животных, усилило независимость их активности и вообще жизнедеятельности от внешних климатических условий (рис. 3) (Черлин, 2012, 2017, 2021a, б; Cherlin, 2015, и др.).

Среди **синапсид** примерно 300–265 млн лет назад на Земле обитало большое число эдафозавров, диметродонов, других “пеликозавров”, у подавляющего большинства которых на спинах имелись большие паруса, используемые как дополнительное средство для нагревания от солнечных лучей либо для рассеивания избыточного тепла, произведенного эндогенным путем. Но вне зависимости от того, нагревались ли эти животные с помощью парусов или, наоборот, с помощью них они рассеивали тепло, важно другое: само по себе наличие парусов на спинах у большей части групп базовых “пеликозавров” говорит о том, что этим животным требовалось по крайней мере периодически повышать температуру тела, т.е. они изначально были псилотермами. Способ же получения тепла — был ли он преимущественно экзо- или эндогенным — имеет в данном случае второстепенное значение. Их исходный термобиологический статус, скорее всего, можно было бы определить как брадиметаболическую, эктотермическую псилотермию (рис. 3).

Физиологические механизмы поддержания высокой температуры тела, по крайней мере на начальном этапе, удобнее и эффективнее всего было развивать у мелко- или скорее среднеразмерных (редко — крупных, т.е. с длинным хвостом) животных. Именно таковыми в основном и были животные группы “пеликозавров”.

Пока невозможно понять, какие физиологические механизмы регуляции были для этого изначально задействованы, но у ранних мелких родственников млекопитающих — полуводного *Castorocauda* и “юрской белки” *Megaconus* — на окаменелостях уже просматривались остатки волосяного покрова (Ji et al., 2006; Zhou et al., 2013). Это косвенно свидетельствует о высоком уровне термометаболизма и о стремлении не терять впустую дорогой ценой получаемое тепло. Кроме того, вполне обосновано предположение о том, что высокий уровень температуры тела и метаболизма уже существовал у цинодонтот и дицинодонтот (Rey et al., 2017). Скорее всего, термобиологическое состояние всех этих животных можно охарактеризовать как тахиметаболическую, эндотермическую псилотермию (рис. 3).

Диапсиды сформировались на Земле примерно 300 млн лет назад. В это время появились и первые архозавры.

В океанах примерно 230 млн лет назад обитали плавающие ящеры ихтиозавры и плезиозавры, о которых известно, что они имели температуру тела ~32–40°C (Billon-Bruyat et al., 2005). Причем, скорее всего, у них была высокая скорость метаболизма, поскольку параллельно в данном исследовании были изучены остатки обитавших вместе с ними других животных: температуры тела этих ящеров были однозначно выше, чем у лучеперых рыб *Enchodus*, и сходны с температурами зубастых морских птиц *Ichthyornis* (Bernard et al., 2010; Hargrell et al., 2016, и др.). Мало того, учитывая голую кожу ихтиозавров и плезиозавров, их постоянное нахождение в воде и высокую двигательную активность, их теплопотери были, очевидно, очень высокими, что подтверждает идею об их тахиметаболической псилотермии.

Архозавры и *архозавроморфы* были базовыми формами для многих групп сухопутных диапсид. Для этого времени характерны архозавры ктенозаурициды, у которых на спинах имелись теплообменные паруса, что может свидетельствовать о высокой температуре тела. Среди наиболее старых архозавроморфов примерно 247–174 млн лет назад жил примитивный архозавр *Azendohsaurus laaroussii* с высокой температурой тела, 180–150 млн лет назад — телеозавриды *Teleosauridae* с температурой тела ~27–31°C, а 167–150 млн лет назад — метриоринхи *Metriorhynchidae* с температурой тела ~29–37°C (Séon et al., 2020).

Все эти данные с большей или меньшей степенью достоверности позволяют предполагать, что базовые архозавры однозначно были мезометаболическими псилотермами (Cubo, Jalil, 2019; Séon et al., 2020; Черлин, 2021в, и др.), и именно на этой базе эволюционировали остальные архозавроморфы — динозавры, птерозавры и птицы. Крокодилы же, в отличие от остальных групп, в целях экономии энергии и по другим, пока не совсем понятным, причинам вернулись к брадиметаболической псилотермии.

Похоже, что многие (или, возможно, все) *птицетазовые динозавры* были мезометаболическими псилотермами. Однако можно предполагать, что они имели различные уровни термометаболизма, т.е. мезометаболической псилотермии. Так, у трицератопсов (весом до 11 т) отмечен высокий тепловой поток через костяной воротник на шее (Barrick et al., 1998), а у стегозавров (до 4 т) имелись пронизанные тонкими каналами (т.е. кровеносными сосудами) костяные пластины на спине, безусловно предназначенные для терморегуляции (Hayashi et al., 2012) — скорее всего, для отдачи избытков тепла.

У майзавров (до 6 т) никаких специальных теплообменных радиаторов не было, и, возможно, поэтому достаточно высокий уровень их термометаболизма определял очень высокую температуру тела (до 44°C), благодаря которой они согревали в своих гнездах кладки яиц (Vi et al., 2020). Майзавры, тем не менее, скорее всего, тоже были мезометаболическими, а не тахиметаболическими псилотермами.

У некоторых *ящеротазовых динозавров* (например, у титанозавров – бронтозавров, диплодок, камаразавров) была отмечена достаточно высокая температура тела – до 38°C и даже более (Eagle et al., 2011). По всей видимости, сочетание мезометаболической псилотермии с гигантотермией было функционально эффективным, и поэтому на определенном этапе эволюционного развития, в рамках конкретных преадаптивных и модификационных возможностей у этой группы рептилий, оно оказалось весьма перспективным.

Свойство гигантотермии при небольших удельных энергетических затратах способствовало уменьшению тепловых потерь и поддержанию высокой температуры тела. Но уровень метаболизма и, соответственно, эндотермии был у разных динозавров различным.

Так, температура тела у тираннозавров была немногим выше 30°C (Barrick, Showers, 1994, 1999). Группой ученых были смоделированы характеристики их движения (Sellers et al., 2017). Авторы использовали цифровую реконструкцию ископаемого скелета и провели компьютерное моделирование с помощью двух методов – анализа динамики многотельных систем (multibody dynamic analysis) и стресс-анализа скелета (skeletal stress analysis). Для расчета была использована весьма скромная оценка веса тираннозавра – 7.2 т, хотя максимальная его оценка приближается к 10 т (Hutchinson et al., 2011). Результаты моделирования показали, что бег с таким весом вызвал бы “недопустимо высокую нагрузку на скелет”. Проще говоря, если бы тираннозавр с таким весом решил быстро пробежать, его кости просто сломались бы (Sellers et al., 2017). Мало того, с помощью оригинальной компьютерной модели (Natural Frequency Method), учитывающей работу главных мышц, нагрузку на связки, частоту движения разных частей тела и колебаний хвоста вверх-вниз во время движения, что для этих динозавров было чрезвычайно важно, поскольку только один хвост весил около тонны, голландские исследователи смоделировали походку тираннозавра, его оптимальную и максимально возможную скорость и другие параметры движения (Bijlert et al., 2021). По результатам расчетов

получилось, что тираннозавры двигались намного медленнее, чем от них можно было бы ожидать. Их средняя оптимальная скорость была сравнима со скоростью движения человека – около 5 км/ч, а максимальная возможная скорость могла достигать 16 км/ч и более (Bijlert et al., 2021), хотя, судя по всему, они нечасто это использовали.

Таким образом, эти гиганты, видимо, вели намного более спокойный образ жизни, чем тот, который навязан нам знаменитым фильмом Стивена Спилберга “Парк юрского периода”. Может быть иногда они быстро ходили, нападали на своих медлительных травоядных жертв, может быть используя эффект неожиданности, и вряд ли температура их тела существенно повышалась в результате их активности. То есть, скорее всего, их активность была такова, что они вряд ли от нее перегревались. И если у них не было специальных теплообменных образований на спинах, значит, у них не было и мощного эндогенного термогенеза, тем более представляющего опасность для жизни. Из этого следует, что дополнительный эндогенный термогенез, скорее всего, существовал у тех динозавров, у которых присутствовали теплообменные радиаторы. Или у динозавров именно с такими образованиями мог быть значимый дополнительный эндогенный термогенез.

В юрском периоде на Земле среди ящеротазовых динозавров появились первые птицеподобные группы, но тем не менее это пока еще были именно динозавры. Причины появления такого птицеподобного морфофизиологического типа могло быть несколько. Скорее всего, в базисе развития этого эволюционного направления лежали две важнейших группы свойств: 1) появившаяся в это время тахиметаболическая псилотермия, а также 2) преадаптации и потенциально возможные направления морфофизиологического развития. Весь этот комплекс морфофизиологических характеристик обеспечивал развитие адаптаций к быстрому бегу и освоению воздушного пространства (например, изначально – обитание в лесу с перепархиванием с дерева на дерево), где можно было получить серьезные экологические преимущества, в частности, в связи с отсутствием конкуренции в воздухе. И то, и другое ограничивало размеры тела, поскольку было целесообразным и эффективным только для некрупных животных.

Одной из характеристик этого нового морфофизиологического типа животных было наличие у них перьевого покрова, который создавал эффективный инсультационный слой, способствующий сохранению тепла в теле. Такая инсультация – признак, сопровождающий и сигнализирующий

о наличии тахиметаболической псилотермии, о чем уже говорилось выше.

Вообще, рвущиеся осваивать свободное от конкуренции пространство — небо — динозавры продемонстрировали множество эволюционных попыток освоить воздушную среду. Иногда эти попытки создавали весьма причудливых животных, сочетающих в себе самым неожиданным образом свойства из различных направлений развития. Так, у небольших динозавров амбоптерикса (*Ambopteryx*) и *Yi qi* (Xu et al., 2015) на крыльях имелись кожаные перепонки, как у летучих мышей, а тело было покрыто перьями, как у птиц.

Почти в то же время или чуть позже появились первые птицеподобные динозавры, имеющие много общих черт с птицами. Среди первых птицеподобных динозавров были аурорнис (*Aurornis*) размером с современного фазана (160 млн лет назад) и археорнис, или археоптерикс (*Archaeopteryx*) — зубастая первоптица величиной с ворону, с длинными перьями как на передних, так и на задних лапах, жившая примерно 150–147 млн лет назад.

Чуть позже появились первые настоящие некрупные птицы с беззубым клювом — конфуциусорнисы (*Confuciusornis*) размером с ворону (125–120 млн лет назад), а также разные беззубые или еще зубатые птицы: гансус (*Gansus*) размером с голубя, но выглядевший как гагара или нырок (110 млн лет назад); зубастый морской ихтиорнис (*Ichthyornis*) величиной примерно с голубя (90–84 млн лет назад); бескрылый нелетающий, но прекрасно плавающий, крупный, длиной до 1.8 м гесперорнис (*Hesperornis*) (75 млн лет назад), и др. Из всех этих ископаемых птиц у ихтиорниса была определена температура тела, и она составила около 39°C (Bernard et al., 2010; Harrell et al., 2016).

Примерно в то же время и даже немного позднее в кладе ящеротазовых параллельно появлялись некрупные птицеподобные динозавры, покрытые перьями: каудиптерикс (*Caudipteryx*) величиной с индейку (125–120 млн лет назад); синозавроптерикс (*Sinosauropteryx*) величиной с крупного фазана (125–122 млн лет назад); овираптор (*Oviraptor*) длиной около 2 м (90–70 млн лет назад); троодон (*Troodon*) до 2.5 м в длину и до 50 кг веса (78–75 млн лет назад); рахонавис (*Rahonavis*) длиной около 60 см и весом немногим более полукилограмма (примерно 72–66 млн лет назад). У них были птичьи крылья с длинными маховым и перьями, которые сочетались с совершенно рептильным строением остального тела. Были и другие подобные животные. Мы уже упоминали о том, что у некоторых из них отмечено наличие

постоянной высокой температуры тела — до 38°C (Eagle et al., 2015; Dawson et al., 2020).

По всей видимости, переходы от бради- к мезо- и тем более к тахиметаболической псилотермии были чрезвычайно важными эволюционными событиями. Возможно, они базировались на различных биохимических механизмах как в целом, так и у разных групп и клад в частности. Главное, как мы уже говорили выше, — физиологическая направленность на повышение и стабилизацию высокой температуры тела. Таким образом, по нашему представлению, проявления среднего, а затем и высокого уровней базального метаболизма и эндогенной теплопродукции появились у некоторых групп животных как дискретные биохимические характеристики, скорее всего, как важнейшие ароморфозы (Черлин, 2012, 2017, 2021a, б).

РАЗЛИЧИЯ В МЕХАНИЗМАХ ТЕПЛОКРОВНОСТИ МЕЖДУ ПТИЦАМИ И МЛЕКОПИТАЮЩИМИ

У нас нет возможности исследовать биохимические особенности термогенеза у динозавров или териодонтов. Но сравнение этих процессов у птиц и млекопитающих, являющихся конечными звеньями разных ветвей эволюционного развития, кое-что об этом может рассказать.

И млекопитающие, и птицы обладают настоящей эндотермией, т.е. высокая температура их тела поддерживается преимущественно за счет внутренней теплопродукции. Но тем не менее принципы ее организации у двух этих групп несколько различаются. Основным, хотя и не единственным термогенным органом у зверей (плацентарных млекопитающих), как высшей формы в плане развития эндотермии, является бурая жировая ткань. Ни у каких других млекопитающих (однопроходных и сумчатых), как и у других групп животных вообще, такой важной ткани нет.

Можно выделить два вида термогенеза. Первый — это обязательный термогенез, основанный на базальном метаболизме, необходимый для поддержания жизнедеятельности животного. Он включает индуцированный питанием термогенез, связанный с перевариванием пищи и ее усвоением. Но в контактах с неблагоприятными условиями внешней среды животные должны запускать физиологические процессы, называемые терморегуляторным термогенезом. Этот факультативный термогенез может происходить в скелетных мышцах при физической работе, или в ответ на холодовое воздействие (дрожательный термогенез), или в бурой жировой ткани у плацентарных млекопитающих (недрожательный

термогенез). Птицы могут демонстрировать мощную ответную реакцию на холодовой стресс как за счет дрожательного термогенеза, так и без него за счет увеличения скорости метаболизма (Vicudo et al., 2001). Это говорит о присутствии у птиц недрожательного термогенеза, несмотря на то, что у них нет бурого жира (Mozo et al., 2005).

Благодаря семейству разобщающих белков UCP(1–3) происходят экзотермические реакции. Но UCP млекопитающих и птиц различаются как по биохимической структуре, так и по физиологическим функциям.

В митохондриях присутствуют внутренняя и внешняя мембраны. На внутренней мембране находятся некоторые митохондриальные переносчики метаболитов, которые переносят анионы АТФ, АДФ, фосфат, оксоглутарат, малат или глутамат и др. К таким переносчикам относится и разобщающий белок UCP1. Носитель и канал различаются максимальной скоростью транспорта (в канале она намного выше) и типом взаимодействия с транспортируемыми молекулами. У носителей более тесное взаимодействие приводит к изменению структуры белка, необходимого для транспорта (Kramer, 1994), тогда как в канале ионы проходят через поры (Jan L., Jan Y., 1989). В 1980-х годах были секвенированы носитель АТФ/АДФ и UCP1 (Aquila et al., 1982, 1985; Saraste, Walker, 1982; Bouillaud et al., 1986).

При сравнении аминокислотной последовательности различных форм UCP птиц и млекопитающих выяснилось, что UCP птиц ближе по структуре к UCP2 и UCP3 (около 70%), чем к UCP1 (55%) (Raimbault et al., 2001; Vianna et al., 2001). Фактически физиологическая роль изоформ UCP2 и UCP3, их участие в термогенезе, их разобщающий эффект (по крайней мере для UCP2) и их значение *in vivo* до конца еще не определены (Ricquier, Bouillaud, 2000a, b). Специальные исследования на мышцах (Arsenijevic et al., 2000; Vidal-Puig et al., 2000; Clapham et al., 2000) показывают, что функция UCP птиц ближе к функциям UCP2 или UCP3, или же UCP птиц может выполнять разные роли в зависимости от локализации ткани или физиологического состояния. Например, известно, что переносчик АТФ/АДФ обладает разобщающей активностью при воздействии холода на крыс (Simonyan, Skulachev, 1998), что также предполагается и для птиц (Toyomizu et al., 2002).

При этом у однопроходных и сумчатых сильнее выражен сократительный, т.е. дрожательный термогенез, а у плацентарных — несократительный, недрожательный термогенез (Слоним, 1952,

1986, и др.). Дрожательный термогенез также превалирует и у птиц, хотя частично в мышцах и в других тканях у них может присутствовать и недрожательный термогенез, несмотря на отсутствие у них бурой жировой ткани (Toyomizu et al., 2002; Mozo et al., 2005; Legendre, Davesne, 2020, и др.).

Таким образом, можно сказать, что биохимические механизмы термогенеза у птиц и млекопитающих, так же как и механизмы их терморегуляции, отличаются друг от друга. Другими словами, обе группы достигают состояния тахиметаболической псилотермии, но разными эволюционными путями. А это, в свою очередь, свидетельствует о высокой значимости введенного нами понятия “псилотермии” в эволюции позвоночных животных.

РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ПСИЛОТЕРМИЕЙ ПОЗВОНОЧНЫХ И ТЕПЛОЛЮБИВОСТЬЮ НЕКОТОРЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Еще с начала 1930-х годов И.Д. Стрельников изучал температуры тела у разных групп беспозвоночных животных в естественных условиях. Он выяснил, что многие активные насекомые нуждаются в высоких температурах тела (близких к 40°C), по поводу чего опубликовал целую серию статей (Стрельников, 1932, 1934, 1935а, б, и др.).

Но дело в том, что любое эндогенное повышение температуры тела у насекомых происходит только двумя путями: за счет нагревания от внешних источников (в основном от солнца) или за счет сократительного термогенеза (благодаря работе мышц, что является у них не действием, специально направленным на повышение температуры тела, а побочным следствием их активности). То есть у них не наблюдается той самой “направленности” на повышение температуры тела. В отличие от позвоночных, они специально нагреваются только для исполнения каких-то важных физиологических функций: переваривания, роста и развития, специальных форм деятельности (сбор в кулиги и коллективные перелеты у саранчи) и т.п. Таким образом, действие специального регуляторного механизма, заставляющего поднимать температуру тела, у беспозвоночных не отмечается. Поэтому, несмотря на то, что беспозвоночные имеют высокую температуру тела, они не являются псилотермами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В связи с изменением понимания приоритетов в термобиологических взаимодействиях предложен новый вариант описания термобиологических статусов позвоночных животных. В основе

этого описания лежат два понятия. **Хамилотермия** – тип термобиологического статуса, при котором животные имеют температуру тела, мало отличающуюся от температуры внешней среды, чаще всего ниже 28–30°C, и не стремятся направленно ее повышать (рыбы и большая часть амфибий). **Псилотермия** – тип термобиологического статуса, при котором у животных отмечается направленность на периодическое или постоянное повышение и удержание температуры тела в пределах примерно от 28–30 до 45°C (в зависимости от вида). При этом температура тела псилотермов обычно выше температуры внешней среды, что достигается использованием либо внешнего тепла, либо эндогенного термогенеза.

2. Появление рептилий в эволюции ознаменовало и появление псилотермии, поскольку сами они и все животные, развившиеся в эволюции на их основе, стали псилотермами.

3. Именно псилотермия стала той базой, основой, на которой произошли дальнейшее становление и морфофизиологическая эволюция позвоночных.

4. Псилотермия может быть разделена на несколько основных типов.

Брадиметаболическая псилотермия – тип термобиологического статуса, при котором животные, в размерах обычно не превышающие 1–4 м, постоянно или часть времени суток (периодически) поднимают и удерживают температуру тела на достаточно высоком уровне (выше 28–30°C) в основном за счет внешних источников тепла при низком уровне термометаболизма, преимущественно посредством эктотермного, пойкилотермного типов терморегуляции. К брадиметаболическим псилотермам относятся все современные рептилии и, возможно, “пеликозавры”.

Мезометаболическая псилотермия – тип термобиологического статуса, при котором животные постоянно или часть времени суток (периодически) поднимают и удерживают температуру тела на достаточно высоком уровне (выше 28–30°C) посредством среднего уровня термометаболизма эндотермным, гомойотермным или гигантотермным типами терморегуляции. К мезометаболическим псилотермам относятся многие териодонты, архозавроморфы, динозавры.

Тахиметаболическая псилотермия – тип термобиологического статуса, при котором животные стремятся постоянно поднимать и удерживать температуру тела на достаточно высоком уровне (от 28–30 до примерно 44°C), что реализуется посредством относительно высокого уровня термометаболизма и в основном эндотермным, гомой-

отермным типом терморегуляции у животных разных размеров, часто связанным с развитием инсуляции (перья, мех, толстый слой подкожного жира). К тахиметаболическим псилотермам относятся некоторые эволюционно продвинутые териодонты (цинодонты, дицинодонты), птицеподобные динозавры (овирапторы, троодоны, археоптериксы и др.), крупные морские рептилии (мозазавры, ихтиозавры и плезиозавры), а также развитые настоящие птицы и млекопитающие.

Описаны некоторые важнейшие биохимические различия в обеспечении эндотермии у птиц и млекопитающих.

5. Псилотермия – важнейшая характеристика рептилий и всех позвоночных животных, развившихся на их основе. Но остается неизвестным регуляционный механизм в центральной нервной системе и, возможно, какие-то другие (биохимические, физиологические и пр.) особенности, которые определяют и поддерживают проявления этого свойства у рептилий, птиц и млекопитающих, в том числе и у человека.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Горшков В.Г.*, 1982. Энергетика передвигающихся животных // Экология. № 1. С. 1–14.
- Горшков В.Г.*, 1983. Мощность и скорость передвижения животных разных размеров // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 5. С. 661–678.
- Горшков В.Г.*, 1995. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ. 470 с.
- Проссер Л.*, 1977. Сравнительная физиология животных. Т. 1. М.: Мир. 608 с.
- 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.*, 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих М.; Л.: Изд-во АН СССР. 328 с.
- Слоним А.Д.*, 1986. Эволюция терморегуляции. Л.: Наука. 74 с.
- Соколов В.Е., Сухов В.П., Чернышев Ю.М.*, 1975. Радиотелеметрическое исследование суточных колеба-

- ний температуры тела серого варана – *Varanus griseus* // Зоол. журн. Т. 54. № 9. С. 1347–1356.
- Стрельников И.Д., 1932. Действие солнечной радиации и ветра на температуру тела и поведение личинок саранчи *Locusta migratoria* L. // Сб. ВИЗР. № 4. С. 76–81.
- Стрельников И.Д., 1934. Свет как фактор в экологии животных. Статья первая. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных (к экологии животных пустыни Каракумы) // Изв. Науч. ин-та им. П.Ф. Лесгафта. Т. 17–18. С. 313–372.
- Стрельников И.Д., 1935а. К вопросу о продукции теплоты насекомых при движении и под действием солнечной радиации // Изв. Науч. ин-та им. П.Ф. Лесгафта. Т. 19. Вып. 1. С. 243–255.
- Стрельников И.Д., 1935б. Действие солнечной радиации и микроклимата на температуру тела и поведение личинок азиатской саранчи *Locusta migratoria* L. // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 2. № 4. С. 637–734.
- Стрельников И.Д., 1948. Значение солнечной радиации и взаимодействия физико-географических факторов в экологии животных различных ландшафтов (К вопросу о значении физической географии в экологии животных) // Проблемы физ. географии. № 13. С. 145–155.
- Черлин В.А., 2012. Организация процесса жизни как системы. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”. 124 с.
- Черлин В.А., 2013. Сравнение термобиологии сцинкового (*Teratoscincus scincus scincus*) и гребнепалого (*Crossobamon evermanni*) гекконов // Вестн. Тамбов. ун-та. Сер. Естеств. и техн. науки. Т. 18. Вып. 6. С. 3110–3112.
- 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. 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.
- Черлин В.А., 2021в. Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. 1. Температуры тела вымерших и современных рептилий // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 6. С. 445–458.
- Черлин В.А., Целлариус А.Ю., 1981. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echis multisquamatus* Cherlin, 1981 от температурных условий в Южной Туркмении // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л.: Наука. С. 96–108.
- Черлин В.А., Целлариус А.Ю., Громов А.В., 1983. К температурной биологии сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) в Каракумах // Экология. № 2. С. 84–87.
- Четанов Н.А., Литвинов Н.А., Югов М.В., 2014. Влияние температуры на интенсивность метаболизма у двух видов круглоголовков // Изв. Самарского науч. центра РАН. Т. 16. № 5 (1). С. 445–447.
- Andersen H.T., 1966. Physiological adaptations of diving vertebrates // *Physiol. Rev.* V. 46. P. 213–243.
- Aquila H., Link T.A., Klingenberg M., 1985. The uncoupling protein from brown fat mitochondria is related to the mitochondrial ADP/ATP carrier. Analysis of sequence homologies and of folding of the protein in the membrane // *EMBO J.* V. 4. P. 2369–2376.
- Aquila H., Misra D., Eulitz M., Klingenberg M., 1982. Complete amino acid sequence of the ATP/ADP carrier from beef heart mitochondria // *Hoppe Seylers Z. Physiol. Chem.* V. 363. № 3. P. 345–349.
- Arsenijevic D., Onuma H., Pecqueur C., Raimbault S., Manning B.S. et al., 2000. Disruption of the uncoupling protein-2 gene in mice reveals a role in immunity and reactive oxygen species production // *Nat. Genet.* V. 26. P. 435–439.
- 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., McMillen R.E., 1961. Oxygen consumption, estivation, and hibernation in the kangaroo mouse, *Microdipodops pallidus* // *Physiol. Zool.* V. 34. P. 177–183.
- Bartholomew G.A., Dawson W.R., Lasiewski R.C., 1970. Thermoregulation and heterothermy in some of the smaller flying foxes (Megachiroptera) of New Guinea // *Z. Vergl. Physiol.* V. 70. P. 196–209.
- Beamish F.W.H., Mookherjee P.S., 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. 1. Influence of weight and temperature on respiration of goldfish, *Carassius auratus* L. // *Can. J. Zool.* V. 42. № 2. P. 161–175.
- Benedict F.G., 1938. *Vital Energetics: A Study in Comparative Basal Metabolism.* Washington: Carnegie Inst. Washington. 215 p.
- 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 Fabregues 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.
- Bicudo J.E.P.W., Vianna C.R., Chaui-Berlinck J.G.*, 2001. Thermogenesis in birds // *Biosci. Rep.* V. 21. № 2. P. 181–188.
- Bijlert P.A., van, Soest A.J.K., van, Schulp A.S.*, 2021. Natural frequency method: Estimating the preferred walking speed of *Tyrannosaurus rex* based on tail natural frequency // *R. Soc. Open Sci.* V. 8. Art. 201441.
- Billon-Bruyat J.-P., Lécuyer 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.
- Block B.A.*, 1986. Structure of the brain and eye heater tissue in marlins, sailfish, and spearfishes // *J. Morphol.* V. 190. P. 169–189.
- Block B.A.*, 1994. Endothermy in fish: thermogenesis, ecology and evolution // *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes* / Eds Hochachka P.M., Mommsen T. Amsterdam: Elsevier. P. 269–311.
- Bouillaud F., Weissenbach J., Ricquier D.*, 1986. Complete cDNA-derived amino acid sequence of rat brown fat uncoupling protein // *J. Biol. Chem.* V. 261. P. 1487–1490.
- Brody S.*, 1945. *Bioenergetics and Growth*. N.Y.: Reinhold Publ. Corp. 1023 p.
- Carey F.G.*, 1982. A brain heater in the swordfish // *Science.* V. 216. P. 1327–1329.
- Case T.J.*, 1976. Seasonal aspects of thermoregulatory behavior in the chuckwalla, *Sauromalus obesus* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae) // *J. Herpetol.* V. 10. № 2. P. 85–95.
- Cherlin V.A.*, 2015. The biochemical basis of staging in evolution of vertebrates // *Some Important Aspects of Thermal Biology of Reptiles*. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. P. 140–192.
- Clapham J.C., Arch J.R., Chapman H., Haynes A., Lister C. et al.*, 2000. Mice overexpressing human uncoupling protein-3 in skeletal muscle are hyperphagic and lean // *Nature.* V. 406. P. 415–418.
- Crawford E.C., Lasiewski R.C.*, 1968. Oxygen consumption and respiratory evaporation of emu and rhea // *Condor.* V. 70. № 4. P. 333–339.
- 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.
- Dawson W.R., Templeton J.R.*, 1966. Physiological responses to temperature in the alligator lizard, *Gerrhonotus multicarinatus* // *Ecology.* V. 47. № 5. P. 759–765.
- Dawson W.R., Tordoff H.B.*, 1959. Relation of oxygen consumption to temperature in the Evening Grosbeak // *Condor.* V. 61. № 6. P. 388–396.
- Dawson R.R., Field D.J., Hull P.M., Zelenitsky D.K., Therrien F., Affek H.P.*, 2020. Eggshell geochemistry reveals ancestral metabolic thermoregulation in Dinosauria // *Sci. Adv.* V. 6. № 7. Art. eaax9361.
- Dickson K.A., Graham J.B.*, 2004. Evolution and consequences of endothermy in fishes // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 77. P. 998–1018.
- 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.
- Galvao P.E., Tarasantchi J., Guertzenstein P.*, 1965. Heat production of tropical snakes in relation to body weight and body surface // *Am. J. Physiol.* V. 209. № 3. P. 501–506.
- Gavrilov V.M.*, 2020. Territoriality and flock formation as possible mechanisms for maintaining species stability: Commentary on V.G. Gorshkov, A.M. Makarieva (2020) “Key ecological parameters of immobile and locomotive life” // *Russ. J. Ecosyst. Ecol.* V. 5. № 3. P. 1–7.
- Glossary of terms for thermal physiology, 2003. Third Edition revised by The Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission) // *J. Therm. Biol.* V. 28. P. 75–106.
- Graham J.B., Dickson K.A.*, 2000. The evolution of thunniform locomotion and heat conservation in scombrid fishes: New insights based on the morphology of *Allothunnus fallai* // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 129. P. 419–466.
- Graham J.B., Dickson K.A.*, 2001. Anatomical and physiological specialization for endothermy // *Tuna: Physiology, Ecology, and Evolution. Fish Physiology.* V. 19 / Eds Block B.A., Stevens E.D. San Diego: Academic Press. P. 121–165.
- Graham J.B., Koehn F.J., Dickson K.A.*, 1983. Distribution and relative proportions of red muscle in scombrid fishes: Consequences of body size and relationships to locomotion and endothermy // *Can. J. Zool.* V. 61. P. 2087–2096.
- 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 biapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds // *Palaeontology.* V. 59. № 3. P. 351–363.
- Hawkins A.E., Jewell P.A., Tomlinson G.*, 1960. The metabolism of some British shrews // *Proc. Zool. Soc. London.* V. 135. № 1. P. 99–103.
- Hayashi S., Carpenter K., Watabe M., McWhinney L.A.*, 2012. Ontogenetic histology of *Stegosaurus* plates and spikes // *Palaeontology.* V. 55. № 1. P. 145–161.

- Hudson J.W., Bertram F.W., 1966. Physiological responses to temperature in the ground skink, *Lygosoma laterale* // *Physiol. Zool.* V. 34. P. 21–29.
- Hudson J.W., Kimzey S.L., 1966. Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of the house sparrow, *Passer domesticus* // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 17. № 1. P. 203–217.
- Hutchinson J.R., Bates K.T., Molnar J., Allen V., Makovicky P.J., 2011. A computational analysis of limb and body dimensions in *Tyrannosaurus rex* with implications for locomotion, ontogeny, and growth // *PLoS One.* V. 6. № 10. Art. e26037.
- Jan L.Y., Jan Y.N., 1989. Voltage-sensitive ion channels // *Cell.* V. 56. № 1. P. 13–25.
- 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.
- Katz S.L., 2002. Design of heterothermic muscle in fish // *J. Exp. Biol.* V. 205. № 15. P. 2251–2266.
- King D., 1980. The thermal biology of free-living sand goannas (*Varanus gouldii*) in southern Australia // *Copeia.* № 4. P. 755–767.
- Kramer R., 1994. Functional principles of solute transport systems: concepts and perspectives // *Biochim. Biophys. Acta.* V. 1185. № 1. P. 1–34.
- Lasiewski R.C., 1963. Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds // *Physiol. Zool.* V. 36. P. 122–140.
- Lee J.C., 1980. Comparative thermal ecology of two lizards // *Oecologia.* V. 44. № 2. P. 171–176.
- Legendre L.J., Davesne D., 2020. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 375. № 1793. Art. e20190136.
- Lord R.D., Bellrose F.C., Cochran W.W., 1962. Radio telemetry of the respiration of a flying duck // *Science.* V. 137. P. 39–40.
- Mackay R.S., 1968. Observations on peristaltic activity versus temperature and circadian rhythms in undisturbed *Varanus flavescens* and *Ctenosaura pectinata* // *Copeia.* № 2. P. 252–259.
- McGinnis S.M., Dickson L.M., 1967. Behavioural thermoregulation in the desert iguana // *Science.* V. 158. № 3783. P. 1757–1759.
- McGinnis S.M., Falkenstein M., 1971. Thermoregulatory behavior in three sympatric species of iguanid lizards // *Copeia.* № 3. P. 552–554.
- McGinnis S.M., Moore R.G., 1969. Thermoregulation in the *Boa constrictor* // *Herpetologica.* V. 25. № 1. P. 38–45.
- Meek R., Jolley E., 2006. Body temperatures of the Common toad, *Bufo bufo*, in the Vendee, France // *Herpetol. Bull.* V. 95. P. 21–24.
- Morrisette J.M., Franck J.P.G., Block B.A., 2003. Characterization of ryanodine receptor and Ca²⁺-ATPase isoforms in the thermogenic heater organ of blue marlin (*Makaira nigricans*) // *J. Exp. Biol.* V. 206. P. 805–812.
- Mozo J., Emre Y., Bouillaud F., Ricquier D., Criscuolo F., 2005. Thermoregulation: What role for UCPs in mammals and birds? // *Biosci. Rep.* V. 25. № 3–4. P. 227–249.
- Osgood D.W., 1970. Thermoregulation in water snake studied by telemetry // *Copeia.* № 3. P. 568–571.
- Pearson O.P., Bradford D.F., 1976. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru // *Copeia.* № 1. P. 155–170.
- Raimbault S., Dridi S., Denjean F., Lachuer J., Couplan E. et al., 2001. An uncoupling protein homologue putatively involved in facultative muscle thermogenesis in birds // *Biochem. J.* V. 353. P. 441–444.
- Ralph R., Everson I., 1968. The respiratory metabolism of some Antarctic fish // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 27. P. 299–307.
- 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.
- Ricquier D., Bouillaud F., 2000a. The uncoupling protein homologues: UCP1, UCP2, UCP3, StUCP and AtUCP // *Biochem. J.* V. 345. P. 161–179.
- Ricquier D., Bouillaud F., 2000b. Mitochondrial uncoupling proteins: from mitochondria to the regulation of energy balance // *J. Physiol.* V. 529. P. 3–10.
- Saint-Girons H., 1975. Observations préliminaires sur la thermorégulation des Vipères d'Europe // *Vie Milieu.* V. 25. Fasc. 1. Ser. C. P. 137–168.
- Saraste M., Walker W.E., 1982. Internal sequence repeats and the path of polypeptide in mitochondrial ADP/ATP translocase // *FEBS Lett.* V. 144. P. 250–254.
- Sellers W.I., Pond S.B., Brassey C.A., Manning P.L., Bates K.T., 2017. Investigating the running abilities of *Tyrannosaurus rex* using stress-onstrained multibody dynamic analysis // *PeerJ.* V. 5. Art. e3420.
- 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.
- Simonyan R.A., Skulachev V.P., 1998. Thermoregulatory uncoupling in heart muscle mitochondria: Involvement of the ATP/ADP antiporter and uncoupling protein // *FEBS Lett.* V. 436. P. 81–84.
- Stebbins R.C., Barwick R.E., 1968. Radiotelemetric study of thermoregulation in a land monitor // *Copeia.* № 3. P. 541–547.
- Toyomizu M., Masatoshi U., Shinichi S., Yoshinori S., Kan S., Yukio A., 2002. Cold-induced mitochondrial uncoupling and expression of chicken UCP and ANT mRNA in chicken skeletal muscle // *FEBS Lett.* V. 529. P. 313–318.
- Tucker V.A., 1973. Bird metabolism during flight: evaluation of a theory // *J. Exp. Biol.* V. 58. P. 689–709.
- Vianna C.R., Hagen T., Zhang C.Y., Bachman E., Boss O. et al., 2001. Cloning and characterization of an uncoupling homolog in hummingbirds // *Physiol. Genomics.* V. 5. P. 137–145.
- Vidal-Puig A.J., Grujic D., Zhang C.Y., Hagen T., Boss O. et al., 2000. Energy metabolism in uncoupling protein 3 gene knockout mice // *J. Biol. Chem.* V. 275. P. 16258–16266.

- Wegner N.C., Snodgrass O.E., Dewar H., Hyde J.R., 2015. Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus* // Science. V. 348. № 6236. P. 786–789.
- Werner Y.L., Whitaker A.H., 1978. Observations and comments on the body temperatures of some New Zealand reptiles // New Zeal. J. Zool. V. 5. № 2. P. 375–393.
- Xu X., Zheng X., Sullivan C., Wang X., Xing L. et al., 2015. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings // Nature. V. 521. № 7550. P. 70–73.
- 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.

2. Development of the relationship with temperature in vertebrate animals

V. A. Cherlin*

Dagestan State University

Gadzhieva, 43-a, Makhachkala, Republic of Dagestan, 367008 Russia

**e-mail: cherlin51@mail.ru*

This is the second part of the analytical review devoted to the origin and evolutionary development of relations between different aspects of vertebrate biology with the temperature and heat factor. A new vision and description of the thermobiological statuses of vertebrates has been proposed. The main feature underlying the classification of thermobiological statuses is the physiological need and orientation to increase and maintain periodically or constantly the body temperature above 28–30°C. Moreover, the way by which this property is realized (homeo- or poikilothermy, ecto- or endothermy, brady- or tachymetabolism) is only of secondary importance. Hamilothermia is the thermobiological status of vertebrate animals, in which the body temperature is close to the ambient temperatures, and its level did not rise in a directed manner and was not maintained by the animals above 28–30°C (fish, amphibians). Psilothermy is the thermobiological status of vertebrates, in which the body temperature is usually higher than the ambient temperature, and which provides the physiological need of a periodic or constant increase and maintenance of body temperature above 28–30°C. One of the most important features of the first reptiles that appeared in evolution is their psilothermy. All animals that developed on their basis in course of further evolution were already psilothermic. “Pelicosaurs” and all modern reptiles belong to bradymetabolic psilotherms. To mesometabolic psilotherms belong many theriodonts, archosauromorphs, dinosaurs, pterosaurs. To tachymetabolic psilotherms – some evolutionarily advanced theriodonts (cynodonts, dicynodonts) and birdlike dinosaurs (oviraptors, troodonts, archeopteryx, etc.), large marine reptiles (mosasaurs, ichthyosaurs and plesiosaurs), as well as present birds and mammals. Some of the most important biochemical differences in the maintenance of endothermia in birds and mammals are described.